

柑橘大实蝇成虫复眼的感光作用*

梁 鹏** 华登科 石永芳 杨 璇 桂连友***

(长江大学农学院昆虫研究所, 荆州 434025)

摘 要 【目的】分析柑橘大实蝇 *Bactrocera minax* (Enderlein) 成虫复眼的感光作用, 为灯光诱杀柑橘大实蝇的绿色防控措施的开发和应用提供理论依据。【方法】本研究利用室内视觉行为实验方法测定遮蔽单眼、遮蔽复眼和同时遮蔽单复眼处理后不同日龄的柑橘大实蝇成虫在不同光强刺激下的趋光行为反应。

【结果】与 CK (未作任何遮蔽处理) 相比, 遮蔽复眼处理的成虫的趋光率显著降低, 而遮蔽单眼处理的成虫的趋光率则基本不变。遮蔽复眼处理后的 1 日龄、5 日龄和同时遮蔽单复眼处理后的 3 日龄的雌、雄成虫之间对于 1 000 lx 光照度的趋光率存在显著差异。不同日龄 (1、3 和 5 日龄) 的成虫之间对于 1 000 lx 和 2 000 lx 光照度的趋光率均存在一定的差异。不同光强 (500、1 000 和 2 000 lx) 刺激对成虫的趋光率均有一定影响。【结论】成虫的趋光率与复眼、日龄、性别和光照强度均有关系, 其中复眼的作用最明显。

关键词 柑橘大实蝇, 复眼, 趋光率, 光强

Light-sensitivity of the compound eye of adult *Bactrocera minax*

LIANG Peng** HUA Deng-Ke SHI Yong-Fang YANG Xuan GUI Lian-You***

(Institute of Insect, College of Agriculture, Yangtze University, Jingzhou 434025, China)

Abstract [Objectives] To investigate the light-sensitivity of the compound eye of adult *Bactrocera minax* (Enderlein) in order to provide a theoretical basis for the development and application of light traps to control this pest. [Methods] The phototaxis of adult *B. minax* of different ages and with experimentally blinded compound eyes or ocelli, to different light intensities was investigated in a laboratory. [Results] Phototaxis of adult *B. minax* with blinded compound eyes was significantly lower than that of the control group, but there was no significant difference between phototaxis of adults with blind ocelli and the control. The response rates of 1, 3 and 5-day-old adult *B. minax* with blind compound eyes, and 3-day-old adults with blind ocelli and compound eyes, to a light intensity of 1 000 lx, differed significantly between the sexes. There was also a significant difference in phototactic response rates among adults of different ages (1, 3 and 5 day-old) to light intensities of 1 000 and 2 000 lx. Three light intensities (500, 1 000 and 2 000 lx) elicited the greatest phototactic response in adult *B. minax*. [Conclusion] The phototactic response of adult *B. minax* was most strongly affected by experimentally blinding the compound eye, and varied with age, sex and light intensity.

Key words *Bactrocera minax*, compound eye, phototaxis rate, light intensity

昆虫通过视觉器官感受外界光信号, 帮助自身进行觅食、求偶、避敌及导航等行为。昆虫的视觉器官主要包括复眼、背单眼和侧单眼 (Gillott, 2005)。复眼 (Compound eye) 是昆虫最重要的视觉器官, 位于头部两侧, 多数呈椭

圆形或长圆形, 通常由一系列紧密排列的小眼 (Ommatidium) 组成, 主要存在于绝大多数成虫和半变态类若虫中 (Chapman, 2013)。背单眼 (Ocellus) 是昆虫成虫复眼的辅助器官, 对弱光较敏感, 但空间分辨率低, 主要作用是提高复

*资助项目 Supported projects: 国家自然科学基金 (31370413; 31772206)

**第一作者 First author, E-mail: lp65234@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: guilianyou@126.com

收稿日期 Received: 2018-03-26, 接受日期 Accepted: 2018-06-21

眼的感光能力 (Kleef *et al.*, 2008)。侧单眼是全变态类昆虫在幼虫期仅有的光感受器,其结构与复眼中的小眼基本相同,具有视觉作用 (Gilbert, 1994; Munz, 2005)。昆虫的视觉器官是一个整体,对光信号的获取和分析需要复眼和单眼共同发挥作用 (Gong *et al.*, 2010; Vogt and Desplan, 2010)。过去一般认为昆虫的视觉很弱,敏感性远远低于嗅觉 (Prokopy and Owens, 1983)。实际上,相较于嗅觉而言,昆虫的视觉在寄主识别和定位过程中的功能和作用被严重低估 (刘军和赵紫华, 2017),某些昆虫在化学气味完全缺失的情况下,依靠视觉或由视觉主导就可进行寄主识别和定位 (Sérandour *et al.*, 2006; Stenberg and Ericson, 2007; Reeves and Lorch, 2009)。与此同时,基于蜜蜂 (Srinivasan *et al.*, 2000)、蚂蚁 (Reisenman *et al.*, 2003) 和苍蝇 (O'Carroll *et al.*, 1996) 等昆虫视觉机理的导航研究却是仿生学上的热门。昆虫独特的复眼结构使它们能够采集眼睛周围 360° 方位内的全景图像,利用自身运动所产生的图像运动去计量路程、避障、控制运动速度和高度、巡航和着陆等 (邓鹤, 2011)。

柑橘大实蝇 *Bactrocera minax* (Enderlein) 属双翅目 Diptera、实蝇科 Tephritidae, 幼虫俗称“柑蛆”, 成虫具 1 对复眼, 3 只单眼 (陈世骧和谢蕴贞, 1995)。该虫 1 年只发生 1 代 (Dorji *et al.*, 2006), 主要分布于印度、不丹以及中国的四川、重庆、湖南、湖北、贵州、云南、广西和台湾等柑橘主产区 (Drew *et al.*, 2006)。该虫雌成虫产卵于柑橘类果实的果皮下, 卵孵化后, 幼虫在果实内取食果瓢为害, 是柑橘的毁灭性害虫 (Dong *et al.*, 2013)。目前, 对柑橘大实蝇的防治多以嗅觉器官为靶标, 采用诱剂诱杀 (张佳峰, 2008; 宫庆涛, 2012)。关于柑橘大实蝇的趋光性和趋色性的研究甚少, 以视觉为靶标, 对柑橘大实蝇进行色板或灯光诱杀的研究更是鲜有报道 (司品法等, 2017; 吴澎志等, 2017)。以此为切入点, 本研究从丙烯颜料、中性笔墨水和指甲油, 3 种材料中筛选出适合的遮光材料, 用以研究遮蔽单眼、遮蔽复眼和同时遮蔽单复眼 3 种处理对柑橘大实蝇成虫趋光行为的影响,

以期阐明柑橘大实蝇成虫复眼的感光作用, 为灯光诱杀柑橘大实蝇的绿色防控措施的开发和应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

2016 年 10 月从湖北松滋市陈店镇 (30°18'N, 111°77'E) 未采取防控措施的柑橘园采集虫果, 带回长江大学昆虫生态学实验室 (30°21'N, 112°8'E), 埋在河沙 (厚度 5-7 cm) 中, 幼虫化蛹后, 分期分批收集蛹爬行到盛有河沙 (厚度 5-7 cm) 的塑料盆中 (直径 17 cm, 高 11 cm), 保持土壤湿度 20% 左右。2017 年 4-5 月收集羽化后的成虫, 置于养虫笼 (35 cm×35 cm×35 cm) 中饲养, 饲喂的食物是酵母菌浸粉 (纯味型, 青岛海博生物技术有限公司) 和蔗糖 (化学纯, 北京康普汇维科技有限公司) 按 1:3 的质量比混匀的混合物, 以所饲养的 1、3 和 5 日龄成虫作为供试虫源。

1.2 遮蔽材料遮光率测定

选择丙烯颜料 (彩逸文化用品有限公司)、中性笔墨水 (南天牌, 广州新时代文化用品有限公司) 和指甲油 (恋爱部落, 磐安县众人化妆品有限公司), 3 种遮光材料, 将其均匀的涂抹于载玻片 (12 mm×12 mm) 表面。用数字式照度计 (数位式 TES-1332 热敏光电耦合照度计, 泰任电子工业有限公司) 分别测量涂抹前、后载玻片的光照度, 计算遮光率。各遮光材料测试 10 次。

1.3 趋光行为反应装置及方法

依柑橘大实蝇的行为特性并参考文献 (魏国树等, 2009; 陈友和罗长维, 2015; 吕飞等, 2016), 修改并制作了趋光行为装置。其主体分为 3 个部分, 即趋光反应室、避光反应室 (30 cm×30 cm×30 cm) 和栖息活动室 (40 cm×30 cm×30 cm)。活动室中心位置设置一块阻止入射光进入避光反应室的挡光板 (30 cm×25 cm), 挡光板下部与底部间隔 5 cm, 不仅可将趋光反应室和避光反应室在光路上分隔开来, 还可以保证试虫在趋、

避光反应室内随机活动。采用功率 50 W 的溴钨灯 (OSRAM, 德国西门子集团) 作为光源, 用滑动变阻器调节光照强度, 用数字式照度计测量光强。使得滤光片前口光强分别为 500、1 000 和 2 000 lx (罗杰等, 2015)。

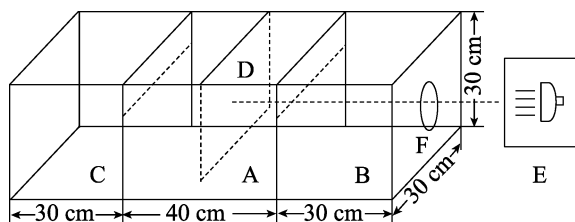


图 1 趋光行为反应装置 (魏国树)

Fig. 1 The sketch map of light-path in phototaxis behavior experiment (Wei Guoshu)

- A. 栖息活动室; B. 趋光反应室; C. 避光反应室;
D. 遮光板; E. 光源; F. 滤光片。
A. Roosting room; B. Phototaxis room; C. Photophobism room; D. Light barrier; E. Light source; F. Filter.

挑选大小一致、健康活泼的 1 日龄、3 日龄和 5 日龄柑橘大实蝇雌、雄成虫作为试虫, 使用细软毛刷沾染指甲油, 在体视镜下均匀涂抹在柑橘大实蝇复眼或单眼上, 对供试成虫分别进行遮蔽单眼、遮蔽复眼和同时遮蔽单复眼处理, 对照 (CK) 不做任何遮蔽处理, 4 种状态对应的处理编号分别为 2, 3, 4 和 1, 涂抹完成后检查是否有缺失, 气泡, 剔除涂抹失败的成虫, 确认涂抹完成后再对其进行实验。为了使复眼适应状态保持一致, 每次试验处理 (照光刺激) 前, 先将其在光照强度 1 000 lx 的人工气候箱中明适应 1 h, 再置于暗室中暗适应 2 h 后 (吕飞等, 2016), 将成虫释放于 A 区中心进行实验。试验时间选择在 9:00-16:00 进行, 每次光照时间 10 min, 各处理间隔 5 min。同一光强下, 测试同一性别、日龄和遮蔽处理的柑橘大实蝇成虫 25 头, 重复 3 次, 试虫不重复使用。所有试验均在暗室进行, 温度为 (25 ± 2) , 相对湿度为 $65\% \pm 5\%$ 。各光强刺激后, 分别统计趋光反应室、栖息活动室和避光反应室的试虫个数, 计算其趋光率。趋光率 (%) = 趋光反应室虫数 / (趋光反应室虫数 + 栖息室虫数 + 避光反应室) $\times 100$ 。

1.4 数据处理

试验所有的数据均采用 SPSS (SPSS Inc., Chicago, USA) 数据处理系统进行分析。丙烯酸颜料、中性笔墨水和指甲油, 3 种遮光材料的遮光率, 柑橘大实蝇成虫不同日龄之间、不同光强之间和不同遮蔽处理之间的趋光率, 均先进行反正弦平方根转换, 再进行单因素方差分析 (One-way ANOVA), 平均数差异均采用 Tukey 法多重比较。柑橘大实蝇成虫不同性别之间的趋光率, 先进行方差齐性检验, 再进行独立样本 t -检验 (t -test)。

2 结果与分析

2.1 3 种遮蔽材料的遮光率差异

指甲油的遮光率 ($99.8\% \pm 0.1\%$) 显著大于丙烯酸颜料 ($98.1\% \pm 0.4\%$) 和中性笔墨水 ($99.1\% \pm 0.3\%$) 的遮光率 ($F=10.008$, $df=2, 29$, $P<0.05$), 丙烯酸颜料和中性笔墨水之间的遮光率无显著差异 (图 2)。

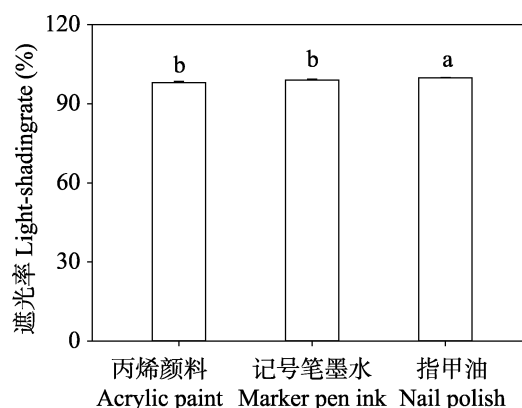


图 2 3 种遮蔽材料的遮光率

Fig. 2 The light-shading rate of three kinds of shielding material

柱上标有不同小写字母表示遮蔽处理间差异显著 (单因素方差分析, $P<0.05$)。

Histograms with different lowercase letters indicate significant difference among three kinds of shielding material (One-way ANOVA, $P<0.05$).

2.2 成虫不同遮蔽处理之间的趋光率差异

遮蔽复眼和同时遮蔽单复眼处理成虫的趋光率总体低于 30%, 而遮蔽单眼和未作任何遮蔽

处理 (CK) 成虫的趋光率则总体高于 70%, 遮蔽复眼和同时遮蔽单复眼处理成虫的趋光率显著低于遮蔽单眼和 CK 成虫的趋光率。遮蔽复眼和同时遮蔽单复眼处理之间比较, 除 1 日龄和 5 日龄的雄成虫对于 1 000 lx 光照度, 1 日龄和 3 日龄的雌成虫、5 日龄的雄成虫对于 2 000 lx 光照度的趋光率存在显著差异外, 其余日龄及光强条件下, 这两种处理间的趋光率均无显著差异。遮蔽单眼处理和 CK 之间比较, 除 3 日

龄的雌、雄成虫对于 1 000 lx 光照度, 1 日龄和 3 日龄的雌成虫、5 日龄的雄成虫对于 2 000 lx 光照度的趋光率存在显著差异外, 其余日龄及光强条件下, 这两种处理间的趋光率均无显著差异 (图 3)。

2.3 不同性别成虫之间的趋光率差异

1 日龄和 5 日龄遮蔽复眼处理, 3 日龄同时遮蔽单复眼处理的柑橘大实蝇雌、雄成虫之间对

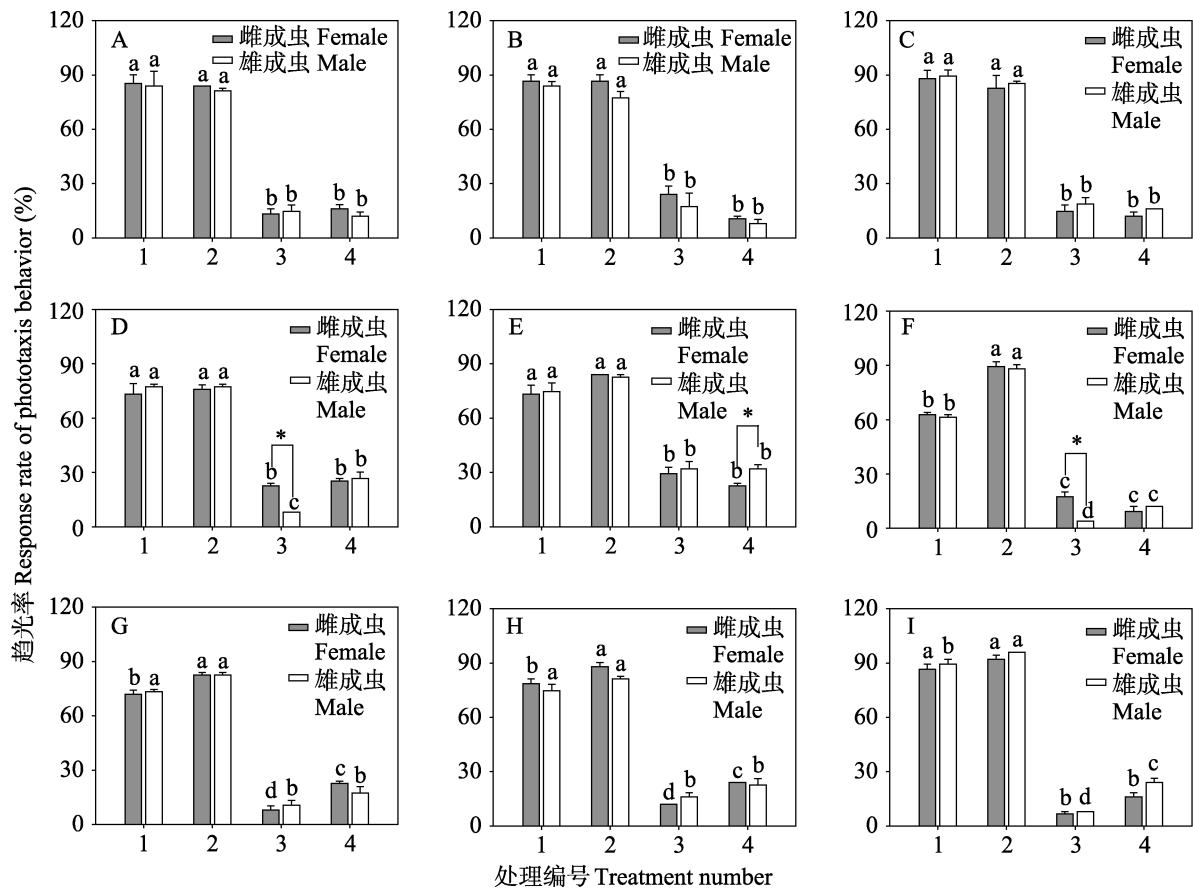


图 3 不同遮蔽处理的柑橘大实蝇雌、雄成虫的趋光率差异

Fig. 3 Difference of response rate of the phototaxis behavior in female and male adults of *Bactrocera minax* among four kinds of blind treatment

A. 500 lx 光照度, 1 日龄; B. 500 lx 光照度, 3 日龄; C. 500 lx 光照度, 5 日龄; D. 1 000 lx 光照度, 1 日龄; E. 1 000 lx 光照度, 3 日龄; F. 1 000 lx 光照度, 5 日龄; G. 2 000 lx 光照度, 1 日龄; H. 2 000 lx 光照度, 3 日龄; I. 2 000 lx 光照度, 5 日龄。

A. 500 lx light intensity, 1-day-old; B. 500 lx light intensity, 3-day-old; C. 500 lx light intensity, 5-day-old; D. 1 000 lx light intensity, 1-day-old; E. 1 000 lx light intensity, 3-day-old; F. 1 000 lx light intensity, 5-day-old; G. 1 000 lx light intensity, 1-day-old; H. 1 000 lx light intensity, 3-day-old; I. 1 000 lx light intensity, 5-day-old.

柱上标有不同小写字母表示遮蔽处理间差异显著 (单因素方差分析, $P < 0.05$)。

下图同。*表示雌雄间差异显著 (t -检验, $P < 0.05$)。

Histograms with different lowercase letters indicate significant difference among four kinds of blind treatment (One-way ANOVA, $P < 0.05$). The same below. * means significant difference between female and male adults (t -test, $P < 0.05$).

于 1 000 lx 光照度的趋光率存在显著差异;其余日龄及光强条件下,雌、雄成虫之间的趋光率均无显著差异(图 3)。

2.4 成虫在不同光强下的趋光率差异

未经任何遮蔽处理(CK)的 5 日龄的雌、雄成虫,遮蔽单眼处理的 1 日龄和 5 日龄的雄成虫,遮蔽复眼处理的 1 日龄和 3 日龄的雌成虫、5 日龄的雄成虫,同时遮蔽单复眼处理的 1 日龄的雌、雄成虫、3 日龄和 5 日龄的雄成虫,对于 500、1 000、2 000 lx,3 种光照度间的趋光率存在显著差异;其余遮蔽处理及日龄的柑橘大实蝇成虫,对于 3 种光照度间的趋光率均无显著差异(图 4)。

2.5 成虫不同日龄之间的趋光率差异

未经任何遮蔽处理(CK)的不同日龄的雄成虫,遮蔽单眼处理、遮蔽复眼处理和同时遮蔽单复眼处理的不同日龄的雌、雄成虫,对于 1 000 lx 光照度的趋光率存在显著差异;未经任何遮蔽处理(CK)的不同日龄的雌、雄成虫,遮蔽单眼处理的不同日龄的雄成虫,同时遮蔽单复眼处理的不同日龄的雌成虫对于 2 000 lx 光照度的趋光率存在显著差异,其余遮蔽处理及光强条件下,不同日龄成虫之间的趋光率均无显著差异(图 5)。

3 讨论

昆虫的复眼是其视觉系统的重要组成部分,不同昆虫复眼的内部结构各不相同,但基本上都是由集光部分和感光部分组成(Stalleicken *et al.*, 2006)。昆虫对光的趋性是视觉器官中的感光细胞接受光刺激后,对特定光源产生的不可遏制的趋向行为,是昆虫长期对生态环境适应进化的结果(蒋月丽等,2015)。本研究通过对丙烯颜料、中性笔墨水和指甲油,3 种遮光材料的遮光率进行测定,从中筛选出遮光率达到 99% 的指甲油对柑橘大实蝇成虫进行遮蔽单复眼处理,以研究柑橘大实蝇成虫复眼的感光作用。结果表明遮蔽复眼后的柑橘大实蝇成虫的趋光率

显著降低,相反遮蔽单眼后的柑橘大实蝇成虫的趋光率则基本不变。由此可知,柑橘大实蝇成虫的复眼是其主要的感光器官。目前普遍认为昆虫的光感受器存在于昆虫的视觉系统即单眼和复眼中,而单眼被认为是昆虫成虫复眼的辅助器官,这从本文的研究结果可以得到初步证实(Kleef *et al.*, 2008; Chapman, 2013)。

遮蔽复眼处理和同时遮蔽单复眼处理后柑橘大实蝇雌、雄成虫之间对于 1 000 lx 光照度的趋光率存在显著差异,表现出一定的性二型现象。秋尺蛾 *Operophtera brumata*(Meyer-Rochow and Lau, 2008)、古毒蛾 *Orygia antique*(Lau and Meyer-Rochow, 2013) 和黑绒鳃金龟 *Serica orientalis*(吕飞等,2016) 等昆虫的趋光性均存在这种“性二型”现象。造成“性二型”现象的原因,推断可能与昆虫雌、雄虫的飞行能力、复眼结构、生理状态等差异有关(Garris and Snyder, 2010; 程文杰等,2011)。遮蔽复眼或同时遮蔽单复眼处理的柑橘大实蝇雌、雄成虫对于 1 000 lx 光照度表现出这种差异性,说明这种“性二型”现象可能与单眼、复眼和光照度有关。一些昆虫雌、雄虫的复眼内、外部结构,如小眼数目、曲率直径、内部感杆束长度等均有显著差异(Al Marshad *et al.*, 2008; Dinuta *et al.*, 2008)。柑橘大实蝇雌、雄成虫的复眼结构及单眼结构是否有差异,如果有,这种差异如何反应于其视觉作用还有待进一步研究。

光源对昆虫趋光的影响主要表现在波长和强度 2 个方面,昆虫不仅对于光波长有着各自的偏好,而且对于光照强度的敏感性有着一定的要求(程文杰等,2011)。光强度对烟青虫 *Heliothis assulta* 成虫作用呈形 S 曲线关系(丁岩钦,1978)。西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 雌虫的趋光率随光强增强而增大,其对 380 nm 和 524 nm 光源光强趋光行为反应呈一倒“L”型式样(范凡等,2002)。棉铃虫 *Helicoverpa armigera*(魏国树等,2000) 和红头丽蝇 *Calliphora erythrocephala*(Meyer, 1978) 等在不同光强下的趋光率不同,在一定的光强范围内其趋光率与光照强度呈正相关。不同光强的白光刺激下,黑

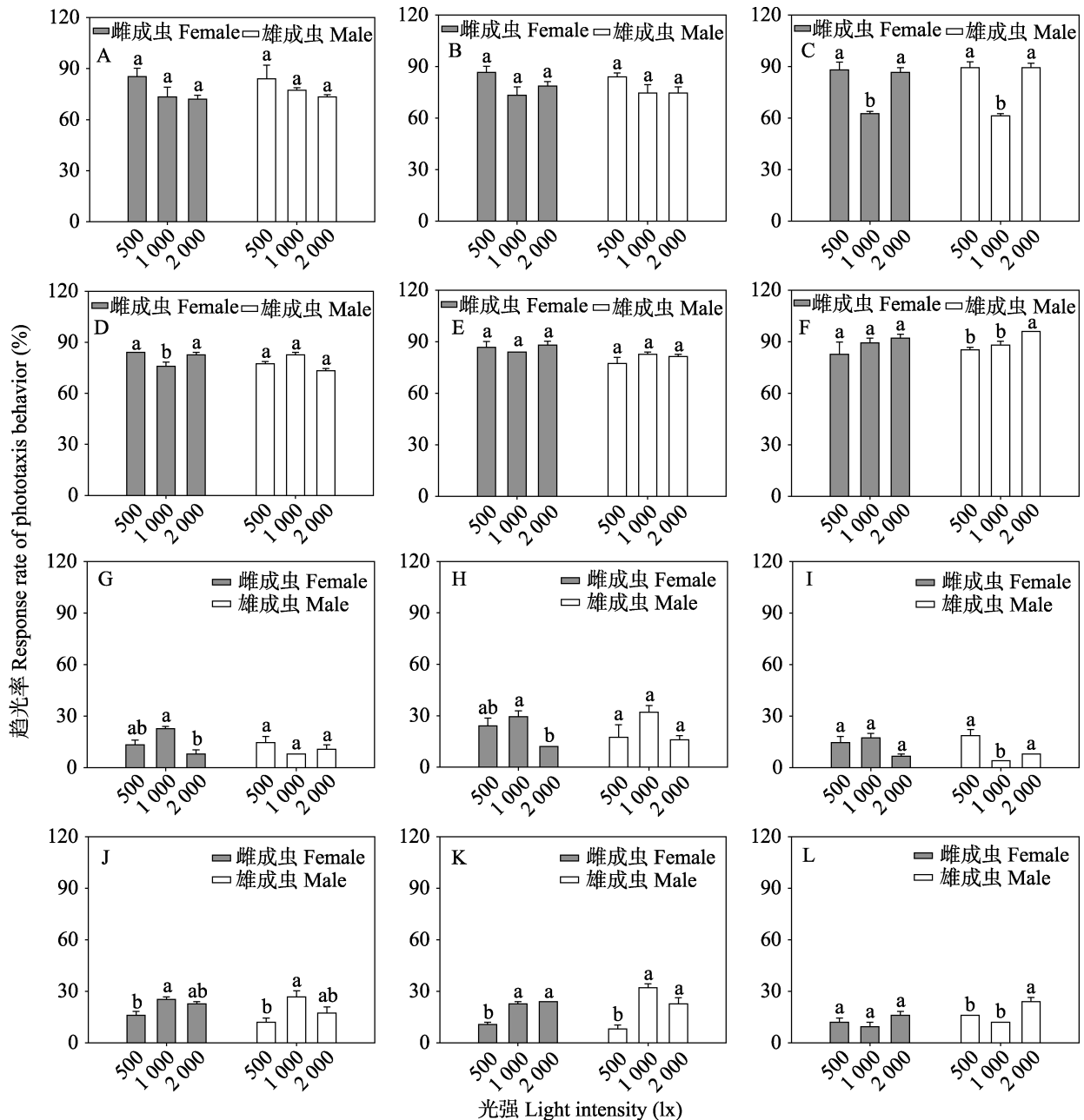


图4 不同光强刺激下的柑橘大实蝇成虫的趋光率差异

Fig. 4 Difference of response rate of the phototaxis behavior of adult *Bactrocera minax* among 3 kinds of light intensity

A. CK, 1日龄; B. CK, 3日龄; C. CK, 5日龄; D. 遮蔽单眼处理, 1日龄; E. 遮蔽单眼处理, 3日龄; F. 遮蔽单眼处理, 5日龄; G. 遮蔽复眼处理, 1日龄; H. 遮蔽复眼处理, 3日龄; I. 遮蔽复眼处理, 5日龄; J. 同时遮蔽单复眼处理, 1日龄; K. 同时遮蔽单复眼处理, 3日龄; L. 同时遮蔽单复眼处理, 5日龄。

A. CK, 1-day-old; B. CK, 3-day-old; C. CK, 5-day-old; D. Blind ocellus, 1-day-old; E. Blind ocellus, 3-day-old; F. Blind ocellus, 5-day-old; G. Blind compound eye, 1-day-old; H. Blind compound eye, 3-day-old; I. Blind compound eye, 5-day-old; J. Blind ocellus and compound eye, 1-day-old; K. Blind ocellus and compound eye, 3-day-old; L. Blind ocellus and compound eye, 5-day-old.

绒鳃金龟甲成虫的趋光行为曲线呈近“ $\sim$ ”型。柑橘大实蝇成虫的趋光率与光强有关, 其对于

1 000 lx 光照度的趋光率是一个极值, 这提示柑橘大实蝇成虫的趋光行为具有一定光强域值。罗杰

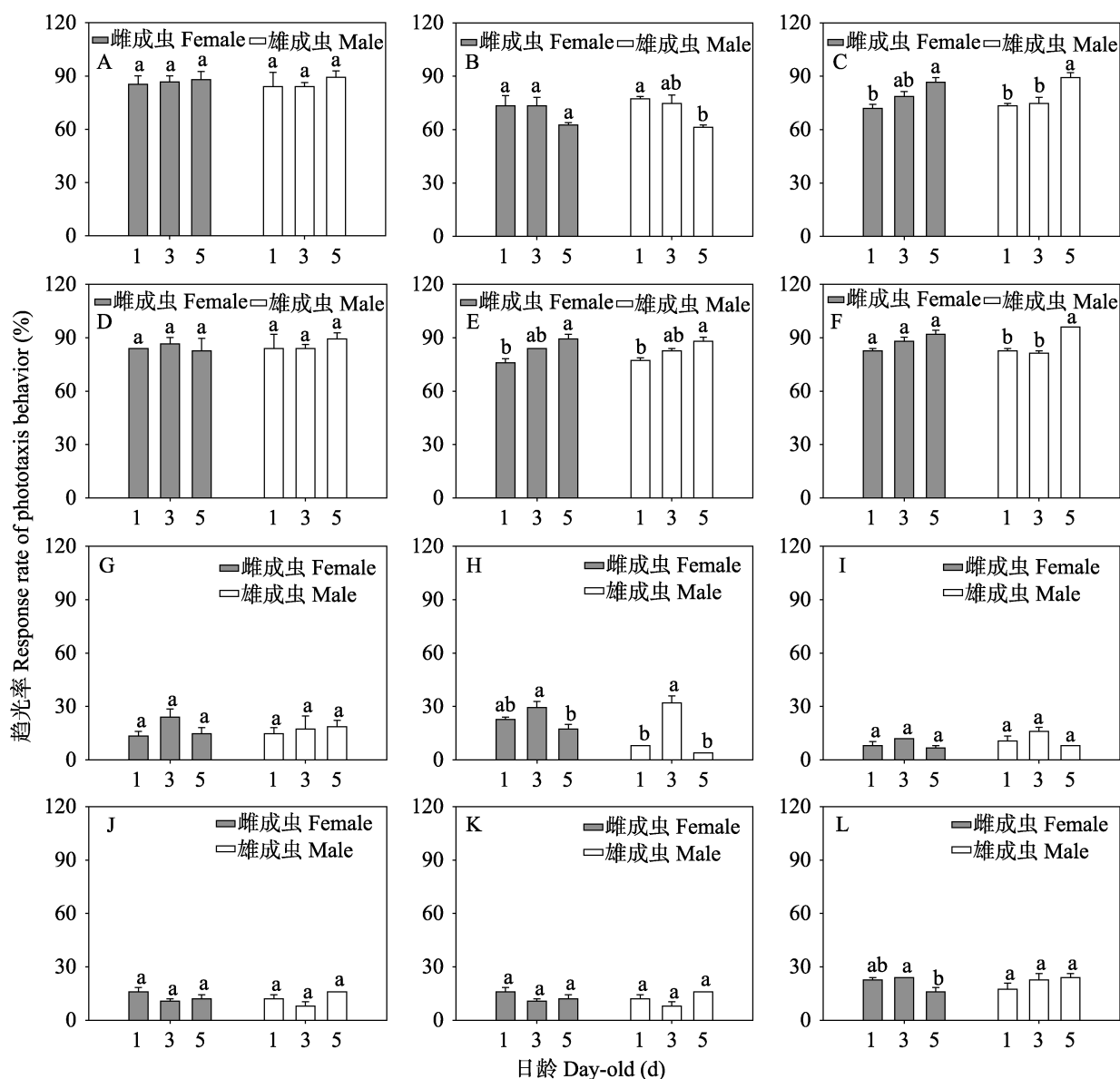


图 5 不同日龄的柑橘大实蝇成虫的趋光率差异

Fig. 5 Difference of response rate of the phototaxis behavior among 1, 3, and 5-day-old's of adult *Bactrocera minax*

A. CK, 500 lx 光照度; B. CK, 1 000 lx 光照度; C. CK, 2 000 lx 光照度; D. 遮蔽单眼处理, 500 lx 光照度;

E. 遮蔽单眼处理, 1 000 lx 光照度; F. 遮蔽单眼处理, 2 000 lx 光照度; G. 遮蔽复眼处理, 500 lx 光照度;

H. 遮蔽复眼处理, 1 000 lx 光照度; I. 遮蔽复眼处理, 2 000 lx 光照度; J. 同时遮蔽单复眼处理, 500 lx 光照度;

K. 同时遮蔽单复眼处理, 1 000 lx 光照度; L. 同时遮蔽单复眼处理, 2 000 lx 光照度。

A. CK, 500 lx light intensity; B. CK, 1 000 lx light intensity; C. CK, 2 000 lx light intensity; D. Blind ocellus, 500 lx light intensity; E. Blind ocellus, 1 000 lx light intensity; F. Blind ocellus, 2 000 lx light intensity; G. Blind compound eye, 500 lx light intensity; H. Blind compound eye, 1 000 lx light intensity; I. Blind compound eye, 2 000 lx light intensity, J. Blind ocellus and compound eye, 500 lx light intensity; K. Blind ocellus and compound eye, 1 000 lx light intensity; L. Blind ocellus and compound eye, 2 000 lx light intensity.

等 (2015) 研究表明, 初羽化的柑橘大实蝇雌雄成虫起飞活动存在两个高峰, 上午在 9:00-10:00 时, 下午在 16:00-17:00 时, 在这两个时间段中

光强范围为 796-1 960 lx, 其认为起飞活动与光照强度相关, 但并非直线线性相关。柑橘大实蝇成虫的趋光率与光强到底符合哪一种模型, 二者

是否存在二次函数关系还需后期设置更多的光强梯度进行阐明。另外后期应增加光的波长这一重要因素,以进一步研究波长和光强单独或交互作用对柑橘大实蝇成虫的趋光行为的影响。

柑橘大实蝇成虫的生理状态,如日龄在一定程度上影响其的趋光行为。不同日龄的柑橘大实蝇成虫对于 1 000 lx 和 2 000 lx 光照度的趋光率存在显著差异。羽化初期的草地螟 *Loxostege sticticatis* 成虫趋光反应不明显,随着日龄的增加,其趋光反应率明显升高(江幸福等,2010)。黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 则相反,随着日龄的增长,其成虫的趋光率明显降低(Bourg and Badia, 1995)。这些结果也与本研究结果类似,表明昆虫的趋光率与日龄有关,不同的是柑橘大实蝇成虫的趋光率与日龄的关系呈现高低交错的态势,这在一定程度上说明还有其他因素共同作用,影响柑橘大实蝇成虫的趋光行为。综上所述,柑橘大实蝇成虫的趋光率与成虫的复眼、日龄、性别和光照强度有关,这其中复眼的作用最明显。柑橘大实蝇成虫通过复眼的感光作用,来寻找食物、配偶和栖境环境。了解外界光环境与柑橘大实蝇成虫视觉作用的内在联系,将为灯光诱杀柑橘大实蝇的绿色防控措施的开发和应用提供理论依据。

参考文献 (References)

- Al Marshad H, Corless A, Copeland J, Moiseff A, 2008. A method for measuring the surface features of the firefly (Coleoptera: Lampyridae) compound eye. *Journal of Entomological Science*, 43(3): 279–290.
- Bourg EL, Badia J, 1995. Decline in photopositive tendencies with age in *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). *Journal of Insect Behavior*, 8(6): 835–845.
- Chapman RF, 2013. The Insects: Structure And Function. 5th ed. Cambridge: Cambridge University Press. 929.
- Chen SX, Xie YZ, 1955. The formal and specific name of *Bactrocera* (Tetradacus) *minax*. *Journal of Entomology*, 5(1): 123–126. [陈世骧, 谢蕴贞, 1955. 关于桔大实蝇的学名及其种征. 昆虫学报, 5(1): 123–126.]
- Chen WJ, Zheng XL, Wang P, Lei CL, Wang XP, 2011. Sexual difference of insect phototactic behavior and related affecting factors. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22(12): 3351–3357. [程文杰, 郑霞林, 王攀, 雷朝亮, 王小平, 2011. 昆虫趋光的性别差异及其影响因素. 应用生态学报, 22(12): 3351–3357.]
- Chen Y, Luo CW, 2015. Phototactic behavior of parasitic wasp *Dinotiscus arandi* to different light intensities. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 44(7): 99–102. [陈友, 罗长维, 2015. 光强对松蠹狄金小蜂趋光行为的影响. 河南农业科学, 44(7): 99–102.]
- Deng H, 2011. A new navigation technique based on the visual mechanism of flying insects. Doctoral dissertation. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology. [邓鹤, 2011. 基于飞行昆虫视觉机理的导航新方法. 博士学位论文. 武汉: 华中科技大学.]
- Din YQ, 1978. Studies on the phototactic behaviour of noctuid moths: responses of *Heliotis assulta* to two monochromatic lights and intensities of light. *Acta Entomologica Sinica*, 21(1): 1–6. [丁岩钦, 1978. 夜蛾趋光特性的研究: 烟青虫成虫对双色光与光强度的反应. 昆虫学报, 21(1): 1–6.]
- Dinuta A, Bunescu H, Proorocu M, Bodis I, Oros S, 2008. Researches concerning the external morphology of granary weevil's adult (*Sitophilus granarius* L.), a major pest of the stored cereals. *Bulletin of the University of Agricultural Sciences and Veterinary*, 65(1): 72–77.
- Dong YC, Wang ZJ, Clarke AR, Pereira R, Desneux N, Niu CY, 2013. Pupal diapause development and termination is driven by low temperature chilling in *Bactrocera minax*. *Journal of Pest Science*, 86(3): 429–436.
- Dorji C, Clarke AR, Drew RAI, Fletcher BS, Loday P, Mahat K, Raghu S, Romig MC, 2006. Seasonal phenology of *Bactrocera minax* (Diptera: Tephritidae) in western Bhutan. *Bulletin of Entomological Research*, 96(5): 531–538.
- Drew RAI, Dorji C, Romig MC, Loday P, 2006. Attractiveness of various combinations of colors and shapes to females and males of *Bactrocera minax* (Diptera: Tephritidae) in a commercial mandarin grove in Bhutan. *Journal of Economic Entomology*, 99(5): 1651–1656.
- Fan F, Ren HM, Lv LH, Zhang LP, Wei GS, 2012. Effect of spectral sensitivity and intensity response on the phototaxis of *Frankliniella Occidentalis* (Pergande). *Acta Ecologica Sinica*, 32(6): 1790–1795. [范凡, 任红敏, 吕利华, 张莉萍, 魏国树, 2012. 光谱和光强度对西花蓟马雌虫趋光行为的影响. 生态学报, 32(6): 1790–1795.]
- Garris HW, Snyder JA, 2010. Sex-specific attraction of moth species to ultraviolet light traps. *Southeastern Naturalist*, 9(3): 427–434.
- Gilbert C, 1994. Form and function of stemmata in larvae of holometabolous insects. *Annual Review of Entomology*, 39: 323–349.
- Gillott C, 2005. Entomology. Dordrecht: Springer, 831.
- Gong QT, 2012. Studies on the screening of the Chinese citrus fly food attractants and fungicides. Master dissertation. Chongqing: Southwest University. [宫庆涛, 2012. 柑橘大实蝇食物引诱剂

- 与防治药剂筛选研究. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]
- Gong ZF, Liu JQ, Guo C Zhou YQ, Teng Y, Liu L, 2010. Two pairs of neurons in the central brain control *Drosophila* innate light preference. *Science*, 330(6003): 499–502.
- Jiang XF, Zhang ZZ, Luo LZ, 2010. Phototaxis of the beet webworm *Loxostege sticticalis* to different wavelengths and light intensity. *Plant Protection*, 36(6): 69–73. [江幸福, 张总泽, 罗礼智, 2010. 草地螟成虫对不同光波和光强的趋光性. *植物保护*, 36(6): 69–73.]
- Jiang YL, Wu YQ, Li T, Gong ZJ, Duan Y, Miao J, Guo YY, 2015. Behavioural responses of *Anomala corpulenta* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeoidea) to different spectral light. *Acta Entomologica Sinica*, 58(10): 1146–1150. [蒋月丽, 武予清, 李彤, 巩中军, 段云, 苗进, 郭予元, 2015. 铜绿丽金龟对不同光谱的行为反应. *昆虫学报*, 58(10): 1146–1150.]
- Kleef JV, Berry R, Stange G, 2008. Directional selectivity in the simple eye of an insect. *Neuroscience*, 28(11): 2845–2855.
- Lau TF, Meyer-Rochow VB, 2013. The compound eye of *Orygia antiqua* (Lepidoptera: Lymantriidae): Sexual dimorphism and light/dark adaptational changes. *European Journal of Entomology*, 104(2): 247–258.
- Liu JH, Zhao ZH, 2017. Roles of insect vision in host plant finding and locating. *Journal of Plant Protection*, 44(3): 353–362. [刘军和, 赵紫华, 2017. 昆虫视觉在寄主寻找及定位过程中的作用. *植物保护学报*, 44(3): 353–362.]
- Luo J, Gui LY, Wang FL, 2015. Daily rhythm of flight takeoff by early emerged adult Chinese citrus fly and their landing locations. *Journal of Environmental Entomology*, 37(1): 36–43. [罗杰, 桂连友, 王福莲, 2015. 初羽化的柑橘大实蝇成虫起飞日节律和降落位置. *环境昆虫学报*, 37(1): 36–43.]
- Lv F, Hai XX, Fan F, Zhou X, Liu S, 2016. The phototactic behavior of oriental brown chafer *Serica orientalis* to different monochromatic lights and light intensities. *Journal of Plant Protection*, 43(4): 656–661. [吕飞, 海小霞, 范凡, 周鑫, 刘顺, 2016. 黑绒鳃金龟甲成虫对不同单色光和光强的趋光行为. *植物保护学报*, 43(4): 656–661.]
- Meyer HW, 1978. Phototaxis in the walking male and female fly (*Calliphora erythrocephala* Meig.). *Journal of Comparative Physiology*, 31(1): 7–13.
- Meyer-Rochow VB, Lau TF, 2008. Sexual dimorphism in the compound eye of the moth *Operophtera brumata* (Lepidoptera, Geometridae). *Invertebrate Biology*, 127(2): 201–216.
- Munz T, 2005. The bee battles: Karl von Frisch, Adrian Wenner and the honey bee dance language controversy. *Journal of the History of Biology*, 38: 535–570.
- O'Carroll DC, Bidweil NJ, Laughlin SB, Warrant EJ, 1996. Insect motion detectors matched to visualecology. *Nature*, 382(6586): 63–66.
- Prokopy RJ, Owens ED, 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, 28(1): 337–364.
- Reeves JL, Lorch PD, 2009. Visual plant differentiation by the milfoil weevil, *Eurychiopsis lecontei* Dietz (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Insect Behavior*, 22(6): 473–476.
- Reisenman CE, Haag H, Borst A, 2003. Adaptation of response transients in fly motion vision. I: Experiments. *Vision Research*, 43 (11): 1291–1307.
- Sérandour J, Rey D, Raveton M, 2006. Behavioural adaptation of *Coquillettia* (Coquillettia) richiardii larvae to underwater life: environmental cues governing plant-insect interaction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 120(3): 195–200.
- Si PF, Zhou Q, You KX, Liu L, 2017. Feeding preference of *Bactrocera minax* adults to different color of foods and sugars and their olfactory response to sugars. *Journal of Environmental Entomology*, 39(6): 1266–1272. [司品法, 周琼, 尤克西, 刘路, 2017. 柑橘大实蝇对不同颜色和糖类的偏好及对糖类的嗅觉反应. *环境昆虫学报*, 39(6): 1266–1272.]
- Srinivasan MV, Zhang S, Altwein M, Tautz J, 2000. Honeybee navigation: nature and calibration of the “odometer”. *Science*, 287(5454): 851–853.
- Stalleicken J, Labhart T, Mouritsen H, 2006. Physiological characterization of the compound eye in monarch butterflies with focus on the dorsal rim area. *Journal of Comparative Physiology A*, 192(3): 321–331.
- Stenberg JA, Erison L, 2007. Visual cues override olfactory cues in the host-finding process of the monophagous leaf beetle *Altica engstroemi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 125(1): 81–88.
- Vogt N, Desplan C, 2010. Flipping the light switch. *Science*, 330(6003): 454–455.
- Wei GS, Zhang QW, Zhou MZ, Wu WG, 2000. Studies on the phototaxis of *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Acta Biophysica Sinica*, 16(1): 89–95. [魏国树, 张青文, 周明群, 吴卫国, 2000. 不同光波及光强度下棉铃虫 (*Helicoverpa armigera*) 成虫的行为反应. *生物物理学报*, 16(1): 89–95.]
- Wu PZ, Liao J, Wang ZB, Jiang JG, Wan HQ, 2017. Research on the taxis of *Tetracus citri* to different colors. *Journal of Hunan University of Arts and Science (Science and Technology)*, 29(1): 40–43. [吴澎志, 廖坚, 王志博, 姜吉刚, 万海青, 2017. 柑橘大实蝇的颜色趋性初探. *湖南文理学院学报(自然科学版)*, 29(1): 40–43.]
- Zhang JF, 2008. Research on biological characters and the integrated control technique of *Bactrocera* (*Tetracus*) *minax* (Enderlein). Master dissertation. Changsha: Hunan Agricultural University. [张佳峰, 2008. 柑橘大实蝇生物学特性及防治技术研究. 硕士学位论文. 长沙: 湖南农业大学.]