

doi: 10.3969/j.issn.1674-0858.2016.05.25

昆虫复眼形态结构及感光机制研究进展

蒋月丽^{1,3}, 段云¹, 李彤¹, 苗进¹, 巩中军¹, 武予清^{1*}, 郭予元^{2,3*}

(1. 河南省农业科学院植物保护研究所, 河南省农作物病虫害防治重点实验室, 农业部华北南部有害生物治理重点实验室, 郑州 450002;

2. 中国农业科学院植物保护研究所, 植物病虫害生物学国家重点实验室, 北京 100193;

3. 西北农林科技大学植物保护学院, 陕西杨凌 712100)

摘要: 复眼是昆虫的主要视觉器官, 昆虫复眼形态、结构的研究是理解昆虫感光的基础。本文从昆虫复眼的外部形态、内部微观结构和功能以及对光的感受机制作一简要综述, 且对今后昆虫复眼的研究方向进行了展望。

关键词: 复眼; 外部形态; 微观结构; 感光机制

中图分类号: Q965

文献标志码: A

文章编号: 1674-0858 (2016) 05-1038-06

Progress in research of compound eyes morphological structure and photosensitive mechanism in insects

JIANG Yue-Li^{1,3}, DUAN Yun¹, LI Tong¹, MIAO Jin¹, GONG Zhong-Jun¹, WU Yu-Qing^{1*}, GUO Yu-Yuan^{2,3*} (1. Henan Key Laboratory of Crop Pests Control of Henan Province, IPM Key Laboratory in South of North-China, Ministry of Agriculture, Institute of Plant Protection, Henan Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450002, China; 2. State Key Laboratory for Biology of Plant Diseases and Insect Pests, Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China; 3. College of Plant Protection, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi Province, China)

Abstract: Compound eyes is the main visual organ in insects, The study on morphology, structure of insect compound eyes is fundamental to understanding insect sensitivity to light. The article summarized the recent studies and progress in compound eye's external morphology, internal microstructure and function, and the photoreception mechanism in insects. Also the future research direction of the compound eyes in insects is discussed.

Key words: Compound eyes; morphology; microstructure; photosensitive mechanism

昆虫视觉器官是感受外界光信号的重要媒介。昆虫通过不同类型的视觉器官来感受光信号, 它们在昆虫视觉生态活动中占重要的地位, 对昆虫的求偶、觅食、休眠、滞育、寻找同伴、躲避天敌、决定行为方向等都有着重要作用 (Chapman, 1998)。昆虫视觉器官主要包括复眼和单眼。在昆虫纲中, 绝大多数的成虫和半变态类若虫都具有一对发达的复眼。

复眼是昆虫重要的光感受器官。复眼的特点往往反映一种昆虫的生活方式与系统发育。例如夜间飞行的种类如甲虫和夜蛾类比白天活动的昆虫有较大的小眼或较宽的“透明带 clear-zone” (Caveney and McIntyre, 1981; Jander and Jander, 2002; Moser *et al.*, 2004)。在一些蜉蝣目 Ephemeroptera、鞘翅目 Coleoptera、鳞翅目 Lepidoptera 和双翅目 Diptera 中, 雄虫具有眼睛的

基金项目: 河南省农业科学院自主创新基金 (2015); 国家现代农业产业技术体系 (CARS-03)

作者简介: 蒋月丽, 女, 博士, 研究方向昆虫视觉生态学和麦害虫

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: yuqingwu36@hotmail.com; yuyuanguo@hotmail.com

收稿日期 Received: 2015-09-15; 接受日期 Accepted: 2015-12-28

特化区域。例如,在额叶背侧区有一个高分辨率的“敏感区 sensitive area”用于定位和跟踪配偶 (Hornstein *et al.*, 2000; Hornstein *et al.*, 2006)。昆虫复眼形态和结构是研究昆虫对光暗适应调控机制的基础、也是理解昆虫对光行为和生理反应以及感受机制的理论依据。因此,对昆虫复眼的研究是尤为重要的。本文对昆虫复眼形态、结构以及对光的感受机制的研究状况作一简要综述。

1 昆虫复眼外部形态的研究

昆虫复眼外部形态的研究目前主要采用光学显微镜、扫描电镜等观察的方法,了解其复眼的外部形态,以及不同种类昆虫所包含的小眼数目。史留功等 (1997) 等通过扫描电镜对多种节肢动物复眼的外部形态及结构进行了研究,发现生活在不同环境中昆虫的小眼表面结构及小眼密度有显著差异,一般情况下夜出型昆虫小眼表面外凸,日出型昆虫微凹或略平坦。

大黄蜂 *Vespa orientalis* 的复眼外部覆盖着一层厚厚的圆形凸起,研究者推测该结构可能利于减少光的反射,从而增强光的吸收能力 (Litnitsky *et al.*, 2002)。绿带翠纹凤蝶 *Papilio maackii* Ménétriers 等六种蝶类的复眼表面均匀覆盖着很多圆形凸起小颗粒,小眼中央有一个凹凸与纹褶组成的特殊结构,该特殊结构存在于大多数蝶类中,并且在各科之间存在明显差异 (陈伟之等, 2002)。昆虫复眼的外部形态不仅在不同种昆虫之间存在差异,甚至在同种昆虫的不同性别之间也存在一定的差异。蝴蝶 *Eucheira socialis* Pieridae 的雌性蝶的复眼表面积明显大于雄性蝶,并且小眼面数量也明显较多,这与其他鳞翅目昆虫复眼的性二态现象的结论是完全一致的 (Lund *et al.*, 2001)。红火蚁 *Solenopsis invicta* Buren 复眼在不同性别、品级之间的小眼面、小眼数及感觉毛形状和数量都存在明显差异 (范凡, 2008)。大量研究结果表明,昆虫复眼的外部形态结构不仅在种类和性别之间存在差异,同时也受生活习性和生活环境的影响。

2 昆虫复眼的内部微观结构

2.1 昆虫复眼的基本结构和功能

复眼分为并列像眼和重叠像眼,大部分日出

型昆虫为并列像眼,夜出型昆虫为重叠像眼。复眼由若干个彼此相连、大小一致的小眼组成,每个小眼是一个独立、高度分化的视觉单元。大部分昆虫成虫和不全变态类的若虫都具有复眼。组成复眼的小眼主要有角膜 (cornea lens)、晶锥 (crystalline cone)、感杆束 (rhabdome)、色素细胞 (pigment cell) 和基膜 (basement-membrance) 等组成。角膜是复眼最外层的结构,主要对复眼起保护作用;晶锥是一个圆锥形的透明结构,位于角膜的下方,与角膜合在一起成为屈光器,主要起到屈光的作用,类似于人眼的晶状体。晶锥形状会随着光的变化而变化。感杆束上有大量微绒毛,表面积很大,具有很强的折射性能,光线到达感杆以后,向下传播,能够增加视色素的吸收性,感杆束也可以检测光强度和角度,不同位置的感杆可以感受不同方向的光波,而后进行综合,因此晶锥具有复杂的视觉定向功能。色素细胞主要分布在感杆和晶锥周围,主要作用是吸收、分散到达小眼的光线,复眼通过色素颗粒在视杆和晶锥之间的移动来调节进光量,从而适应环境中的光变化。基膜的功能是分隔小眼和视叶,并具有机械性支撑小眼的作用,还可以将进入的光线再次反射到视杆,可以增加视神经的感受性。复眼的每个小眼都是一个复杂的集合体,进入小眼的光波,通过小眼间的折射叠加,各个神经元轴突相互交叉,再经神经会聚,最后传递给大脑,大脑通过综合和协调感觉神经元获取的信息来感光 (冷雪和那杰, 2009)。

2.2 复眼内部微观结构的研究

了解昆虫复眼内部微观结构是研究昆虫趋感光机制和昆虫感光受体的基础依据。目前,昆虫复眼内部结构的研究方法主要是石蜡切片的显微结构观察和透射电镜的超微结构观察。研究主要涉及性别二态性、光暗适应性的结构变化,以及昆虫的系统发育。

该方面早期研究较多的主要集中在鳞翅目昆虫。比如,研究者对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* Hübner、玉米螟 *Ostrinia nubilalis* Hübn.、粘虫 *Leucania separata* Walker 等重要农作物害虫复眼的微观结构的研究 (Horridge *et al.*, 1972; George and Harold, 1976; 上海生理研究所图像识别研究组, 1976; 郭炳群, 1988; Wu and Horridge, 1988; 郭炳群和李世文, 1997; Qiu *et al.*, 2002)。研究者从其复眼的外部形态、内部结构、光暗适

应性变化及成像原理进行观察和分析,并讨论了昆虫的感光性与复眼各个结构单元功能之间的关系,为理解昆虫视觉在其觅食、配偶、寻找同伴、躲避天敌、寻找栖息地等视觉定位的过程中的作用,以及对光学用于害虫综合治理提供了必要的理论依据。李世文(1993)对桃小食心虫 *Carpocapsa niponensis* Walsingham 复眼的形态和内部结构进行观察和研究。菜粉蝶复眼在光暗处理条件下复眼内部结构的适应性变化观察结果显示,光适应条件下,色素颗粒在视杆周围聚集;暗适应条件下,色素颗粒移动至视网膜远端靠近晶锥(Ribi, 1978)。鞘翅目昆虫虎甲 *Cicindela tranquebari* Latreille 的复眼为“晶锥眼”,在复眼角膜与晶锥体间存在一层亚角膜。其折射率大于角膜小于晶锥,因此可以使更多入射光线到达晶体,减少角膜的反射光线,增强了其感光功能(Kuster, 1980)。郭炳群等(1996)对两种不同栖息地的跳甲复眼进行比较研究,发现其在外部形态和小眼内部结构上有很大的相似度,但是,他指出昆虫每日的活动行为与小眼视杆占有小网膜的比例大小有一定的关系。有些昆虫复眼的不同区域其小眼结构有一定的差异,沙漠蚁复眼的视网膜包括9个光感受器,分别在背区、腹区,排列在一起形成圆柱状视杆,这些区域有3-4个微绒毛排列方向,视杆横切发现呈三角形、舌型及不规则的多边形;背边缘区域视杆明显较短,微绒毛排列有2个方向,视杆横切呈双哑铃型。背、腹区光感受器为绿光感受器,背边缘光感受器为紫外光感受器。背区和腹区的视杆横切面积随视杆部位变化而变化,而背边缘区域视杆横切面积变化不大,不存在视杆位置间的变化,9个视网膜细胞在不同区域的排列存在较大的差异(Thomas, 2000; Yanoviak and Dudley, 2006; Ronacher *et al.*, 2006; Rüdiger and Martin, 2006)。

近年来,昆虫学研究者对龟纹瓢虫 *Propylaea japonica* Thunberg (闫海燕等, 2006)、大草蛉 *Chrysopa pallens* Rambur (张海强, 2007; 张海强, 2007)、红火蚁(范凡, 2008)、异色瓢虫 *Harmonia axyridis* Pallas (吴春娟, 2011)、黑绒鳃金龟 *Maladera orientalis* Motschulsky (吕飞, 2012)等复眼形态和结构以及光暗适应的变化进行了研究,并分析了其昆虫对光信号的接收与调控机制。龟纹瓢虫成虫复眼属于并列像眼,纵切面观察显示,色素颗粒聚集分布在视杆的远心端和近心端。

色素颗粒随光、暗适应变化而在视杆之间移动,其性别分化不明显。大草蛉、红火蚁、异色瓢虫、黑绒鳃金龟等能够通过晶锥在光、暗适应下的开闭以及色素颗粒的移动来调节进光量,从而适应不同变化的光环境。

昆虫的生存往往涉及到与生态环境相适应。鞘翅目金龟甲类长期生活在土层以下,土层中含有砂粒等坚硬的物质,因此为了适应特殊的生活环境,其复眼外层有一层较厚的保护膜以保护复眼免受伤害。比如黑绒鳃金龟的复眼观察发现其角膜厚约40 μm ,而一般昆虫复眼的角膜仅有几个 μm ,并且复眼腹部下方内侧有一个特殊结构,呈三角锥形,与头壳相连,并且该结构表面着生许多小短毛(吕飞, 2012)。蜣螂 *Scarabaeus zambesianus* 复眼组织结构研究中发现其感杆束有7个排列在同一个截面上的小网膜细胞组成。小网膜细胞呈六边形,由胞间连丝相连,6个次级虹膜色素细胞包围在每个小网膜细胞周围(Gokan and Meyer-rochow, 1990)。有些能够感受偏振光的甲虫类昆虫复眼,比如,黄昏活动昆虫蜣螂 *S. zambesianus* 能够感受偏振光,其复眼组织解剖研究发现能够感受偏振光的小眼位于复眼的背部边缘区域“dorsal rim area (DRA)”,该区域的小眼与其他区域的小眼排列不同,仅能感受2个直立方向的光,光感受器呈直立排列;还发现视杆相对较长、次级虹膜色素细胞缺失、有一层“气管反光层(tracheal reflecting layer)”等特点;不同区域小眼均含有7个形状不同的光感受器,背部边缘区域(DRA)小眼光感受器有的呈心脏形、有的呈花瓣形(Marie *et al.*, 2003)。其他能够感受偏振光的金龟甲(Dacke *et al.*, 2002; Labhart *et al.*, 1992)、鳞翅目昆虫 *Pararge aegeria* (Hämmerle and Kolb, 1996)以及直翅目沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* (Homberg and Paech, 2002)等的研究中也发现了这种特性,拥有特殊的小眼结构以使得其能够感知偏振光从而起到视觉定向导航的作用(Labhart and Meyer, 1999)。

昆虫复眼结构复杂,是研究系统发育的重要依据,尤其作为某一类群系统发育的重要依据(Melzer *et al.*, 1997; Paulus, 2000; Friedrich, 2006)。Fischer等对36种异翅目 *Heteroptera* 类群昆虫的复眼结构进行了观察,其视杆结构的差异已成功运用于系统发育的研究(Schmitt *et al.*, 1982; Fischer *et al.*, 2000)。长翅目 *Mecoptera* 蝎

蛉科 Panorpidae 与拟蝎蛉科 Panorpididae 昆虫的视觉器官有较近的系统发育关系, 与蚊蝎蛉科 Bittacidae 关系较远, 该研究为蝎蛉科、拟蝎蛉科以及蚊蝎蛉科之间的系统发育关系提供了一定理论基础 (魏遥, 2011)。长翅目蝎蛉科成虫复眼的结构与幼虫复眼的结构存在较大区别, 其幼虫复眼结构与半变态类昆虫复眼结构相似 (陈庆霄, 2012)。

3 昆虫复眼对光的感受机制

昆虫复眼对光感受的本质就是光感受器 (photoreceptor) 中的一个分子拦截一个光子且以某种方式发生改变。这种分子在昆虫中叫视觉色素 (visual pigments)。视觉色素具有光谱特性和偏振特性, 所以昆虫能感受颜色和偏振。视觉的感知最终依赖于一个家族的蛋白, 叫视蛋白 (Opsins)。视蛋白是一类偶联受体超家族蛋白 (GPCRs)。所有这些分子具有相似的大体结构, 7 个螺旋状的片段组成细胞的 (等离子) 膜, 通过胞外和胞内的环状片段连接在一起, 这样可以与母细胞内外的其他分子相互作用 (Thomas *et al.*, 2014)。GPCRs 之所以叫做受体蛋白是因为当它们与一些种类的信号分子结合的时候会变得活跃, 在这种活跃状态下, 他们耦合成 G-蛋白。G-蛋白返过来继续激活视蛋白细胞中的一个特定的酶级联反应, 从而导致神经元信号。果蝇中发现了 6 种视蛋白 Rh1 - Rh6。对蓝绿光敏感的 Rh1 表达于 R1 - R6 光受体细胞中, 对紫外光敏感的 Rh3 和 Rh4 表达于 R7 光受体细胞中, 蓝光敏感受体 Rh5 和绿光敏感受体 Rh6 表达于 R8 光受体细胞中, 而对紫外光敏感的 Rh2 仅表达于单眼的光受体细胞中 (Alexander, 2010)。视觉色素接受光信号后, 通过 G-蛋白激活 PLC β , 促使 PIP2 分解为 IP3 和 DAG 进而激活 TRP 和 TRPL 通道, 引起钙离子和钠离子内流, 导致受体细胞的膜去极化, 从而完成从光信号到电信号的转换 (朱智慧和雷朝亮, 2011)。

4 展望

昆虫复眼的结构是其生理和行为反应的基础, 多年来, 研究者在生物和农业领域对昆虫复眼的研究主要关注其形态、内部结构与光环境以及系

统发育的关系。昆虫对光的感受主要包括颜色、光强与偏振, 而目前对复眼结构调控机制研究较多的是对光、暗的适应也即是对颜色的感受, 而对不同光强的光以及偏振与非偏振的光调控机制还鲜有报道。因此, 在研究内容上, 今后开展复眼结构对不同形式的光调控机制是很有意义和前景的。

在研究范围上, 目前, 对于昆虫复眼结构的研究主要是针对一些个体适中的昆虫, 而对于一些个体较大或者个体较小的昆虫复眼结构的研究较少, 主要原因是昆虫复眼太大或者太小, 在显、超微结构的过程中都很难定位。因此, 进一步探讨解决复眼显超微结构精确定位的问题是至关重要的, 以使更多的昆虫种类能够从复眼的深层次结构来理解其与光的关系, 为更好的利用光学对害虫进行综合治理提供更完善的理论依据, 也更有助于昆虫视觉生态学的发展。

关于昆虫复眼感光受体和光信号传导机制的研究, 已有很多报道。但是昆虫复眼在接受不同形式的光之后可能会调控某些基因, 使之产生生理和行为反应, 比如趋光、避光、交尾、产卵量的增减、寿命的延长和缩短等。随着分子生物学的发展, 进一步开展昆虫复眼感受光刺激后是如何通过自身基因的表达来调控其行为和发育研究具有重要意义, 为证实昆虫感受光刺激后的生理和行为反应提供更有力的基础理论依据。目前本研究组正在开展昆虫在感受不同形式光刺激后的转录组测序研究, 以试图探索昆虫复眼光感受的分子调控机制。

参考文献 (References)

- Alexander W. Phototaxis and Phototransduction Mechanisms in the Model System *C. Elegans* [D]. The University of Michigan, 2010.
- Caveney S, McIntyre P. Design of graded-index lenses in the superposition eyes of scarab beetles [J]. *Phil. Trans. Soc. Lond. (B)*, 1981, 294: 589 - 632.
- Chapman RF. The Insects: Structure and Function (4th ed.) [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1998, 1 - 40.
- Chen QX. Ultrastructural Comparison of the Compound Eyes between Larvae and Adults of Panorpidae (Mecoptera) [D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University of Science and Technology, 2012, 1 - 32. [陈庆霄. 长翅目蝎蛉科幼虫与成虫复眼超微结构比较研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012, 1 - 32]
- Chen WZ, Yang SX, Li SM, *et al.* A comparative study on the surface ultrastructure of ommatidium in butterflies [J]. *Acta Entomologica*

- Sinica*, 2002, 45 (1): 35–40. [陈伟之, 杨思咸, 李素梅, 等. 蝶类复眼小眼面表面超微结构的比较研究 [J]. 昆虫学报, 2002, 45 (1): 35–40]
- Dacke M, Nordström P, Scholtz CH, *et al.* A specialized dorsal rim area for polarized light detection in the compound eye of the scarab beetle *Pachysoma striatum* [J]. *J. Comp. Physiol. A*, 2002, 188: 211–216.
- Fan F. Study on External Morphology and Microstructure of the Compound Eye in the Red Imported Fire Ant, *Solenopsis invicta* Buren [D]. Baoding: Agricultural University of Hebei Province, 2008, 1–30. [范凡. 红火蚁 *Solenopsis invicta* Buren 复眼外部形态及显微结构研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2008, 1–30]
- Friedrich M, Dong Y, Jackowska M. Insect interordinal relationships: Evidence from the visual system [J]. *Arthropod Syst. Phylo.*, 2006, 64: 133–148.
- Fischer C, Mahner M, Wachmann E. The rhabdom structure in the ommatidia of the Heteroptera (Insecta), and its phylogenetic significance [J]. *Zoomorphology*, 2000, 120: 1–13.
- George CS, Harold K. The ultrastructural organization of the visual system of the wax moth, *Galleria mellonella*: The retina [J]. *Cell Tissue Res.*, 1976, 174 (4): 519–531.
- Guo BQ. Fine structure and regional variation of the compound eye of *Heliothis armigera* (Hübner) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1988, 31 (2): 165–170. [郭炳群. 棉铃虫蛾复眼的微细结构及其区域性差异 [J]. 昆虫学报, 1988, 31 (2): 165–170]
- Guo BQ, Li SW. A study on the rhythmic changes of phototactic behaviour and compound eye structure of adult corn borer [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1997, 40 (1): 58–61. [郭炳群, 李世文. 亚洲玉米螟蛾趋光行为及复眼结构节律性研究 [J]. 昆虫学报, 1997, 40 (1): 58–61]
- Guo BQ, Li SW, Hou WW, *et al.* Comparative study on the structure and characteristics of compound eyes of two sister species with different habitat: *Altica fragariae* and *ampelophaga* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1996, 39 (3): 260–265. [郭炳群, 李世文, 候无危, 等. 栖境不同的两种跳甲复眼结构比较 [J]. 昆虫学报, 1996, 39 (3): 260–265]
- Hämmerle B, Kolb G. Retinal ultrastructure of the dorsal eye region of *Pararge aegeria* (Linné) (Lepidoptera: Satyridae) [J]. *Int. J. Insect Morphol.*, 1996, 25: 305–315.
- Höberg U, Paech A. Ultrastructure and orientation of ommatidia in the dorsal rim area of the locust compound eye [J]. *Arthropod. Struct. & Dev.*, 2002, 30: 271–280.
- Hornstein EP, O'Carroll DC, Anderson JC, *et al.* Sexual dimorphism matches photoreceptor performance to behavioural requirements [J]. *Proc. R. Soc. Lond. (B)*, 2000, 267: 2111–2117.
- Horridge GA, Giddings C, Stange G. The superposition eye of skipper butterflies [J]. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 1972, 182: 457–495.
- Image Recognizing Group, Shanghai Physiological Institute. Fine structure of photoreceptor of compound eye in nocturnal moth [J]. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 1976, 3: 27–30. [上海生理研究所图像识别研究组. 夜行昆虫复眼光感受器的显微和亚显微结构的研究 [J]. 生物化学和生物物理进展, 1976, 3: 27–30]
- Jander U, Jander R. Allometry and resolution of bee eyes (Apoidea) [J]. *Arthropod. Struct. & Dev.*, 2002, 30: 179–193.
- Kuster J. Fine structure of the compound eyes and interfacetal mechanoreceptors of *Cicindela tranquebarica* Herbst (Coleoptera: Cicindelidae) [J]. *Cell Tissue Res.*, 1980, 206: 123–138.
- Labhart T, Meyer EP, Schenker L. Specialized ommatidia for polarization vision in the compound eye of cockchafer, *Melolontha melolontha* (Coleoptera, Scarabaeidae) [J]. *Cell Tissue Res.*, 1992, 268: 419–429.
- Labhart T, Meyer EP. Detectors for polarized skylight in insects: A survey of ommatidial specializations in the dorsal rim area of the compound eye [J]. *Microsc. Res. Techniq.*, 1999, 47: 368–379.
- Leng X, Na J. Structure and function of insect compound eyes [J]. *Journal of Shenyang Normal University (Natural Science)*, 2009, 27 (2): 241–244. [冷雪, 那杰. 昆虫复眼的结构和功能 [J]. 沈阳师范大学学报 (自然科学版), 2009, 27 (2): 241–244]
- Li SW. Morphology and structure of the compound eye of a moth, *carposina niponensis* wals [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1993, 36 (30): 354–356. [李世文. 桃小食心虫复眼的外部形态及结构特征 [J]. 昆虫学报, 1993, 36 (30): 354–356]
- Litnitsky L, Barkay Z, Kalicharan D, *et al.* AFM study of microstructure on the cornea of the compound eye and ocelli of the hornet *Vespa orientalis* (Insecta, Hymenoptera) [J]. *Physiol. Chem. Phys. & Med. NMR.*, 2002, 34 (1): 61–69.
- Lund N, Cwengros E, Rutowski RL. Sexual dimorphism in eye morphology in *Eucheira socialis* (Pieridae) [J]. *J. Lepid. Soc.*, 2001, 55: 74–77.
- Lv F. Study on Microstructure of the Compound Eye and Phototactic and Colour Behavior of *Maladera orientalis* Motsch (Coleoptera: Scarabaeidae) [D]. Baoding: Agricultural University of Hebei, 2012. [吕飞. 黑绒鳃金龟成虫复眼显微结构及其趋光、趋色行为学研究 [D]. 保定: 河北农业大学, 2012]
- Marie D, Peter N, Clarke H *et al.* Twilight orientation to polarized light in the crepuscular dung beetle *Scarabaeus zambesianus* [J]. *J. Exp. Biol.*, 2003, 206: 1535–1543.
- Melzer RR, Diersch R, Nicastro D, *et al.* Compound eye evolution: Highly conserved retinula and cone cell patterns indicate a common origin of the insect and crustacean ommatidium [J]. *Naturwissenschaften*, 1997, 84: 542–544.
- Merry JW, Morehouse NI, Yturralde K, *et al.* The eye of a patrolling butterfly: Visual field and eye structure in the orange sulphur, *Colias eurytheme* (Lepidoptera: Pieridae) [J]. *J. Insect Physiol.*, 2006, 52: 240–248.
- Moser JC, Reeve JD, Bento JMS, *et al.* Eye size and behaviour of day- and night-flying leafcutting ant alates [J]. *J. Zool. Lond.*, 2004, 264: 69–75.
- Paulus HF. Phylogeny of the Myriapoda – Crustacea – Insecta: A new

- attempt using photoreceptor structure [J]. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, 2000, 38: 189–208.
- Qiu XD, Vanhoutte KAJ, Stavenga DG, et al. Ommatidial heterogeneity in the compound eye of the male small white butterfly, *Pieris rapae crucivora* [J]. *Cell Tissue Res.*, 2002, 307 (2): 371–379.
- Ribi WA. Ultrastructure and migration of screening pigments in the retina of *Pieris rapae* L. (Lepidoptera, Pieridae) [J]. *Cell Tissue Res.*, 1978, 191: 57–73.
- Ronacher B, Westwig E, Wehner R. Integrating two – dimensional paths: Do desert ants process distance information in the absence of celestial compass cues [J]. *J. Exp. Biol.*, 2006, 209: 3301–3308.
- Rüdiger Wehner, Martin Müller. The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation [J]. *P. Natl. Acad. Sci.*, 2006, 103 (33): 12575–12579.
- Schmitt M, Mischke U, Wachmann E. Phylogenetic and functional implications of the rhabdom patterns in the eyes of Chrysomeloidea (Coleoptera) [J]. *Zoologica Scripta*, 1982, 11: 31–44.
- Shi LG, Zhu MW, Chen GW. Studies on compound eye of some arthropod by scanning electron microscope [J]. *Journal of Xinyang Teachers College* (Natural Science Edition), 1997, 10 (2): 81–83. [史留功, 朱命伟, 陈广文. 几种节肢动物复眼的扫描电镜观察 [J]. 信阳师范学院学报 (自然科学版), 1997, 10 (2): 81–83]
- Thomas L. Polarization sensitive interneurons in the optic lobe of the desert ant *Cataglyphis bicolor* [J]. *Naturwissenschaften*, 2000, 87: 133–136.
- Thomas W C, Sönke J, Justin M, et al. *Visual Ecology* [M]. Princeton: Princeton University Press, 2014, 1–178.
- Wei Y. Ultrastructure of the Visual Organs of Mecoptera [D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University of Science and Technology, 2011. [魏遥. 长翅目昆虫视觉器官超微结构研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011]
- Wu CJ. Study on Microstructure of the Compound Eye and Phototactic Behavior of *Harmonia axyridis* Pallas [D]. Baoding: Agricultural University of Hebei Province, 2011, 29–33. [吴春娟. 异色瓢虫 *Harmonia axyridis* Pallas 成虫复眼的显微结构及趋光行为的研究 [D], 保定: 河北农业大学, 2011, 29–33]
- Wu WG, Horridge GA. Rhythmic changes in structure and function of the compound eye in the migratory locust [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1988, 31 (4): 341–345.
- Yan HY, Wei GS, Yan HX, et al. The morphology and fine structure of the compound eye of *Propylea japonica* [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2006, 43 (3): 344–348. [闫海燕, 魏国树, 闫海霞, 等. 龟纹瓢虫成虫的复眼形态及其显微结构 [J]. 昆虫知识, 2006, 43 (3): 344–348]
- Yanoviak SP, Dudley R. The role of visual cues in directed aerial descent of *Cephalotes atratus* Workers (Hymenoptera: Formicidae) [J]. *J Exp Biol.*, 2006, 209: 1777–1783.
- Zhang HQ. Study on Microstructure of the Compound Eye and Phototactic Behavior of *Chrysopa pallens* Rambur (Neuroptera: Chrysopidae) [D]. Agricultural University of Hebei Province, 2007, 7–18. [张海强. 大草蛉 *Chrysopa pallens* Rambur 成虫复眼显微结构及其趋光行为的研究 [D]. 河北农业大学, 2007, 7–18]
- Zhang HQ, Zhu N, Fan F, et al. External morphology and microstructure of the compound eye of *Chrysopa pallens* Rambur (Neuroptera: Chrysopidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2007, 50 (5): 454–460. [张海强, 朱楠, 范凡, 等. 大草蛉成虫复眼的外部形态及其显微结构 [J]. 昆虫学报, 2007, 50 (5): 454–460]
- Zhu ZH, Lei CL. Progress on insect phototaxis and light stress research. In: Lei CL, Wu KM, Zhao SY, eds. *Research on Physical Monitoring and Control Technology of Pests in China* [M]. Wuhan: Hubei Science and Technology Press, 2011, 1–11. [朱智慧, 雷朝亮. 昆虫趋光性与光胁迫研究进展. 中国害虫物理监测与控制技术研究 [M]. 武汉: 湖北科学技术出版社, 2011, 1–11]