

中国害虫物理监测 与控制技术研究

雷朝亮 吴孔明 赵树英著



湖北科学技术出版社

《中国害虫物理监测与控制技术研究》编委会

主 编 雷朝亮 吴孔明 赵树英
编 委 (按姓氏笔画排序)
王小平 王满囤 朱 芬
杨忠歧 周 强 武豫清
贺 丽 桂连友 莫建初
翟保平 魏国树

(本书由中国植物保护学会和华中农业大学昆虫资源利用
与害虫可持续治理湖北省重点实验室组稿)

序

中国加入世贸组织以来,农产品出口贸易量日益增大。然而,欧美发达国家对我国农产品的出口设置了各种壁垒,对出口农产品的质量要求愈来愈高。因此,推广农业害虫的无公害防治技术,发展有机农业,是我国现代化农业发展的必由之路。

害虫物理防治技术是利用简单的工具和各种物理因素,如光、热、电、温度、湿度、声波、放射线等进行害虫的防治。物理防治方法具有保护环境、无残留、对害虫不产生抗性等优点,符合国家的产业政策,顺应了有机农业生产的要求,对保障食品安全、人民健康具有重要意义,尤其是现代物理技术的高速发展和人类对食物质量要求的日益提升,必将会极大地推动害虫物理防治的发展。当然,害虫物理防治技术也有不少需要改善和提高的地方,比如,对农田害虫天敌的影响,如何进一步提高防治效果等都是需要研究和解决的问题。

为了探讨和交流近年来国内害虫物理防治实践中的经验与存在的问题,进一步推进绿色植保技术和害虫物理防治技术的发展,由中国植物保护学会和华中农业大学昆虫资源利用与害虫可持续治理湖北省重点实验室主办,湖北省昆虫学会和河南佳多科工贸有限公司承办的首届全国害虫物理防治技术专题学术讨论会,得到全国同行的积极响应和支持,收到论文70多篇,经筛选编辑成《中国害虫物理监测与控制技术研究》,研究文集分“综述与进展”和“研究与应用技术”两个板块,比较真实地反映了我国害虫物理防治研究与应用现状,为深入开展这方面的工作提供了基础资料。可供从事植物保护研究和推广的科技工作者参考。

中国工程院院士 邵予元
2011年10月26日

目 录

综述与进展

昆虫趋光性与光胁迫研究进展·····	朱智慧	雷朝亮	(1)
雷达在害虫监测预警中的应用·····	付晓伟	吴孔明	(12)
诱杀天牛成虫的黑光灯筛选与林间防治应用·····	杨忠岐	唐 桦	(15)
稻飞虱的上灯行为与灯下虫源性质·····	郑大兵	齐国君	翟保平(18)
蝗虫的物理防治方法研究·····	周 强	姚明印	牛虎力 王立新(21)
蚊虫感知物理与化学信息的原理·····			莫建初(33)
害虫灯光诱捕技术与昆虫趋光性的研究及应用进展·····	魏国树	范 凡	(38)
黄色光对蛾类害虫防治作用的研究·····	段 云	武予清	蒋月丽(45)
昆虫谐波雷达:跟踪昆虫运动的一种新工具·····			桂连友(55)

研究与应用技术

大头金蝇的趋色性及颜色环境对其化蛹率和羽化率的影响·····			
·····	孟 娟	郑霞林	雷朝亮(58)
昆虫对 UV 胁迫的生理适应·····	王智健	牛长缨	雷朝亮(64)
杀虫灯对不同农田生态系统天敌昆虫的影响·····	王明亮	戴海棠	郑霞林 雷朝亮(69)
灯下昆虫种类及组成的初步分析·····	郑霞林	王小平	赵树英 贺 丽 雷朝亮(72)
物理防治在麦蚜生态调控中的研究概况·····	王 冰	李克斌	尹 姣 曹雅忠(89)
杀虫灯对桃树主要害虫及天敌生态位影响·····	万年峰	蒋杰贤	季香云(97)
长时间超声波辐照对棉铃虫的四种酶活影响·····	查玉平	陈京元	雷朝亮(112)
虫情测报灯在水稻稻飞虱预报上应用研究·····			
·····	刘华林	刘 正	董金梅 汤新金 胡慧娟 曾 俊 田 龙 丁兆强(117)
频振式杀虫灯诱虫效果评价·····			
·····	董金梅	刘华林	刘 正 汤新金 马 涛 胡慧娟 曾 俊 田 龙 丁兆强(122)
控温与气调技术防治储粮害虫的应用与分析·····			
·····	喻 梅	刘士强	高兴明 彭明文(127)
惰性粉剂粮面拌药在高大平房仓中的应用试验·····			
·····	黄雄伟	许建华	朱全林 王 平 邱 艳(132)
频振式杀虫灯对柑橘害虫诱杀效果初探·····			徐 翔(139)
灯光诱杀在公园害虫防治中的应用初探·····	熊育健	胡文武	夏文胜 董立坤(147)
物理治虫技术在农业生产中的应用·····			杨兆民(152)
设施蔬菜害虫诱杀防治技术研究·····	崔元珩	孙晓军	张 升 杨 华(161)

UV 照射对棉铃虫成虫寿命、生殖力及子代发育的影响	张长禹 孟建玉 雷朝亮(164)
不同光源频振式杀虫灯诱虫效果研究	刘 贝 王登元 赵树英 于江南 郭宏现 赵慧媛(172)
20 种不同光源对棉花害虫诱杀效果评价	高 英 张旭东 杨宏顺 买买吐逊 赵树英(182)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(一)	李喜臣 于明明 王淑华 张 洋 可 欣(192)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(二)	李文杰 王淑华 张 洋 周天云(200)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(三)	郭宏现 魏 蒙 王淑华 张 洋 张新浩(207)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(四)	闻 贵 马永芳 王淑华 张 洋 王艳辉 张祝华 杨俊芸(213)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(五)	王正荣 姬红梅 王淑华 张 洋 孔德生(221)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(六)	石建新 王淑华 张 洋 马重复(229)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(七)	李肖龙 王淑华 张 洋 秦厚国 关瑞峰 庄家祥(237)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(八)	孙彭凯 赵丽丽 王淑华 张 洋 梁载林(243)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(九)	贺 丽 杨利敏 王淑华 张 洋 蒋杰贤 万年峰(250)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(十)	赵慧媛 王淑华 张 洋 吕昭智 陈 志(258)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(十一)	王兵兵 王淑华 张 洋 徐 翔(266)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(十二)	张随堂 王淑华 张 洋 刘 浩(273)
不同频振光源对靶标昆虫诱集效果研究(十三)	张自敬 王淑华 张 洋 黄志农 杜永春 曾燕清(281)
传毒白蚁数对氟虫腈在黑翅土白蚁群体中传递的作用研究	李 强(289)
<i>M. anisopliae</i> var. <i>dcjhyium</i> 诱杀白蚁研究	董昌金 陈 彬 柴 翼 胡远扬(297)
白蚁隐患探测仪在白蚁巢体探测中的应用实例	蔡新辉 李俊辉 黄求应(307)
武钢厂区建筑及民用住宅蚁害成因及治理	李 强(311)

坚持测报基础服务 践行公共植保职责	
..... 汤少云 王双宁 朱伯华 张 凯 朱秋珍 朱盛兰 周文娟 杨方文(312)	
光谱和光强度对东亚小花蝽趋光行为的影响	
..... 范 凡 陆 苗 吕利华 魏国树(316)	
光谱和光强度对西花蓟马趋光行为的影响..... 范 凡 陆 苗 吕利华 魏国树(317)	
美国白蛾成虫复眼的外部形态及显微结构观察	
..... 陆 苗 范 凡 耿 硕 靳群英 魏国树(318)	
惠水县稻纵卷叶螟主害代发生程度预测模型的研究	
..... 金曙光 杨茂发 金道超 杨 洪 朱 涛(319)	
惠水县 2006—2010 年白背飞虱灯光诱测结果分析.....	
..... 温冬梅 金道超 杨 洪 杨茂发 朱 涛 陈祥盛(320)	
A proteomic analysis of <i>Helicoverpa armigera</i> adults after exposure to UV light irradiation	Jian—Yu Meng, Chang—Yu Zhang, Chao—Liang Lei (322)
Ultraviolet light—induced oxidative stress: Effects on antioxidant response of <i>Helicoverpa armigera</i> adults	
Jian—Yu Meng, Chang—Yu Zhang, Fen Zhu, Xiao—Ping Wang, Chao—Liang Lei(323)	
Effects of UV—A exposures on longevity and reproduction in <i>Helicoverpa armigera</i> , and on the development of its F1 generation	
Chang—Yu Zhang, Jian—Yu Meng, Xiao—Ping Wang, Fen Zhu and Chao—Liang Lei(324)	
Effects of different light source and dark adapted time on phototactic behavior of cotton bollworms (<i>Helicoverpa armigera</i>)	
..... Xiangfeng Jing, Feng Luo, Fen Zhu, Qiuying Huang, Chaoliang Lei(325)	
UV 胁迫对棉铃虫成虫几种同工酶的影响	孟建玉 张长禹 雷朝亮(326)
频振式杀虫灯在农业害虫防治上的应用	
..... 王明亮 张 玥 王小平 周兴苗 雷朝亮(327)	
昆虫趋光性及其机理的研究进展.....	靖湘峰 雷朝亮(328)

综述与进展

昆虫趋光性与光胁迫研究进展

朱智慧 雷朝亮

(华中农业大学植物科学技术学院,湖北省昆虫资源利用与
害虫可持续治理重点实验室,武汉 430070)

“飞蛾扑火”这一现象文献早有记载,出于对这一近乎自杀式行为现象的好奇,国内外的研究者,从不同角度,对这一现象已有大量的研究,也提出了很多解释这一现象的假说。然而,至今未有令人信服的假说。昆虫趋光性已被广泛应用于农、林害虫的防治,由于环境相容性好,是现代有机农业中害虫防治的重要措施;加强昆虫趋光性机理的研究,对推动害虫物理防治具有重要意义。在利用昆虫趋光性进行害虫防治时,研究者还发现光刺激对趋光昆虫的生理生化活动也产生一些影响,尤其是昆虫敏感的紫外光作为一种常见的环境胁迫因子,对昆虫的影响更大。本文试图从昆虫趋光的行为学、解剖学、生理学和神经网络及基本分子机理层面,介绍近年来昆虫趋光性与光胁迫的研究进展。

1 昆虫的趋光性

昆虫的趋光性是昆虫众多趋性行为(对光、温度、湿度和化学物质等)中的一种。昆虫趋光性又分为正趋光性和负趋光性。正趋光性是昆虫趋向光源的活动,而负趋光性是昆虫背向光源的活动。大部分昆虫有正趋光性,小部分昆虫有负趋光性,有些昆虫则在不同的发育阶段对光有不同的趋性。

1.1 昆虫趋光性的行为学研究

由于不同的昆虫对不同波长的光敏感性不同,出于提高灯光诱杀靶标性的需要,国内外研究者进行了大量昆虫对不同单色光反应性的室内和野外观测研究。蜚蠊目昆虫对UV(370nm)和绿光(520nm)敏感(Peitsch et al., 1992);在43种膜翅目昆虫的快速光谱扫描实验中大多数种类光谱敏感函数 $S(\lambda)$ 的最大敏感峰值在340nm、430nm和535nm,说明膜翅目昆虫主要是三色视觉系统,具有相似的敏感波段,在UV/蓝光和蓝/绿波段略有差别(Peitsch et al., 1992),如意大利蜜蜂(*Apis mellifera*)趋向344nm、436nm和556nm的光(Menzel and Blakers, 1976; Menzel and Backhaus, 1991);而叶蜂(*Tenthredo campestris*和

T. scrophulariae) 还对红橙光敏感,在 600nm 附近出现小峰值(Peitsch et al. ,1992) ,这种长波趋性在鳞翅目的凤蝶中是很常见的(Menzel and Backhaus,1991) ,如园凤蝶(*Papilio aegeus*) 在 610nm 的红光区有敏感峰值(Kelber and Pfaff,1999) 。在日行性昆虫中,中华草蛉(*Chrysoperla sinica*) 、大草蛉(*Sympetrum Croceolum*) 和龟纹瓢虫(*Propylea japonica*) 都对 562nm 的黄绿光、460nm 的蓝光及 524nm 的绿光敏感(闫海霞,2002,2006) ;夜行性昆虫棉铃虫蛾的光谱趋光行为曲线在 340nm 的紫外区、483nm 的蓝光区和 562nm 的黄绿光区(丁岩钦等,1974;魏国树等,2000) 。

在昆虫的不同发育阶段,表现出对光的不同趋性。蝇类在幼虫期表现出负趋光性,而在成虫期,则表现出正趋光性。芥菜甲虫(*Phaedon cochleariae*) 幼虫在龄期初期具正趋光性,而到了龄期末期则具负趋光性(Tanton,1962) 。跳蚤的幼虫具有负趋光性,而成虫则具有正趋光性。两种叶蜂(*Tenthredopsis litterata* 和 *T. nassata*) 在预蛹期前期表现为正趋光性,而在后期则表现为负趋光性(Waterhouse,1953) 。此外昆虫的性别也影响昆虫对光的趋性。亚洲玉米螟雌雄蛾对不同波长光的趋性不同,总体来说雄蛾趋光性强于雌蛾(杨桂华等,1995) 。

昆虫的趋光性受生物节律影响,即昆虫对光的趋性在不同的时间表现不同。大部分昆虫在 19:00 到 0:00 之间表现出较强的趋光性,而黏虫类在 2:30 到 5:30 之间还表现出第二波趋光高峰(董瑞等,2010) 。蚜虫则一般在白天对黄光表现出正趋光性。长期适应黑暗生活的黄曲条跳甲在早晨对 UV(350nm) 和蓝光(430nm) 敏感,但下午和晚上只对蓝光敏感(Yang et al. ,2003) 。

光照强度影响昆虫对光的趋性(Hecht and Wald,1934; Jacob et al. ,1977; Fischbach,1979; Menzel and Greggers,1985) 。意大利蜜蜂在 537nm 下随照射强度增大活动频繁,趋光阈值为每秒 8.3×10^7 光子(Menzel and Greggers,1985) ;在 520nm 绿光 560lx 高强度照射下,与低强度相比蜜蜂的行走速度加快,行走距离缩短(Erber et al. ,2006) 。昆虫的趋光性可能还受其他环境因子的影响。两种叶蜂(*Tenthredopsis litterata* 和 *T. nassata*) 在预蛹期后期为负趋光性,如果用乙酸戊酯处理或用被乙酸戊酯污染的容器饲养这些叶蜂,则其表现为正趋光性(Waterhouse,1957) 。

1.2 昆虫感光器官的解剖学研究

昆虫具有多种不同的感光器官,如复眼、单眼、侧单眼和简单的真皮光受体,前两种为昆虫成虫所具有,后两种主要为幼虫所具有。目前已有的研究表明所有这四种感光器官均能介导昆虫的正趋光性或负趋光性。

昆虫成虫中,介导趋光性的主要光受体器官是复眼(靖湘峰等,2004) 。复眼由数目不等的小眼组成,小眼由内向外分为 6 个组成部分:角膜、角膜细胞、晶锥细胞、视杆、色素细胞和底膜。直接接受光信号的结构为视杆。果蝇视杆由 8 个长形的视觉细胞/光受体细胞组成,外周为 R1 ~ R6 光受体细胞,中间为 R7 ~ R8 光受体细胞。R7 分为 R7p 和 R7y, R8 分为 R8p 和 R8y。R1 ~ R6 最敏感的为蓝光,其次为紫外光; R7p 和 R7y 对紫外光敏感,但各自的敏感峰值不同; R8p 对蓝光敏感,而 R8y 对绿光敏感(Yamaguchi et al. ,2011) 。蜜蜂视杆由 9 个光受体细胞组成,外周为 R2 ~ R4 和 R6 ~ R8,中间为 R1、R5 和

R9。外周光受体感受绿光,而 R1 和 R5 感受蓝光或紫外光,R9 的敏感光波长还不清楚 (Wakakuwa et al., 2005)。昆虫复眼的结构随明暗适应状态的变化而发生显著变化:在暗适应条件下屏蔽色素细胞向远心端移动,包围晶锥;明适应条件下屏蔽色素细胞向近心端方向移动 (Yang et al., 1998)。魏玮 (2009) 对中华通草蛉复眼的研究发现,其晶锥细胞具有昼夜节律性开闭变化:早晨 (8:00) 晶锥细胞开裂,暗条件下亦开裂;中午 (14:00) 闭合开裂均有发生;晚上 (20:00) 开裂,光条件下闭合;夜间 (2:00) 闭合,光条件下亦闭合。

昆虫的背单眼也能介导昆虫的趋光性。背单眼的基本结构包括 1 个角膜晶体、1 层角膜深层细胞、视杆和视觉细胞以及色素细胞。将果蝇的复眼遮住,果蝇仍然具有趋光性,这表明果蝇的单眼确实能介导果蝇的趋光性 (Hu et al., 1980)。骚扰锥蝽具有两只充分发育的单眼,如单独将复眼或单独将单眼遮住,均不影响骚扰锥蝽的趋光性;但如将两者均遮住,则其趋光性显著降低,这表明单眼介导的趋光性并不需要复眼的配合 (Claudio et al., 1998)。

侧单眼位于全变态昆虫幼虫头部两侧,侧单眼的结构与复眼的小眼类似,分为屈光器和光感受器两大部分,也包括角膜、晶体和视杆等结构。由于全变态昆虫幼虫无复眼和单眼,因此感光器官主要由侧单眼负责。Gilbert 发现毛虫侧单眼对所有光谱区的光均有趋光反应 (Gilbert, 1994)。有些昆虫在幼虫期,如果蝇,表现出与成虫相反的趋光性,这一趋光性的变化,也与其侧单眼 (Bolwig's Organ, BO) 的特殊结构和生理特性有关。BO 具有 12 个光受体细胞,其中 8 个 (Rh6) 对绿光敏感,而 4 个 (Rh5) 对蓝光敏感 (Sprecher et al., 2007)。

动物的眼外光感受器早已被报道 (Yoshida, 1979),但昆虫中这样的报道还不多。Paulus (1972) 在弹尾纲鳞跳虫科 *Tomocerus* 的食管附近发现眼外光受体。弹尾纲 (*Vesicephalus europaeus*) 的眼间囊半透明表皮下也存在视杆细胞 (Jordana et al., 2000)。在虎甲 (*Pachymorpha sexguttata*) 的视叶中存在一种可能的光受体,能介导昆虫的节律调节 (Fleissner et al., 1993)。黄粉虫和凤蝶的幼虫单眼退化,但其体表细胞上存在能感受光的光受体 (Chapman, 1998)。这些眼外光受体也能介导昆虫的趋光性。白符虫兆 (*Folsomia candida*) 的真皮光受体能介导这种昆虫的避光反应 (Fox et al., 2007)。在果蝇的幼虫体壁,也发现了能感光的神经元,这种 IV 类周围神经元能介导果蝇幼虫的避光反应 (Xiang et al., 2010)。

1.3 昆虫趋光性的电生理学研究

昆虫趋光性电生理研究主要集中于复眼的电生理研究。复眼的视网膜细胞能将外界的光信号转换成电信号,因此可以通过研究光刺激下的视网膜细胞电位 (electroretinogram, ERG) 变化来研究昆虫的感光机制和趋光性行为。Agee (1972, 1973) 用电生理的方法测定了美国棉铃虫复眼的相对光谱灵敏度,发现最敏感的波长范围为 480 ~ 575 nm,其次为 365 nm。对鳞翅目昆虫的电生理研究发现,在 383 ~ 700 nm 的范围内多数种类都有 3 ~ 4 个峰,且两个峰通常分别在紫外和蓝光区 (Eisuke et al., 1982)。在一定光强范围内,草蛉的 ERG 值随光强增加呈现近线性增长,龟纹瓢虫的 ERG 值呈现“J”形曲线 (闫海

霞,2002,2006)。在昏暗的光照下,夜行性的棉铃虫的 ERG 值随强度增加呈现近似“S”形曲线(魏国树等,2000),其适合的活动范围是 $10^{-1} \sim 10^{-3}$ lx,在 10^{-3} lx 照度下活动反应量最大。通过对离体培养的果蝇幼虫第 IV 神经元在不同光刺激下的动作电位测定,已证实这类神经元确为分布于体表的感光神经元(Xiang et al.,2010)。

1.4 昆虫趋光性的分子及神经回路研究

昆虫趋光本质上是接受光刺激后的行为反应,因此神经回路的研究对于理解昆虫趋光性的机理显得极为重要。对于这一层面的研究目前还处于最为初级的阶段,远未达到绘制清晰图谱的程度。目前了解较多的是果蝇和蜜蜂复眼介导的趋光性神经回路研究。Yamaguchi et al. (2010) 研究了果蝇的趋光行为,并发现几乎所有的光受体细胞(R1 ~ R6、R7p 或 R7y、R8p 和 R8y) 均参与果蝇的趋光行为。R1 ~ R6 细胞与底膜层的单极细胞 L1、L2、L3 以及无长突细胞形成突触连接(Fischbach et al.,1989)。而 R7 和 R8 分别投射到髓质的 M6 和 M3 层,Dm8 神经元接受多个 R7 细胞的输入,而 Dm5 和 Dm9 神经元接受来自于 R7 和 R8 的输入,且两者还同时接受来自于 L3 和 Dm8 神经元的输入(Gao et al.,2008)。蜜蜂中的单极细胞 L1 能接受所有类型光受体细胞的输入信号,并传入髓质(Menzel et al.,1985;Yamaguchi et al.,2011)。果蝇幼虫的 BO 光受体细胞接受光刺激信号,并转化成电信号,通过突触连接,将信号传入 Pdf 神经元(pigment-dispersing factor (Pdf)-expressing lateral neuron,这一神经元也能介导果蝇的生物节律)(Mazzoni et al.,2005)。中科院生物物理所的林立研究组发现,介导 Pdf 神经元信号的下游神经元是 NP394 神经元,将这一神经元的功能屏蔽,果蝇幼虫由避光变成趋光,说明 NP394 神经元介导果蝇幼虫的避光行为,同时发现 Pdf 神经元对 NP394 起抑制作用(Gong et al.,2010)。当然,这些神经回路也不是一成不变的,一个显然的事实是果蝇由幼虫变成成虫,其神经回路肯定发生变化,尽管其机理还不清楚。昆虫的成长经历也会影响神经回路的结构,Sin et al. (2002) 发现,不同的光刺激能显著影响果蝇幼虫腹侧神经元(ventral lateral neurons, LN,利用神经递质 Pdf 传递信号)突触的形成。

光受体细胞上真正接受光刺激的分子是视紫红质(rhodopsin),视紫红质由视蛋白和视黄醛组成。视蛋白是一类 G-蛋白偶联受体超家族蛋白。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)。视紫红质接受光信号后,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。而果蝇幼虫体表第 IV 类神经元上的光受体分子则为与视紫红质结构相近的 Gr28b 蛋白(Xiang et al.,2010)。

介导趋光性的神经冲动在神经元之间传递过程中,组氨、5-羟色胺、多巴胺、乙酰胆碱和 Pdf 等神经递质参与其中。Hardie (1989) 首先发现了组胺激活的氯离子通道介导了光受体突触的神经冲动传递,随后,两个这样的氯离子通道基因被克隆(Gisselmann et al.,2002;Gengs et al.,2002;Zheng et al.,2002)。用组胺的拮抗剂 cimetidine 处理水蚤,

原来对紫外线具有负趋光性的水蚤表现出正趋光性(McCoole, 2011)。5-羟色胺(血清素, serotonin) 和多巴胺对苔藓虫类(*Bugula neritina*) 幼虫的趋光性有相反的效果。 *Bugula neritina* 幼虫早期为正趋光性, 而晚期为负趋光性, 经 5-羟色胺或其代谢前体 5-羟色氨酸处理, 早期幼虫从正趋光性变成负趋光性; 而用多巴胺或其激动剂 quinpirole 处理, 则能显著延长其正趋光性时期(Anthony et al., 1997)。用 5-羟色胺饲喂意大利蜜蜂会导致其年幼工蜂趋光性减弱(Thamm et al., 2010)。抑制 corazonergic 和血清素能神经元能增加果蝇 3 龄幼虫负趋光性, 而抑制多巴胺能神经元则不具备这一现象(Rodriguez et al., 2009)。同时阻断果蝇 5-羟色胺和多巴胺能神经元, 则对果蝇成虫趋光性没有影响(Alekseyenko et al., 2010), 这表明 5-羟色胺和多巴胺能神经元可能在不同的昆虫中, 在同种昆虫的不同时期对昆虫趋光性的影响不一样。果蝇幼虫的光受体细胞通过乙酰胆碱来传递光刺激信号, 进而引起负趋光性反应(Keene et al., 2011)。

果蝇光受体细胞和视叶中的 cGMP 环化酶在 NO 的激活下能产生 cGMP, 作为神经元内二级信使的 cGMP 对昆虫变态过程中视觉器官的发育和介导昆虫的趋光反应均有重要作用。果蝇的 cGMP 环化酶突变导致无序的视神经投射和果蝇成虫趋光性的丧失(Gibbs et al., 2001)。意大利蜜蜂视叶和蘑菇体神经元内表达 cGMP 受体, 用 cGMP 饲喂意大利蜜蜂能增强其正趋光性, 且这一变化并非由蜜蜂对光敏感性的改变而形成的(Ben-Shahar et al., 2003)。

2 昆虫的光胁迫

大多数昆虫对紫外线最为敏感, 然而, 紫外线作为一种具较高能量的光波, 对包括昆虫在内的生物又会造成一定的损害, 引起生物产生胁迫反应。紫外线依据其波长, 可以分为 UV-A (320 ~ 400nm)、UV-B (280 ~ 320nm) 及 UV-C (280nm 以下) 3 种。UV-C 波长最短, 能量最高, 对生物的伤害最大, 但 UV-C 很难穿透大气层。UV-B 波长较短, 能量较高, 对生物的伤害也介于 UV-C 和 UV-A 之间。UV-B 主要被大气层中的臭氧层吸收, 通常情况下只占地表环境中紫外线的 5% ~ 10%。但由于工业的发展, 臭氧层被破坏, 大气中的 UV-B 含量有显著增加的趋势, 由此会对生物造成很多不利影响。因此, 到目前为止, 研究紫外线对生物的影响绝大部分集中在 UV-B 领域。UV-A 波长最长, 能量最低, 与同剂量的 UV-B 相比, 对生物的影响也最小。然而, UV-A 含量占地表环境中紫外线的 90% ~ 95% 以上, 尤其是正午时分, 如在夏天晴朗的武汉地区, 中午 UV-A 的强度可以达到 $2200 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ 以上, 因此其对生物的影响也相当大。

紫外线对生物的影响从分子层面来说, 包括对 DNA、蛋白质和脂质的损害。UV-B 和 UV-C 能导致 DNA 上嘧啶二聚体的形成, 如不能被细胞的 DNA 修复机构发现并被修复, 则会影响随后 DNA 的复制和转录, 进而引发突变和基因表达失调(Hanawalt et al., 1979)。高强度的 UV-B 和 UV-C 还能导致 DNA 单链的直接断裂, 导致细胞功能紊乱(Peak et al., 1987)。紫外线照射还能导致一些蛋白质, 如酶的活性丧失。UV-A 能引起细胞色素氧化酶和多种脱氢酶活性丧失, 影响细胞线粒体通过呼吸作用氧化分解有机物获取能量的过程, 造成细胞死亡。UV-A 对细胞膜也有伤害作用, 能活化细胞膜上的固

醇,并产生单线态氧 O_2^1 ,其所带的自由基能破坏细胞中其他分子和干扰细胞反应(Albro et al. ,1997)。

目前对 UV - A 研究得最多的主要是医学领域,UV - A 能引起人体皮肤色素的沉积、色斑和皱纹的形成,从而导致皮肤老化。近年来,随着灯光诱杀技术在农业上的不断推广,高功率的紫外灯的大量使用,某些地区的昆虫(包括害虫、中性昆虫和益虫)暴露在紫外线下,尤其是 UV - A 下的时间大大延长,这势必引起昆虫产生胁迫反应。为研究 UV - A 对昆虫的各种影响,本研究组研究了 UV - A 对棉铃虫和果蝇的各种影响。

当用 UV - A 每天照射棉铃虫 5 小时或者 9 小时,棉铃虫的寿命显著缩短,而产卵量有所增加,表现出一定的生殖补偿效应。尽管受 UV - A 照射后棉铃虫子代的卵孵化率、化蛹率和羽化率没有受到显著影响,但会导致子代累计存活率的降低,以及子代幼虫发育历期的显著延长(Zhang et al. ,2011)。这些变化可能由体内保幼激素的变化而部分得到解释,UV - A 处理 5 小时或 9 小时/天的棉铃虫,体内保幼激素 JH I、JH II 和 JH III 的滴度均显著降低。

用 UV - A 处理棉铃虫 30 分钟、60 分钟和 90 分钟,发现其体内蛋白质羰基含量显著升高,表明 UV - A 处理会导致昆虫体内蛋白质结构被破坏。随着这些破坏的进行,棉铃虫体内 hsp70、hsp90 的表达量迅速升高;同时,抗氧化系统的各种酶,如过氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POX)、谷胱甘肽 - S - 转移酶(GST) 及谷胱甘肽还原酶(GR) 活性均显著升高,说明棉铃虫产生了 UV - A 照射下的光胁迫反应(Meng et al. ,2010)。对 UV - A 处理后的棉铃虫体内两种解毒酶,乙酰胆碱酯酶(AChE) 及羧酸酯酶(CarE) 的活性分析发现,处理 30 分钟后 AChE 的活性显著降低,而 CarE 的活性也有一定的降低。这进一步说明了 UV - A 对棉铃虫的胁迫作用(Meng et al. ,2010)。通过比较蛋白组研究发现,UV - A 处理 1 小时后,棉铃虫体内数十个蛋白质的含量发生了变化,其中 3 - 羟 - 3 - 甲基戊二酰辅酶 A 还原酶和法呢基焦磷酸合成酶更是已知参与保幼激素合成的重要酶,部分解释了棉铃虫在受紫外照射后包括寿命、产卵率、后代发育历期变化的原因(Meng et al. ,2009)。

本研究组还对黑腹果蝇在紫外线处理下的各种生理生化影响进行了研究,发现在不同强度、不同时间紫外照射下,黑腹果蝇的各种变化比较复杂,总体来说 UVA 照射延长子代发育历期,低强度比高强度更有利于增加黑腹果蝇成虫寿命和繁殖力,果蝇体内各种抗氧化酶综合作用能将 UVA 照射所产生的活性氧维持在较低水平,在果蝇生命后期内持续高强度 UVA 照射降低酶活性而加速衰老,UVA 照射对昆虫影响与辐射强度和时间有关(待发表)。

除紫外光外,白光对昆虫的行为、发育等也有一定的影响。在棉铃虫飞行试验中,白光(380 ~ 780nm) 照射影响棉铃虫的飞行次数、累积飞行时间和飞行距离等参数,505nm 绿光和 590nm 黄光两种单色光对其飞翔活动的影响不显著(蒋月丽等,2008),却一定程度上影响了棉铃虫的交配率、产卵动态和小菜蛾的产卵量、卵孵化(段云等,2007,2009)。此外,不同的光照饲养条件下,果蝇幼虫的神经突触连接也会有所改变(Sin et al. ,2002; Quan et al. ,2011)。

3 昆虫趋光本质的假说

尽管研究者对昆虫的趋光性从各个层面进行了大量的研究,但对于解释昆虫为何趋光还没有一直认可、能解释所有现象的理论。目前人们比较认可的主要有光定向行为假说、生物天线假说和光干扰假说。本研究组结合我们的研究结果及昆虫趋光的一些特性,提出昆虫趋光性的光胁迫假说。

3.1 光定向行为假说

认为昆虫趋光是由于昆虫会以星光或月光为坐标,使眼睛始终与某一光源呈一定角度,以便在夜晚保持直线飞行。而火光或灯光会被当做比天体近得多的定向参照物,昆虫在夜间飞行时就会感受到人造光的“强刺激”,由于这些光源距离太近,导致无法为昆虫正确导航,最后使昆虫纷纷以直线或螺旋形路径向灯扑去(Michael, 1980)。这一假说的前提是昆虫在飞行过程中才对夜间光源具有趋光性,而静止不动的昆虫,因为不存在导航的问题,应该就不会飞向光源,但室内试验发现静止的或者是正在爬行的趋光性昆虫同样会在光源打开后,很快飞向或爬向光源。趋光和避光至少在部分昆虫中是两个相反的过程,如前所述,关闭一条神经元的功能或者是改变一些环境因子,能使部分昆虫由避光变为趋光或相反,这说明这两种反应可能有共同的调控机理。这一假说,显然无法解释昆虫的避光特性。

3.2 生物天线假说

认为昆虫趋光是为了寻找配偶,昆虫的触角结构类似现代实用的天线装置,可以感受信息素分子的振动而吸引昆虫,灯光中的远红外光谱与虫体信息素分子振动的波谱一致,昆虫的触角可以感受该信息,最后导致趋光(Callahan, 1965)。Eldumiat(1971, 1972) 用远红外线对棉铃虫进行测试,结果显示远红外线对棉铃虫有很强的引诱性。但是, Hsiao (1972) 证实与性信息素光谱特性类似的红外线不能引起圆白菜雄蛾的反应。

3.3 光干扰假说

认为夜行性昆虫已经适应了暗区的环境,当靠近灯周的亮区时,光照干扰了其正常行为,由于暗区的亮度低,昆虫无法返回而导致扑灯。Robinson(1950, 1952) 认为,昆虫扑灯是由于在暗区的环境中,灯光使复眼发生了炫耀,且昆虫越敏感的单色光所引起的刺眼作用越强。Verheijen(1958) 认为昆虫飞向光源是因为灯周环境的低照度干扰了回避强光的正常定向。

3.4 光胁迫假说

昆虫的趋光和避光均为光胁迫下的行为结果。畏光性昆虫的避光行为是光胁迫下的结果比较易于理解。畏光性昆虫长期生活于黑暗中,细胞内缺乏由于长时间的光照(包括紫外光和可见光) 对细胞造成不利影响的修复系统,因而,在长期的进化过程中,畏光

性昆虫进化出了一套对光敏感的神经回路,这种见光即避的习性使畏光性昆虫能最大限度的减少光对其身体的损害,因而具有进化上的优势。趋光性昆虫并非本身喜光,因为大多数趋光性昆虫为夜行性昆虫,他们在白天有太阳光时,并不出来活动。而在夜间的人工光源作用下,则向光飞行,并表现出比较疯狂的行为。这可能是由于在正常的生物节律调节下,这些昆虫白天进入静息状态,因而对光并不敏感;而在晚上出来活动时能够接受光,尤其是紫外光刺激,产生应激反应,导致乙酰胆碱酯酶活性降低,乙酰胆碱滴度高出正常水平(Meng et al. ,2010) ,导致昆虫处于一种持续兴奋的状态,而且这种持续兴奋状态类似于神经毒剂杀虫剂滴滴涕引起的昆虫趋向杀虫剂源的运动。这也能解释为何在夏天的路灯下,常有大量的蚊虫尸体,这是由于趋光昆虫在光的胁迫下,持续兴奋而致死的结果。

参考文献

- [1] 丁岩钦. 夜蛾趋光特性的研究: 棉铃虫和烟青虫成虫对单色光的反应. 昆虫学报, 1974, 17(3): 307-317.
- [2] 蒋月丽, 曹雅忠, 李克斌, 等. 不同波长光对棉铃虫飞翔活动影响的初步研究. 植物保护, 2008, 34(6): 36-39.
- [3] 闫海霞. 草蛉感光趋光机制的研究[D]. 河北农业大学, 2002.
- [4] 闫海燕. 龟纹瓢虫 *Propylea japonica*(Thunberg) 感光、趋光机制的研究[D]. 河北农业大学, 2006.
- [5] 杨桂华, 王蕴生. 亚洲玉米螟雌雄蛾对不同光波的趋性. 玉米科学, 1995, S1: 70-71.
- [6] 董瑞, 王静, 翟玉柱. 昆虫趋光性规律研究. 安徽农业科学, 2010, 38(25): 13563-13564.
- [7] 魏玮. 两种草蛉成虫复眼显微结构及其趋光性为的研究. [M]. 河北农业大学, 2009.
- [8] 靖湘峰, 雷朝亮. 昆虫趋光性及其机理的研究进展. 昆虫知识, 2004, 41(3): 198-203.
- [9] Agee H G. Sensory response of the compound eye of adults *Heliothis zea* and *H. virescens* to ultraviolet stimuli. Annals of the Entomological Society of America, 1972, 65(3): 701-705.
- [10] Agee H G. Spectral sensitivity of the compound eyes of field - collected adult bolloworms and tobacco budworms. Annals of the Entomological Society of America, 1973, 66(3): 613-615.
- [11] Alekseyenko O V, Lee C, Kravitz E A. Targeted manipulation of serotonergic neurotransmission affects the escalation of aggression in adult male *Drosophila melanogaster*. PLoS ONE, 2010, 5(5): e10806.
- [12] Alexander W. Phototaxis and phototransduction mechanisms in the model system *C. elegans* [D]. The University of Michigan, 2010.
- [13] Albro P W, Bilski P, Corbett J T, et al. Photochemical reactions and phototoxicity of sterols: novel self - perpetuating mechanisms for lipid photooxidation. photochemistry photobiology, 1997, 66(3): 316-25.
- [14] Anthony P, Robert M W. Serotonin and dopamine have opposite effects on phototaxis in larve of the bryozoan *Bugula neritina*. The Biological Bulletin. 1997, 192(3): 399-409.
- [15] Ben - Shahar Y, Leung H T, Pak W L, Sokolowski M B, Robinson G E. cGMP - dependent changes in phototaxis: a possible role for the foraging gene in honey bee division of labor. The journal of Experiment Biology, 2003, 206(14): 2507-2515.
- [16] Callahan P S. Intermediate and far infrared sensing of nocturnal insects. Part II. The compound eye of the corn earworm *Heliothis zea* and other moths as a mosaic optic - electromagnetic thermal radiometer. Annals of the Entomological Society of American, 1965, 58(5): 746-756.
- [17] Chapman R F. The Insects: Structure and Function (4th ed.). Cambridge University Press, USA, 1998.

-
- [18] Claudio R, Carolina E, Teresita C. The role of the ocelli in the phototactic behaviour of the haematophagous bug *Triatoma infestans*. *Journal of Insect Physiology*, 1998, 44(12) : 1159 – 1162.
- [19] Eisuke E, Kiyoko W, Takahiko H. A comparison of electrophysiologically determined spectral responses in 35 species of Lepidoptera. *Journal of Insect Physiology*, 1982, 28 (8) : 675 – 682.
- [20] Fischbach K F, Ditttrich A P M. The optic lobe of *Drosophila melanogaster*. Part I: A Golgi analysis of wild – type structure. *Cell and Tissue Research*, 1989, 258: 441 – 75.
- [21] Fischbach K F. Simultaneous and successive colour contrast expressed in ‘slow’ phototactic behaviour of walking *Drosophila melanogaster*. *Journal of comparative physiology A*. 1979, 130(2) : 161 – 171.
- [22] Fleissner G, Fleissner G, Frisch B. A new type of putative non – visual photoreceptors in the optic lobe of beetles. *Cell and Tissue Research*, 1993, 273(3) : 435 – 445.
- [23] Fox G L, Coyle – Thompson C A, Bellinger P F, et al. Phototactic responses to ultraviolet and white light in various species of Collembola, including the eyeless species, *Folsomia candida*. *Journal of Insect Science*, 2007, 7: 22.
- [24] Gao S, Takemura S Y, Ting C Y, et al. The neural substrate of spectral preference in *Drosophila*. *Neuron*, 2008, 60(2) : 328 – 42.
- [25] Gengs C, Leung H T, Skingsley D R, et al. The target of *Drosophila* photoreceptor synaptic transmission is a histamine – gated chloride channel encoded by *ort* (*hclA*). *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277 (44) : 42113 – 42120.
- [26] Gibbs S M, Becker A, Hardy R W et al. Soluble guanylate cyclase is required during development for visual system function in *Drosophila*. *Journal of Neuroscience*. 2001, 21(19) : 7705 – 7714.
- [27] Gilbert C. Form and function of stemmata in larvae of holometabolous insects. *Annual Review of Entomology*. 1994, 39: 323 – 349.
- [28] Gisselmann G, Pusch H, Hovemann B T, et al. Two cDNAs coding for histamine – gated ion channels in *D. melanogaster*. *Nature Neurosciences*, 2002, 5(1) : 11 – 12.
- [29] Hanawalt P C, Cooper P K, Ganesan A K, et al. DNA repair in bacteria and mammalian cells. *Annual Review of Biochemistry*, 1979, 48: 783 – 836.
- [30] Hardie R C. A histamine – activated chloride channel involved in neurotransmission at a photoreceptor synapse. *Nature*, 1989, 339(6227) : 704 – 706.
- [31] Hecht S, Wald G. The visual acuity and intensity discrimination of *Drosophila*. *The Journal of General Physiology*, 1934, 17(4) : 517 – 547.
- [32] Hsiao H S. The attraction of moth (*Trichoplusia ni*) to infrared radiation. *Journal of Insect Physiology*, 1972, 18(9) : 1705 – 1714.
- [33] Hu K G, Stark W S. The roles of *Drosophila* ocelli and compound eyes in phototaxis. *Journal of Comparative Physiology A*, 1980, 135(1) : 85 – 95.
- [34] Jacob K G, Willmund R, Folkers E, et al. T – maze phototaxis of *Drosophila melanogaster* and several mutants in the visual systems. *Journal of comparative physiology A*, 1977, 116(2) : 209 – 225
- [35] Jordana R, Baquero E, Montuenga L M. A new type of arthropod photoreceptor. *Arthropod Structure and Development*, 2000, 29(4) : 289 – 293.
- [36] Keene A C, Mazzoni E O, Zhen J, et al. Distinct visual pathways mediate *drosophila* larval light avoidance and circadian clock entrainment. *The Journal of Neuroscience*, 2011, 31(17) : 6527 – 6534.
- [37] Kelber A, Pfaff M. True colour vision in the orchard butterfly, *Papilio aegeus*. *Naturwissenschaften*, 1999, 86(5) : 221 – 224.

-
- [38] McCoolle M D, Baer K N, Christie A E. Histaminergic signaling in the central nervous system of *Daphnia* and a role for it in the control of phototactic behavior. *The Journal of Experimental Biology*. 2011, 15; 214 (10) : 1773 – 82.
 - [39] Meng J Y, Zhang C Y, Zhu F, et al. A proteomic analysis of *Helicoverpa armigera* adults after exposure to UV light irradiation. *Journal of Insect Physiology*, 2010, 56(4) : 405 – 411.
 - [40] Meng J Y, Zhang C Y, Zhu F, et al. Ultraviolet light – induced oxidative stress: effects on antioxidant response of *Helicoverpa armigera* adults. *Journal of Insect Physiology*, 2009, 55(6) : 588 – 592.
 - [41] Menzel R, Backhaus W. Colour vision in insects. In *Vision and Visual Dysfunction: The Perception of Colour* (ed. Gouras P) , pp. 262 – 288. London: MacMillan Press, 1991.
 - [42] Menzel R, Blakers M. Colour receptors in the bee eye – morphology and spectral sensitivity. *Journal of Comparative Physiology A*. 1976, 108(1) : 11 – 33.
 - [43] Menzel R, Greggers U. Natural Phototaxis and Its Relationship to Color – Vision in Honeybees. *J Comp Physiol*. 1985, 157(3) : 311 – 21.
 - [44] Michael I L, Richard B Forward Jr. The effect of salinity upon phototaxis and geotaxis in a larval crustacean, *The Biological Bulletin*, 1977, 153(1) : 163 – 179.
 - [45] Michael D A. Introduction to insect behavior. New York: Macmillan Publishing Co. Inc. , 1980, 99: 31 – 33
 - [46] Paulus H F. Die Feinstruktur der Stirnagen einiger Collembolen (Insecta, Entognatha) und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der insekten. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 1972, 10(1) : 81 – 122.
 - [47] Peak M J, Peak J G, Canes B A. Induction of direct and indirect single – strand breaks in human cell DNA by far – and near – ultraviolet radiations: action spectrum and mechanisms. *Photochem. Photobiol.* , 1987, 45(3) : 381 – 387.
 - [48] Peitsch D, Fietz A, Hertel H, et al. The spectral input systems of hymenopteran insects and their receptor-based colour vision. *Journal of comparative physiology A*, 1992, 170(1) : 23 – 40.
 - [49] Yuan Q, Xiang Y, Yan Z, et al. Light – induced structural and functional plasticity in *Drosophila* larval visual system. *Science*, 2011, 333 (6048) : 1458 – 1462.
 - [50] Rodriguez Moncalvo V G, Campos A R. Role of serotonergic neurons in the *Drosophila* larval response to light. *BMC Neuroscience*. 2009, 10: 66.
 - [51] Sin W C, Haas K, Ruthazer E S, et al. Dendrite growth increased by visual activity requires NMDA receptor and Rho GTPases. *Nature*, 2002, 419(6906) : 475 – 480.
 - [52] Sprecher S G, Pichaud F, Desplan C. Adult and larval photoreceptors use different mechanisms to specify the same rhodopsin fates. *Genes & Development*. 2007, 21(17) : 2182 – 2195.
 - [53] Tanton M T. A change of phototaxis and tropotactic gefflonfle by larvae of the mustard beetle. *Nature*, 1962, 195(4840) : 516.
 - [54] Thamm M, Balfanz M, Scheiner R, et al. Characterization of the 5 – HT1A receptor of the honeybee (*Apis mellifera*) and involvement of serotonin in phototactic behavior. *Cellular and Molecular Life Sciences* , 2010, 67(14) : 2467 – 2479.
 - [55] Verheijen F J. The mechanism of the trapping effect of artificial light sources upon animals. *Archives Néerlandaises de Zoologie*, 1958, 13(1) : 1 – 107.
 - [56] Wakakuwa M, Kurasawa M, et al. Spectral heterogeneity of honeybee ommatidia. *Naturwissenschaften* , 2005, 92(10) : 464 – 7.

-
- [57] Waterhouse F L. Reverseal of phototaxis in prepupae of hymenoptera (Tentredinidae) caused by amyl acetate vapour emanating from marking paint. *Nature*, 1953, 171(4349) : 438.
- [58] Yamaguchi S, Heisenberg M. Photoreceptors and neural circuitry underlying phototaxis in insects. *Lander Bioscience*, 2011, 5(4) : 1 – 4.
- [59] Yamaguchi S, Desplan C, Heisenberg M. Contribution of photoreceptor subtypes to spectral wavelength preference in *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(12) : 5634 – 5639.
- [60] Youshida M. Extraocular photoreception. In *Handbook of Sensory Physiology Vol. 7/6A*, 581 – 640 (Springer, 1979) .
- [61] Yang I F Lin J T Wu C Y. Fine Structure of the Compound Eye of *Mallada basalis* (Neuroptera: Chrysopidae) . *Annals of the Entomological Society of America*, 1998, 91(1) : 113 – 121.
- [62] Xiang Y, Yuan Q, Vogt N, et al. Light – avoidance – mediating photoreceptors tile the *Drosophila* larval body wall. *Nature*, 2010, 468(7326) : 921 – 926.
- [63] Yoshida M. Extraocular photoreception. In: Autrum H (ed) . *Handbook of sensory physiology vol VII/6A*. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1979, pp 581 – 640.
- [64] Zhang C Y, Meng J Y, Wang X P, et al. Effects of UV – A exposures on longevity and reproduction in *Helicoverpa armigera*, and on the development of its F1 generation. *Insect Science*, DOI: 10. 1111/j. 1744 – 7917. 2010. 01393. X.
- [65] Zheng Y, Hirschberg B, Yuan J, et al. Identification of two novel *Drosophila melanogaster* histamine – gated chloride channel subunits expressed in the eye. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277(3) : 2000 – 2005.