应用昆虫学报 *Chinese Journal of Applied Entomology* 2019, 56(1): 28−36. DOI: 10.7679/j.issn.2095−1353.2019.004

昆虫复眼结构及视觉导航研究进展*

文 超[1**] 马 涛[1] 王 偲[1] 温俊宝[2] 季英超[3] 温秀军[1***]

（1. 华南农业大学林学与风景园林学院，广州 510642；2. 北京林业大学林学院，北京 100083；
3. 山东农业大学植物保护学院，泰安 271018）

摘 要 复眼是昆虫主要的视觉器官，具有感受物体的大小、形状和颜色等功能。研究复眼结构是了解昆虫感光机制的基础，进而明确视觉信号在昆虫行为中的作用。昆虫的复眼包括了重叠像眼和并列像眼两种类型，重叠像眼具有聚光作用，可以感受到低强度的光，但是分辨率较低；并列像眼没有聚光作用，分辨率较高。大多数白天活动的昆虫具有并列像眼，夜晚活动的昆虫具有重叠像眼。分子生物学、视网膜电位和行为学研究结果均表明昆虫对紫外、蓝和绿光最敏感。昆虫利用天体和地面目标物信号定向和导航，依靠天体发出的偏振光和地面目标物与背景颜色的对比度进行视觉判断，对于任何一种昆虫，这两种信号都可能同时应用。视觉信号在昆虫定位植物寄主、寻找配偶和产卵过程中起着至关重要的作用，不能低估昆虫视觉能力的作用。利用昆虫对不同波长光波的趋性，研制专一性强的诱捕装置，可为害虫的无公害防治提供理论基础。

关键词 光感受器；复眼；视觉；导航；定位

Progress in research on the compound eye structure and visual navigation of insects

WEN Chao[1**] MA Tao[1] WANG Cai[1] WEN Jun-Bao[2] JI Ying-Chao[3] WEN Xiu-Jun[1***]

(1. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China;
2. College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
3. College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Taian 271018, China)

Abstract The compound eye is the main visual organ of insects and has the function of sensing size, shape and color. Research on the compound eye's structure is the basis for understanding insect vision and the role of the visual cues in insect behavior. Compound eyes are usually categorized into two major types; apposition, and superposition, eyes. Superposition eyes perform well in low intensity light but have low resolution, whereas apposition eyes do not perform as well in low intensity light but have higher resolution. Most diurnal insects have apposition eyes whereas superposition eyes are mainly found in nocturnal species. Molecular biology, electroantennogram experiments and behavioral analyses reveal that insects are most sensitive to ultraviolet, blue and green light. Insects use celestial cues and ground targets for orientation and navigation, including the polarization of light from celestial bodies and the contrast between landmarks and background color. Different kinds of cues may be used simultaneously. Vision plays a crucial role in the process of finding hosts, mates and oviposition sites, and should not be underestimated in entomological research. Knowledge of phototaxis can provide a theoretical basis for the environmentally-friendly control of pests, such as developing species-specific traps.

Key words photoreceptor; compound eyes; vision; orientation; navigation

*资助项目 Supported projects：中央财政林业科技推广示范项目（2015GDTK-09）

**第一作者 First author，E-mail：1107763043@qq.com

***通讯作者 Corresponding author，E-mail：wenxiujun@scau.edu.cn

收稿日期 Received：2018-09-03；接受日期 Accepted：2018-12-15

1　昆虫的视觉器官

昆虫的视觉器官主要包括了单眼和复眼，昆虫的单眼分为背单眼和侧单眼，成虫或半变态昆虫的若虫具有背单眼，一般位于两个复眼之间，具有辅助复眼进行视觉判断的作用。侧单眼是完全变态昆虫的幼虫仅有的视觉器官，其替代了复眼的功能，可以判断物体形状、颜色和距离（刘红霞和彩万志，2007）。复眼作为昆虫主要的视觉器官，能感受物体的大小、形状和颜色，对昆虫的取食、觅偶、产卵、归巢和避敌等行为起着重要的作用（Chapman，1998）。

1.1　复眼构成

昆虫的复眼由小眼构成，不同昆虫个体的小眼数量有差异。一般来讲，低等原始的昆虫没有复眼或单个复眼只存在几个小眼，例如，双尾目（Diplura）昆虫一般不存在复眼，部分缨尾目（Thysanura）昆虫的单个复眼仅有 8 个以下的小眼，而蜻蜓目（Odonata）中的一些昆虫单个复眼有上万个小眼（冷雪和那杰，2009）。小眼由外向内主要包括了角膜、晶锥、感杆束、色素细胞和基膜。角膜（Cornea lens）是昆虫复眼的表层结构，主要作用是保护复眼免受机械损伤。晶锥（Crystalline cone）是位于角膜下方的圆锥形透明结构，和角膜一起构成屈光器，类似于人眼中的晶状体，主要作用是聚光。晶锥的开闭程度会随着环境照明条件的变化而变化，以调节达到感杆束的通光量，晶锥开口越大，感杆束接收到的光子越多。感杆束（Rhabdome）相当于人类眼睛中的感光细胞，具有大量微绒毛，增大了感杆束的表面积，对光具有很强的折射能力，主要作用是吸收光线。色素细胞（Pigment cell）是调节通光量的主要器官，分布在晶锥和感杆束附近，通过在感杆束和晶锥之间的移动来调节进光量，以适应不同的光照条件。基膜（Basement-membrance）的主要功能是将进入复眼的光线再次反射到感杆束中，以增加复眼在低光照强度下的敏感性，并具有机械支撑作用。

1.2　复眼形态和内部结构

目前，研究昆虫复眼外部形态结构的仪器主要有光学显微镜、扫描电镜和原子力显微镜等，以了解小眼数量、小眼面积和小眼间角等，从而判断昆虫的视觉能力。一般来讲，复眼的小眼数量越多，面积越大，成像越清晰。小眼间角是昆虫复眼两个小眼之间的夹角，决定复眼的空间分辨率。小眼间角越小，复眼获得的潜在分辨率越大，反之亦然。大多数捕食性昆虫，如蜻蜓和黄蜂具有小于 1°的小眼间角，保证在检测猎物时具有较高的分辨率（Land，1997）。然而黑暗环境中生活的裸啮虫 *Psyllipsocus rambur* 的小眼间角度达到 12°，表明其复眼具有较低的分辨率（Meyer-Rochow and Mishra，2007）。

昆虫复眼内部显微结构的研究方法主要有石蜡切片法和透射电镜法。研究内容包括复眼光暗处理后的结构变化及昆虫分类（蒋月丽等，2016）。例如，张海强等（2007）等运用石蜡切片的方法研究了大草蛉 *Chrysopa pallens* 成虫复眼光、暗处理后显微结构的变化，经过暗处理后，色素细胞向晶锥移动，并且晶锥开口角度较大；光照处理后，晶锥开口角度变小，色素细胞远离晶锥移动。这与对龟纹瓢虫 *Propylaeajaponica thunberg*、红火蚁 *Solenopsis invicta*、异色瓢虫 *Harmonia axyridis*、黑绒鳃金龟 *Maladera orientalis* 的研究结果一致（闫海燕等，2006；范凡等，2008；吴春娟等，2011；吕飞等，2016）。这些研究表明色素细胞的位置和晶锥开裂程度可能与昆虫视觉能力有关。昆虫复眼结构非常复杂，即使同一个属的昆虫，其复眼结构的差异也可能很大，可以作为昆虫分类的依据。魏遥（2011）利用透射电子显微镜观察和比较了蚊蝎蛉科（Bittacidae）、蝎蛉科（Panorpidae）和拟蝎蛉科（Panorpodidae）中 5 个属昆虫的复眼超微结构，由此很好地区分了这几类昆虫。

1.3　复眼成像类型

根据结构的不同，昆虫复眼可以分为两大类：重叠像眼（图 1：A）和并列像眼（图 1：B）。重叠像眼具有“透明带”，单个小眼可接收来自

数百个角膜透镜的光线。并列像眼没有“透明带”，只能接收单个角膜透镜的光线。因此，重叠像眼的灵敏度可以是并列像眼的 1000 倍以上，但这可能会导致昆虫复眼的分辨率降低（Warrant and Dacke，1993）。大多数夜行性昆虫具有重叠像眼，日行性昆虫具有并列像眼（Jia and Liang，2015）。然而，少量的夜行性昆虫，如小真菌蚋 *Arachnocampa luminosa* 成虫和一些夜间活动的蝇类具有并列像眼，并能够克服夜间光线不足（Meyer-Rochow and Waldvogel，1979；Land *et al.*，1999）。这些昆虫能够克服夜间光照强度较低的原因是它们的并列像眼拥有面积较大的角膜和感杆束，这两个特殊的适应结构可以增加在暗淡光线下昆虫复眼的敏感性；也可能是由于昆虫复眼捕获一定量的光子后，信号可在视觉系统的更高层次进行时间和空间上的整合，但是这种神经策略在视觉系统中如何发生以及所涉及的神经回路目前尚不清楚，这是未来研究的一个重要的方向（Warrant，1999；Warrant and Dacke，2011）。

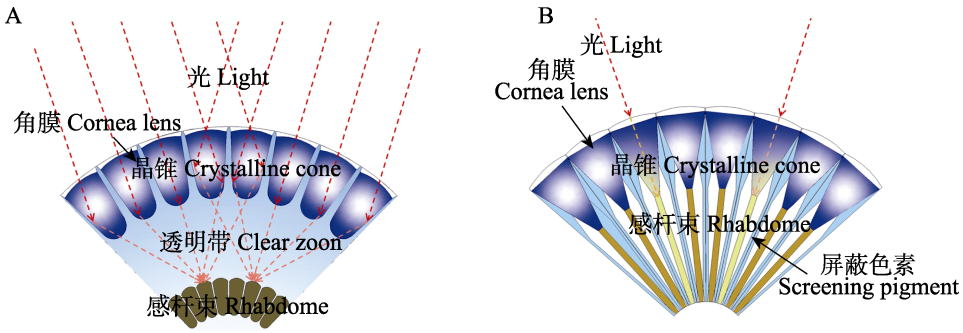

图 1　昆虫的两种复眼结构

Fig. 1　Two types of compound eyes of insects

A. 重叠像眼。具有大量的角膜和晶锥，每个晶锥和透明带都具有强大的折射率，将光聚集在单个感杆束上；B. 并列像眼。每个小眼都被吸收光的屏蔽色素与其他眼相隔离，从而防止光从其他角膜透镜到达的感杆束。图片改自 Warrant 和 Dacke（2010）。

A. Superposition compound eye. There are large number of corneal lenses and crystalline cones, each crystalline cone and clear zone possessing a powerful of refractive index and focus light on a single rhabdom; B. Apposition compound eye. Each ommatidium is isolated from its neighbors by a sleeve of light-absorbing screening pigment, thus preventing light from reaching the rhabdom from all but its own corneal lens. Pictures were modified from Warrant and Dacke (2010).

1.4　昆虫的光感受器类型

昆虫具有优异的视觉能力，能够辨别颜色。昆虫对颜色的分辨能力取决于昆虫复眼中的光感受器（Photoreceptor）的类型，昆虫光感受器似乎是比较保守的，因为从冰川到沙漠，从茂密的热带森林到洞穴都生活着许多昆虫，这些处于不同生态位的昆虫却拥有相似的紫外、蓝和绿光感受器。如：夜行性的烟草天蛾 *Manduca sexta*、生活在淡水中的仰泳蝽 *Notonecta glauca* 和访花的膜翅目昆虫均拥有相似的紫外、蓝和绿光感受器（White *et al.*，1994；Chittka and Nickolas，1997）。这说明了环境因素对昆虫光感受器的影响较小，应该从系统发育和分子生物学的背景考虑昆虫的色觉适应进化。

昆虫感受光的本质是视觉色素吸收光子，将吸收的光能转化为电能在昆虫体内传导。视觉色素是一种色素蛋白，由光敏性的视黄醛和视蛋白组成。视黄醛是由胡萝卜素发生氧化断裂生成的，主要作用是启动昆虫脑的神经脉冲，从而形成视觉。视蛋白属于 G-蛋白偶联感受器家族，含有 7 个跨膜结构域。Briscoe 和 Chittka（2001）比较了 54 种节肢动物的视蛋白的氨基酸序列和不同的视蛋白，认为昆虫视蛋白可分为 3 个主要分支，这证实了紫外、蓝和绿光视觉色素出现在昆虫进化早期的观点（Goldsmith，1990）。此外，紫外、蓝和绿光 3 种视觉色素的视蛋白已经从几种蛾类中克隆出来，或者在其基因组中被鉴定出

来（Chase *et al.*，1997；Velarde and Al，2005；Xu *et al.*，2013；Yan *et al.*，2014；Feuda *et al.*，2016）。

复眼的光感受器主要是视网膜细胞（位于感杆束），在此处接收到的光能转化为电能，所以常用复眼视网膜细胞电位技术（Electroretinogram，ERG）来研究昆虫的感光机制。其原理是复眼吸收光子后，改变了神经末梢钠离子通道而产生的电位，电位积累到一定程度后引起神经末梢产生动作电位（蒋月丽，2014）。Jiang 等（2015）使用视网膜电位技术测量了铜绿丽金龟 *Anomala corpulenta* 成虫对 14 种单色光的光谱灵敏度。结果表明，在紫外光（400 nm）、黄绿光（498-562 nm）和蓝光（460 nm）处表现出 3 个波峰。魏国树等（2002）运用视网膜电位技术测定了棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 成虫复眼对光刺激的电生理反应，表明波峰位于 400、483、562 nm。目前，昆虫复眼的视网膜电位技术已经在半翅目、脉翅目、鞘翅目、膜翅目、长翅目和鳞翅目等多个目昆虫中应用（Lall *et al.*，1982；Mellor *et al.*，1997；魏国树等，2002；Kirchner *et al.*，2005）。

2　昆虫导航及趋光行为

2.1　利用天体信号导航

昆虫主要利用天体信号（月球和太阳）和地面的目标物进行定向和导航。天体发出的光线常常用于昆虫的导航（Wehner，2003），如木蚁 *Camponotus pennsylvanicus*、溪岸蠼螋 *Labidura riparia*、黑带黄夜蛾 *Noctua pronuba* 等（Sotthibandhu and Baker，1979；Klotz and Reid，1993；Ugolini and Chiussi，1996）。天体发出的光信号对于昆虫的有效部分常常是其偏振光模式。偏振光是由于天体发射光向地球传播时，经大气散射而产生。昆虫复眼电生理研究表明，复眼的背部边缘区域（Dorsal rim area）的小眼有许多对偏振光比较敏感的感受器（Schwind，1983）。夜行性的非洲粪金龟 *Scarabaeus zambesianus* 从巢穴外出寻找新鲜的粪便时，一旦找到粪便，它就会迅速制造一个粪球并将其沿直线滚回巢穴。为了保持这一过程的直线转运，甲虫依靠月球形成的偏振光进行定向（Dacke *et al.*，2003）。如果将月光遮挡之后，非洲粪金龟不能沿直线滚动粪球回巢，同样，将一个偏振滤光器放置在非洲粪金龟滚动粪球的上方后，甲虫也不能沿直线滚动粪球，当甲虫运动到滤光器范围以外时，它又重新回到原来的路线（图 2）。其他昆虫也发现这种利用天体的定向能力，如野蟋蟀 *Gryllus campestris*、沙漠拟步甲 *Parastizopus armaticeps*、日本朱土蜣 *Parastrachia japonensis* 和夜间中美洲汗蜂 *Megalopta genalis* 等（Rost and Honegger，1987；Rasa，1990；Greiner *et al.*，2007；Hironaka *et al.*，2008）。

2.2　利用目标物导航

生活在森林中的昆虫来说，天体不可能清晰可见，地面的目标物（树冠、树干等）可能更适合于定向和导航。昆虫利用地面信号定向的能力依赖于地面的目标物与背景是否有足够的对比度而不是目标物的亮度。Schwarz 等（2011）模拟了澳大利亚沙漠蚁 *Melophorus bagoti* 的复眼视觉场景，发现这种蚂蚁利用复眼提供的目标物与背景的对比度引导方向。目标物同样是夜间中美洲汗蜂 *Megalopta genalis* 的定向和导航的信号（图 3）。汗蜂的巢穴是一根中空的棒，当一个方形卡片标记的真巢与四个空巢放在一排时，汗蜂在一次觅食后回到它自己真的巢穴中。如果当汗蜂离开时，将方形卡片移动到空巢上，汗蜂仍会直接进入方形卡片标记的空巢，但几秒钟后会再次飞出，这样一直持续下去，直到找到真正的巢穴（Somanathan *et al.*，2008）。

2.3　昆虫趋光行为

光源的波长和光照强度均对昆虫的趋光行为有影响，其中波长是主要因素（靖湘峰和雷朝亮，2004）。同时，昆虫自身生理因素如性别、取食状态和光、暗经历等也会影响昆虫的趋光行为（鞠倩等，2010；程文杰等，2011；边磊等，2012；王争艳等，2016）。国内外的学者已经在室内对多种昆虫的趋光行为进行了测试。黄咏槐

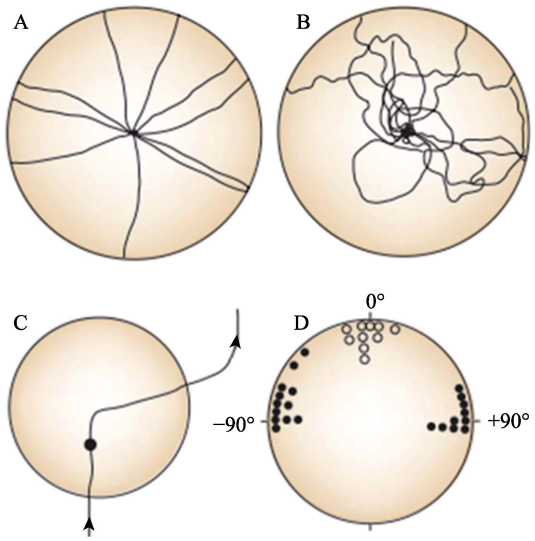

图 2 非洲粪金龟利用月光发出的偏振光导航

Fig. 2 Useing polarization of moonlight for orientation in African dung beetles *Scarabaeus zambesianus*

A. 甲虫在月光下（*n*=10）从取食中心（直径 3 m）向外移动粪球的路径；B. 将月光遮挡之后，甲虫的移动粪球的路径是随机的；C. 将偏振滤光器放在试验区域上方（圆圈代表滤光器的范围），在黑点处将甲虫的运动方向向右改变 70°，甲虫在月光下又恢复原来的路径；D. 覆盖相同的滤光器时，观察的 32 头甲虫中的 22 头甲虫的方向发生了改变，向左偏移 12 头，向右偏移 10 头，10 头甲虫偏离在滤光器放置之前的路径 6.7°±5.5°。图片改自 Dacke 等（2003）。

A. Paths taken by beetles (*n*=10) moving dung balls outwards from the feeding centre of an arena (diameter, 3 m) on a moonlit night; B. After hiding the moonlight, their direction is random; C. The polarizing filter was placed above the test area (the circle represents the range of the filter), at the black point, the direction of the beetle was changed 70° to the right, the beetle resumes its direction exposure to the moonlight; D. The direction of 22 beetles in the 32 beetles observed changed when covered by the same filter, 12 to the left and 10 to the right, as in 10 beetles deviated by an average absolute angle of 6.7°±5.5° from the path they were following before filter placement. Picture was modified from Dacke *et al.*（2003）.

等（2014）对星天牛 *Anoplophora chinensis* 成虫的研究发现：波长范围 300-680 nm 的 22 种光源中，星天牛对波长 340 nm、365 nm 和 380 nm 的紫外光趋性最强。Wen 等（2018）在室内和野外研究了沟眶象 *Eucryptorrhynchus scrobiculatus* 和臭椿沟眶象 *Eucryptorrhynchus brandti* 成虫对 8 种不同波长 LED 灯的趋性，结果表明紫外光

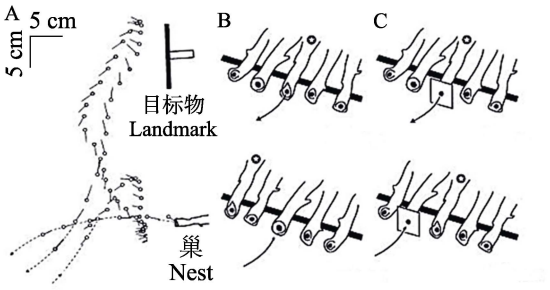

图 3 夜间中美洲汗蜂利用目标物导航

Fig. 3 Landmark orientation in *Megalopta genalis*

A. 每个“球棒”代表头部（球）和身体（棒），以 40 ms 的间隔时间记录；B. 学习附在巢上的白色方形卡片的存在；C. 汗蜂取食回来后，进入它们以前学习过的巢穴，而不是真的巢穴（真巢穴上用星星标记）。图片改自 Somanathan 等（2008）。

A. Each“ ball-and-stick ”represents the position of the head (ball) and body (stick) at 40 ms intervals; B. Learn the presence of a white square card attached to their nest; C. Upon return, bees enter the nest marked by the landmarks they have previously learned, not their actual nests (real nests are marked by stars). Picture was modified from Somanathan *et al.* (2008).

（400 nm）对两种象甲的吸引效果最佳。Jeon 等（2012）研究发现蓝光对米象 *Sitophilus oryzae* 成虫最有吸引力。野外测试红裸须摇蚊 *Propsilocerus akamusi* 成虫对发射绿光、红光、蓝光、琥珀光和紫外光的 LED 灯的趋性，发现紫外光的吸引能力最强，其次是绿光和蓝光（Hirabayashi *et al.*，2017）。

灯光诱捕技术已经广泛的运用在农林害虫的防治中，例如，LED 灯诱捕器在田间可以诱捕到西印度甘薯象甲 *Euscepes postfasciatus*（Katsuki *et al.*，2012），黑光灯诱捕器可以诱捕到栗山天牛 *Massicus raddei*（姜静等，2010），频振式杀虫灯对甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 的诱捕效果比较明显（许国庆等，2006）。相比于其他防治方法，使用灯光防治不仅没有化学防治方法所带来的环境污染问题，并且成本较低。目前市场上的黑光灯和频振式杀虫灯均是广谱性光源，虽然可以诱捕到目标昆虫，但也会杀死大量天敌昆虫，对生态环境的稳定性造成一定影响。研究昆虫对不同波长光源的趋光行为反应，筛选出最佳波长，可为研制专一性较强的诱捕装置提供理论基础。

3　昆虫视觉作用

3.1　昆虫视觉在定位寄主中的作用

植食性昆虫与寄主植物之间的相互作用一直是生态学研究的重要问题，植食性昆虫与寄主发生交互作用之前，必须先找到寄主。因此，定位一个合适的寄主是任何昆虫和植物相互作用最重要的一步（Reeves，2011）。近年来，研究昆虫和植物寄主之间的关系主要集中在化学生态学-植物挥发性物质和昆虫嗅觉系统之间的关系方面。在寻找寄主中昆虫视觉的作用很少予以关注（Prokopy and Owens，1983）。其原因是认为昆虫的视力较差，所有植物都是绿色的，光学信号不能用于识别寄主植物。之所以认为昆虫视力不好，原因在于将昆虫复眼与脊椎动物眼睛进行比较（Land，1997）。的确，昆虫复眼与脊椎动物的眼睛不同，是一个多孔径的光学系统（金菲和颜忠诚，2012）。

近年来，一些研究表明在昆虫定位植物寄主的过程中，视觉信号比化学信号更重要，或至少是视觉和嗅觉协同发挥作用。许多行为测试的结果表明，视觉在昆虫定位植物寄主的过程中发挥着重要的作用，如榆紫叶甲*Ambrostoma quadriimpressum*的选择和非选择试验表明其寄主植物的定位由视觉目标引导，而不是化学信号（Sun *et al.*，2015）。寡食性的水生象甲 *Euhrychiopsis lecontei* 对密封在小瓶中的寄主狐尾藻和非寄主金鱼藻（两种植物叶片形状不同）间选择时，表现出对狐尾藻的偏好性（Reeves *et al.*，2009）。家具窃蠹 *Anobium punctatum* 寻找植物寄主时，利用视觉判断植物寄主轮廓来寻找寄主（Wyatt *et al.*，1997）。一些日行性的访花昆虫可以通过视觉区分不同颜色和形状的花，例如，小豆长喙天蛾 *Macroglossum stellatarum* 对不同图案的偏好性强弱为：辐射状＞环纹状＞条带状，并且比较喜欢蓝色的花（Balkenius and Kelber，2006）。

3.2　昆虫视觉在寻找配偶和产卵中的作用

昆虫的视觉在寻找配偶和产卵中同样发挥着重要的作用，彩裙绡蝶 *Mechanitis lysimnia* 可以通过视觉识别卵簇，避免在已经产卵的植物上产卵（Vasconcellos-Neto and Monteiro，1993）。青衫黄袖蝶 *Heliconius cydno* 雌蝶在长期的进化过程中，鳞翅上进化出可以反射偏振光的结构，雄虫复眼能够感受到雌蝶鳞翅上反射的偏振光而寻找到雌蝶（Sweeney *et al.*，2003）。星天牛 *Anoplophora malasiaca* 可以依靠视觉准确寻找到死亡的雌虫（Fukaya *et al.*，2004）。云杉球果小卷蛾 *Cydia strobilella* 在搜索寄主时，利用寄主的光谱特性选择产卵位置，并且可以通过视觉区分云杉 *Picea abies* 的球花和球果（Jakobsson *et al.*，2017）。

4　展望

了解昆虫复眼结构是研究其生理和行为反应的基础，目前对复眼结构的研究主要涉及昆虫性别二态性、光、暗处理后变化及昆虫分类，这些研究多是对复眼结构的定性描述，缺乏对复眼结构参数（复眼参数 *P* 值和 *F* 值）的精确计算。*P* 值是反应复眼对光强度响应的指标，*P* 值越大，对光越敏感。*P* 值是通过测量小眼直径、复眼半径计算得到。*F* 值是反应复眼聚光能力的指标，一般来说，较小的 *F* 值会形成较亮的图像，通过测量小眼焦距和小眼直径得到。夜行性昆虫 F 值通常大于 2.1，日行性昆虫的 *F* 值从 0.5 到 1.2。Jia 和 Liang（2017）研究表明，夜行性的毛蠓 *Clogmia albipunctata* 复眼的 *P* 值为 4.6，*F* 值为 1.2，这表明毛蠓复眼提供了相对较差的空间分辨率和较高的灵敏度。昆虫复眼结构决定其功能，所以，对于复眼结构参数的精确计算有利于评估昆虫的视觉能力。

昆虫吸收光子后，从视网膜电位产生到行为反应的过程还是未知的。夜行性的红天蛾 *Deilephila elpenor* 可以在微弱的光下区分蓝色和灰色，尽管具有敏感的重叠像眼，但完成此任务时，其每个视觉反应周期中光感受器可吸收的光子不超过 16 个（Kelber *et al.*，2002）。理论上，这种光子捕获量不足以可靠地区分颜色。如何解释昆虫复眼吸收的光子和视觉表现之间的巨大

差距？有一种假设是视网膜接受到的视觉信号可能在昆虫视觉神经中进行时间和空间上的整合。这种整合如何发生以及发生的位置值得深入研究。

同种昆虫对不同波长的光源反应不同，研究昆虫对不同波长光的行为反应，可以筛选最佳的光照条件，为灯光诱捕技术在昆虫监测和防治运用中提供理论基础。目前，灯光诱杀技术已成为监测和防治害虫的重要方法。但是，大部分趋光行为研究限于室内测试，没有把室内研究结果与田间试验相结合。自然条件下影响昆虫趋光行为的多种因素难以在室内模拟，只有将室内研究和更接近自然的田间试验结合，才更有利于评价对害虫的防治效果。

在昆虫定位植物寄主和配偶机制中，视觉仍然可能被忽视，化学生态学的研究将继续占主导地位，但是化学信号和视觉信号往往协同作用于昆虫寻找寄主和配偶（Harris *et al.*，1995，2010）。应该将视觉研究纳入昆虫寻找寄主和配偶定位的研究中，因为任何一项单一的研究方法都可能会低估昆虫掌握的信息量（Bell，1990）。

参考文献（References）

Balkenius A, Kelber A, 2006. Color preferences influences odor learning in the hawkmoth, *Macroglossum stellatarum*. *Naturwissenschaften*, 93(5): 255–258.

Bell WJ, 1990. Searching behavior patterns in insects. *Annual Review of Entomology*, 35(1): 447–467.

Bian L, Sun XL, Gao Y, Luo ZX, Jing S, Zhang ZQ, Chen ZM, 2012. Research on the light tropism of insects and the progress in application. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 49(6): 1677–1686. [边磊, 孙晓玲, 高宇, 罗宗秀, 金珊, 张正群, 陈宗懋, 2012. 昆虫光趋性机理及其应用进展. 应用昆虫学报, 49(6): 1677–1686.]

Briscoe AD, Chittka L, 2001. The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology*, 46(1): 471–510.

Chase MR, Bennett RR, White RH, 1997. Three opsin-encoding cDNAS from the compound eye of *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology*, 200(18): 2469–2478.

Cheng 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.]

Chittka L, Nickolas MW, 1997. Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Sciences*, 45(2/3): 169–183.

Dacke M, Nilsson DE, Scholtz CH, Byrne M, Warrant EJ, 2003. Animal behaviour: insect orientation to polarized moonlight. *Nature*, 424(6944): 33.

Fan F, Liu J, Qu P, Lu LH, Wei GS, 2008. Compound eye morphology of the fire ants, *Solenopsis invicta*, invaded southern China observed with scanning electron microscopy. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 45(4): 642–646. [范凡, 刘杰, 屈平, 吕利华, 魏国树, 2008. 红火蚁复眼的扫描电镜观察. 应用昆虫学报, 45(4): 642–646.]

Feuda R, Marlétaz F, Bentley MA, Holland PWH, 2016. Conservation, duplication, and divergence of five opsin genes in insect evolution. *Genome Biology and Evolution*, 8(3): 579–587.

Fukaya M, Akino T, Yasuda T, Wakamura S, 2004. Visual and olfactory cues for mate orientation behaviour in male white-spotted longicorn beetle, *Anoplophora malasiaca*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 111(2): 111–115.

Goldsmith TH, 1990. Optimization, constraint, and history in the evolution of eyes. *Quarterly Review of Biology*, 65(3): 281–322.

Greiner B, Cronin T, Ribi W, Wcislo W, Warrant E, 2007. Anatomical and physiological evidence for polarisation vision in the nocturnal bee *Megalopta genalis*. *Journal of Comparative Physiology A*, 193(6): 591–600.

Harris MO, Foster SP, Bittar T, Ekanayake K, Looij K, Howard A, 1995. Visual behaviour of neonate larvae of the light brown apple moth. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 77(3): 323–334.

Harris MO, Rose S, Malsch P, 2010. The role of vision in the host plant-finding behaviour of the Hessian fly. *Physiological Entomology*, 18(1): 31–42.

Hirabayashi K, Nagai Y, Mushya T, Higashino M, Taniguchi Y, 2017. Phototaxis of *Propsilocerus akamusi* (Diptera: Chironomidae) from a shallow eutrophic lake in response to led lamps. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 33(2): 128–133.

Hironaka M, Inadomi K, Nomakuchi S, Filippi L, Hariyama T, 2008. Canopy compass in nocturnal homing of the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera: Parastrachiidae). *Naturwissenschaften*, 95(4): 343–346.

Huang YH, Huang SB, Liu HJ, Wang B, Hu XN, Huang HH, 2014. A preliminary study on phototaxis of citrus longhorn beetle, *Anoplophora chinensis* (Forster). *Journal of Environmental Entomology*, 36(2): 145–150. [黄咏槐, 黄少彬, 刘海军, Wang B, 胡学难, 黄焕华, 2014. 星天牛趋光性研究初报. 环境昆虫学报, 36(2): 145–150.]

Jakobsson J, Henze MJ, Svensson GP, Lind O, Anderbrant O, 2017. Visual cues of oviposition sites and spectral sensitivity of *Cydia strobilella* L. *Journal of Insect Physiology*, 101(3): 161–168.

Jeon JH, Oh MS, Cho KS, Lee HS, 2012. Phototactic response of the rice weevil, *Sitophilus oryzae* linnaeus (Coleoptera: Curculionidae), to light-emitting diodes. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 55(1): 35–39.

Jia LP, Liang AP, 2015. Fine structure of the compound eyes of

Callitettix versicolor (Insecta: Hemiptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 108(3): 316–324.

Jia LP, Liang AP, 2017. An apposition compound eye adapted for nocturnal vision in the moth midge *Clogmia albipunctata* (Williston) (Diptera: Psychodidae). *Journal of Insect Physiology*, 98(3): 188–198.

Jiang J, Yang ZQ, Tang YL, Tang H, Sun GY, Gao ZQ, 2010. Trapping technology about adults of *Massicus raddei* by a special black light. *Journal of Environmental Entomology,* 32(3): 369–374. [姜静, 杨忠岐, 唐艳龙, 唐桦, 孙光冀, 高志强, 2010. 专用黑光灯对栗山天牛的诱杀技术研究. 环境昆虫学报, 32(3): 369–374.]

Jiang YL, 2014. Sensitivity and behavioral response mechanism of *Anomala corpulenta* motschulsky to light signal. Doctoral dissertation. YangLing: Northwest A&F University. [蒋月丽, 2014. 铜绿丽金龟对光信号的感受和行为响应机制研究. 博士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]

Jiang YL, Duan Y, Li T, Miao J, Gong ZZ, Wu YQ, Guo YY, 2016. Progress in research of compound eyes morphological structure and photosensitive mechanism in insects. *Journal of Environmental Entomology*, 38(5): 1038–1043. [蒋月丽, 段云, 李彤, 苗静, 巩中军, 武予清, 郭予元, 2016. 昆虫复眼形态结构及感光机制研究进展. 环境昆虫学报, 38(5): 1038–1043.]

Jiang YL, Guo YY, Wu YQ, Li T, Duan Y, Miao J, Gong ZJ, Huang ZJ, 2015. Spectral sensitivity of the compound eyes of *Anomala corpulent*a Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Integrative Agriculture*, 14(4): 706–713.

Jin F, Yan ZC, 2012. Compound eye of insect. *Bulletin of Biology*, 47(12): 4–6. [金菲, 颜忠诚, 2012. 昆虫的复眼. 生物学通报, 47(12): 4–6.]

Jing XF, Lei CL, 2004. Advances in research on phototaxis of insects and the mechanism. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 41(3): 198–203. [靖湘峰, 雷朝亮, 2004. 昆虫趋光性及其机理的研究进展. 应用昆虫学报, 41(3): 198–203.]

Ju Q, Qu MJ, Chen JF, Zhao ZQ, Niu HL, Zhou Q, Yu SL, 2010. The influence of spectral and sexual differences on phototaxis action of several kinds of beetles. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 47(3): 512–516. [鞠倩, 曲明静, 陈金凤, 赵志强, 牛虎力, 周强, 禹山林, 2010. 光谱和性别对几种金龟子趋光行为的影响. 应用昆虫学报, 47(3): 512–516.]

Katsuki M, Omae Y, Okada K, Kamura T, Matsuyama T, Haraguchi D, Kohama T, Miyatake T, 2012. Ultraviolet light-emitting diode (UV LED) trap the West Indian sweet potato weevil, *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Applied Entomology and Zoology*, 47(3): 285–290.

Kelber A, Balkenius A, Warrant EJ, 2002. Scotopic colour vision in nocturnal hawkmoths. *Nature*, 419(6910): 922–925.

Kirchner SM, Döring TF, Saucke H, 2005. Evidence for trichromacy in the green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulz.) (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Insect Physiology*, 51(11): 1255–1260.

Klotz JH, Reid BL, 1993. Nocturnal orientation in the black carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (DeGeer) (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 40(1): 95–106.

Lall AB, Lord ET, Trouth CO, 1982. Vision in the firefly *Photuris lucicrescens* (Coleoptera: Lampyridae): spectral sensitivity and selective adaptation in the compound eye. *Journal of Comparative Physiology*, 147(2): 195–200.

Land MF, 1997. Visual acuity in insects. *Annual Review of Entomology*, 42(1): 147–177.

Land MF, Gibson G, Horwood J, Zeil J, 1999. Fundamental differences in the optical structure of the eyes of nocturnal and diurnal mosquitoes. *Journal of Comparative Physiology A*, 185(1): 91–103.

Leng X, Na J, 2009. Structure and function of insect compound eyes. *Journal of Shenyang Normal University* (*Natural Science Edition*), 27(2): 241–244. [冷雪, 那杰, 2009. 昆虫复眼的结构和功能. 沈阳师范大学学报(自然科学版), 27(2): 241–244.]

Liu HX, Cai WZ, 2007. The structure and function of simple eyes of insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 44(4): 603–607. [刘红霞, 彩万志, 2007. 昆虫单眼的结构和功能. 应用昆虫学报, 44(4): 603–607.]

Lu 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. *Chinese 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.]

Chapman RF, 1998. The Insects: Structure and Function. New York: Academic Press. 132–141.

Mellor HE, Bellingham J, Anderson M, 1997. Spectral efficiency of the glasshouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* and *Encarsia formosa* its hymenopteran parasitoid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 83(1): 11–20.

Meyer-Rochow VB, Mishra M, 2007. Structure and putative function of dark- and light-adapted as well as uv-exposed eyes of the food store pest *Psyllipsocus ramburi* Sélys-longchamps (Insecta: Psocoptera: Psyllipsocidae). *Journal of Insect Physiology*, 53(2): 157–169.

Meyer-Rochow VB, Waldvogel H, 1979. Visual behaviour and the structure of dark and light-adapted larval and adult eyes of the New Zealand glowworm *Arachnocampa luminosa* (Mycetophilidae: Diptera). *Journal of Insect Physiology*, 25(7): 601–613.

Prokopy RJ, Owens ED, 1983. Visual detection of plants by herbivorous insects. *Annual Review of Entomology,* 28(1): 337–364.

Rasa OAE, 1990. Evidence for subsociality and division of labor in a desert tenebrionid beetle *Parastizopus armaticeps* peringuey. *Naturwissenschaften*, 77(12): 591–592.

Reeves JL, 2011. Vision should not be overlooked as an important sensory modality for finding host plants. *Environmental Entomology*, 40(4): 855–863.

Reeves JL, Lorch PD, Kershner MW, 2009. Vision is important for plant location by the phytophagous aquatic specialist *Euhrychiopsis lecontei* Dietz (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Insect*

Behavior, 22(1): 54–64.

Rost R, Honegger HW, 1987. The timing of premating and mating behavior in a field population of the cricket *Gryllus campestris* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21(5): 279–289.

Schwarz S, Narendra A, Zeil J, 2011. The properties of the visual system in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. *Arthropod Structure & Development*, 40(2): 128–134.

Schwind R, 1983. A polarization-sensitive response of the flying water bug *Notonecta glauca*, to UV light. *Journal of Comparative Physiology*, 150(1): 87–91.

Somanathan H, Borges R, Warrant EJ, Kelber A, 2008. Nocturnal bees learn landmark colours in starlight. *Current Biology*, 18(21): 996–997.

Sotthibandhu S, Baker R, 1979. Celestial orientation by the large yellow underwing moth, *Noctua pronuba* L. *Animal Behaviour*, 27(79): 786–800.

Sun F, Bao C, Jing T, 2016. Locating host plants via orientation to standing visual targets has dispersal benefits for the monophagous leaf beetle *Ambrostoma quadriimpressum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 158(3): 229–235.

Sweeney A, Jiggins C, Johnsen S, 2003. Polarized light as a butterfly mating signal. *Nature*, 423(6935): 31–32.

Ugolini A, Chiussi R, 1996. Astronomical orientation and learning in the earwig *Labidura riparia*. *Behavioural Processes*, 36(2): 151–161.

Vasconcellos-Neto J, Monteiro RF, 1993. Inspection and evaluation of host plant by the butterfly *Mechanitis lysimnia* (Nymph., Ithomiinae) before laying eggs: a mechanism to reduce intraspecific competition. *Oecologia*, 95(3): 431–438.

Velarde RA, Al E, 2005. Pteropsin: a vertebrate-like non-visual opsin expressed in the honey bee brain. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 35(12): 1367–1377.

Wang ZY, Miao SY, Lu YJ, 2016. Phototaxis of adult *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens). *Chinese Journal of Applied Entomology*, 53(3): 642–647. [王争艳, 苗世远, 鲁玉杰, 2016. 锈赤扁谷盗成虫趋光行为研究. 应用昆虫学报, 53(3): 642–647.]

Warrant EJ, 1999. Seeing better at night: life style, eye design and the optimum strategy of spatial and temporal summation. *Vision Research*, 39(9): 1611–1630.

Warrant EJ, Dacke M, 2010. Visual orientation and navigation in nocturnal arthropods. *Brain Behavior & Evolution*, 75(3): 156–173.

Warrant EJ, Dacke M, 2011. Vision and visual navigation in nocturnal insects. *Annual Review of Entomology*, 56(1): 239–254.

Warrant EJ, Mcintyre PD, 1993. Arthropod eye design and the physical limits to spatial resolving power. *Progress in Neurobiology*, 40(4): 413–461.

Wehner R, 2003. Astronavigation in insects. *Annual Review of Entomology*, 29(29): 277–298.

Wei GS, Zhang QW, Zhou MZ, Wu WG, 2002. Characteristic response of the compound eyes of *Helicoverpa armigera* to light. *Acta Entomologica Sinica*, 45(3): 323–328. [魏国树, 张青文, 周明牂, 吴卫国, 2002. 棉铃虫蛾复眼光反应特性. 昆虫学报, 45(3): 323–328.]

Wei Y, 2011. Ultrastructure of the visual organs of Mecoptera. Master thesis. Yangling: Northwest A&F University. [魏遥, 2011. 长翅目昆虫视觉器官超微结构研究. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]

Wen C, Ji YC, Zhang GY, Tan SB, Wen JB, 2018. Phototactic behaviour of *Eucryptorrhynchus scrobiculatu*s and *E. brandti* (Coleoptera: Curculionidae) adults. *Biocontrol Science & Technology*, (25): 1–18.

White RH, Stevenson RD, Bennett RR, Cutler DE, 1994. Wavelength discrimination and the role of ultraviolet vision in the feeding behavior of Hawkmoths. *Biotropica*, 26(4): 427–435.

Wu CJ, Chen J, Fan F, Qing QJ, He YZ, 2011. External morphology, microstructure and light/dark adaptational changes of the compound eyes of *Harmonia axyridis* ab. *conspicua* (Coleoptera: Coccinellidae). *Acta Entomologica Sinica*, 54(11): 1274–1280. [吴春娟, 陈洁, 范凡, 秦秋菊, 何运转, 2011. 异色瓢虫显现变种复眼的形态、显微结构及其光暗条件下的适应性变化. 昆虫学报, 54(11): 1274–1280.]

Wyatt TD, Vastiau K, Birch MC, 1997. Orientation of flying male *Anobium punctatum* (Coleoptera: Anobiidae) to sex pheromone: separating effects of visual stimuli and physical barriers to wind. *Physiological Entomology*, 22(2): 191–196.

Xu GQ, Luo LZ, Cong B, 2006. Comparison of the efficiency of traps baited with sex pheromone and frequency trembler lamps for monitoring the population dynamics of beet armyworm adults. *Plant Protection*, 32(1): 77–79. [许国庆, 罗礼智, 丛斌, 2006. 性信息素诱捕器与频振杀虫灯对甜菜夜蛾发生监测作用的比较. 植物保护, 32(1): 77–79.]

Xu P, Lu B, Xiao H, Fu X, Murphy RW, Wu K, 2013. The evolution and expression of the moth visual opsin family. *PLoS ONE*, 8(10): e78140.

Yan HY, Wei GS, Yan HX, Feng L, 2006. The morphology and fine structure of the compound eye of *Propylea japonica*. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 43(3): 344–348. [闫海燕, 魏国树, 闫海霞, 冯利, 2006. 龟纹瓢虫成虫的复眼形态及其显微结构. 应用昆虫学报, 43(3): 344–348.]

Yan S, Zhu JL, Zhu WL, Zhang XF, Li Z, Liu XX, Zhang QW, 2014. The expression of three opsin genes from the compound eye of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) is regulated by a circadian clock, light conditions and nutritional status. *PLoS ONE*, 9(10): e111683.

Zhang HQ, Zhu N, Fan F, Wei GS, 2007. External morphology and microstructure of the compound eye of *Chrysopa pallens* Ramber (Neuroptera: Chrysopidae). *Acta Entomologica Sinica*, 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.]