

東方果實蠅複眼視細胞桿小體方向旋轉之研究

黃文琴 吳京一* 林金盾

國立台灣師範大學生物學系

摘要

利用電子顯微鏡觀察東方果實蠅(*Bactrocera dorsalis* Hendel)複眼中央背側視細胞之桿小體微絨毛方向旋轉，結果可知依旋轉方向分為兩群：R1-3及R4-6；兩者旋轉方向互成鏡像。依其旋轉的程度可分為三種region；region I：位於個眼角錐體以下約0 - 84 ± 5 μm處，其旋轉率約為0.226 - 0.464°/μm，region II：位於角錐體以下約84 - 110 ± 5 μm處，微絨毛旋轉率約在1.606 - 5.28°/μm之間，region III：位於角錐體以下約110 - 160 ± 5 μm，旋轉率約在0.09 - 0.659°/μm。

關鍵詞：桿小體、果實蠅、旋轉

緒言

東方果實蠅(Oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* Hendel)又稱柑果蠅。分類系統上屬於雙翅目(Diptera)，果實蠅科(Trypetidae)，果實蠅亞科(Dacinae)。果實蠅繁殖力極強，雌蟲產卵於果皮下，孵化之幼蟲在果實內縱橫蛀食，由於雌蠅產卵管之穿刺果皮及幼蟲之蛀食所造成的傷口，往往導致微生物寄生，果實即腐爛脫落；即使不落果益亦必失去商品價值，造成嚴重損失(徐及徐，1972)。

有關東方果實蠅之研究，截至目前為止，在國內多限於其分類、形態、生活習性、繁殖行為及飼養方式等(李，1968；徐及徐，1972；邱，1977；李，1978；趙等，1979；鄭，1991)或專注於危害的調查及生態防治方面(李，1968；李，1988；劉，1990)。有關此昆蟲之基本生理學研究的資料甚感缺乏，尤其在視覺生理方面，因為在昆蟲的感光世界裡，視覺佔有非常重要的地位，舉凡偏光感應、光譜感應、光強

弱的感應等，提供了昆蟲該往何方的訊息(Mezel, 1979)。因此，我們有興趣於視覺生理資料的建立。

東方果實蠅的一個複眼是由約4500-4600個小眼(ommatidia)所組成，而每個小眼內包含有八個視細胞(retinular cell) (Wu *et al.*, 1985)，於每個視細胞之膜上有微絨毛構成的桿小體(rhabdomere)。八個視細胞之排列方式為周圍有六個視細胞，即第一至第六視細胞(R1 - R6)包圍著中間的第七及第八兩個視細胞(R7 - R8)，而視細胞R7位在R8之上，R7之細胞體位於R1與R6之間，R8之細胞體位於R1與R2之間，兩者呈90°排列(Wu *et al.*, 1985)。

東方果實蠅在行為上，較喜歡選擇成熟的黃色果實上產卵，且其視覺有分辨顏色的能力(徐及徐，1972；李，1978)，可見顏色的訊息對東方果實蠅有重要的地位。

在電生理上，利用視網膜電圖(Electroretinogram, ERG)實驗，得知東方果實蠅複眼之背部 - 前方部份(dorso-frontal region)之光譜感光曲線在紫外光部份(λ

*通信作者(corresponding author)：吳京一(Chin-Yih Wu)；FAX: 886-2-9312904

$\lambda_{\max}=348\text{nm}$) 為最高峰，且亦擁有對藍光 ($\lambda_{\max}=431\text{nm}$) 及青綠光 ($\lambda_{\max}=492\text{nm}$) 之感光特性 (Wu, 1989)。

然而在欲討論小眼中一個視細胞是否可感不同色光等生理功能之前，了解其組織結構之特殊性，亦是非常重要的環。

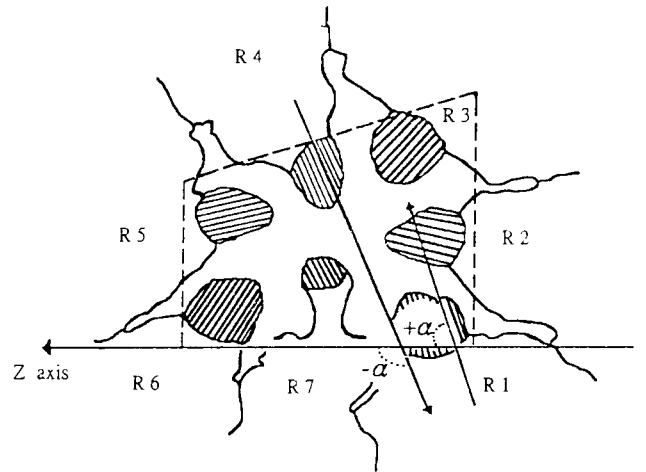
桿小體 (rhabdomere) 為接收光能 (light energy) 訊息轉換成視覺訊息 (visual messenger) 的重要部位，它具有平行而疊列的特殊組織，Snyder 及 Laughlin (1975) 認為在桿小體內微絨毛的膜上有雙極性 (dichroism) 感光物質，而偏光的感覺性受微絨毛及感光物質之排列方式的影響。微絨毛的方向亦很明顯的影響了偏光感應，例如微絨毛方向之旋轉 (twisting) 就降低了對偏光的感應 (Trujillo-Cenoz, 1975)。

在雙翅目的研究中亦有報告家蠅 (*Musca*)、麗蠅 (*Calliphora*)、果蠅 (*Drosophila*) 及虻類 (*Tabanid*) 等昆蟲，其複眼視細胞內微絨毛方向皆有旋轉的現象 (Boschek, 1971; Trujillo-Cenoz, 1975, Carlson and Chi, 1974, 1979; Smith and Butler, 1991) 然而，東方果實蠅是否與上述雙翅目昆蟲有相似的结构未明白，故本實驗的目的是研究東方果實蠅複眼視細胞桿小體微絨毛方向旋轉之情形，並討論其可能之生理功能。

材料與方法

東方果實蠅之蛹由中央研究院動物所東方果實蠅生態研究室所提供。置於 $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ，12:12 hr. L:D 之室內培養箱中。羽化後，以酵母粉及糖混合 (比例為 1:3) 餵食飼養，羽化後兩星期之成蟲作為研究材料，為避免性別差異，皆以雌性果實蠅作實驗。

取雌性果實蠅，置於 4°C 冰箱低溫麻醉後，切斷頭部，再將頭部置於蠅類林格溶液中，並在培養皿中取出右複眼及視葉部份，接著將組織放置於 2.5% 戊二醛 (glutaraldehyde) 溶於 0.1M 磷酸鹽緩衝溶液中 (pH 7.2)，存放於 4°C 中固定二小時，然後利用 0.1M 磷酸鹽緩衝溶液浸泡沖洗數次，放入 1% 鐵酸 (osmic

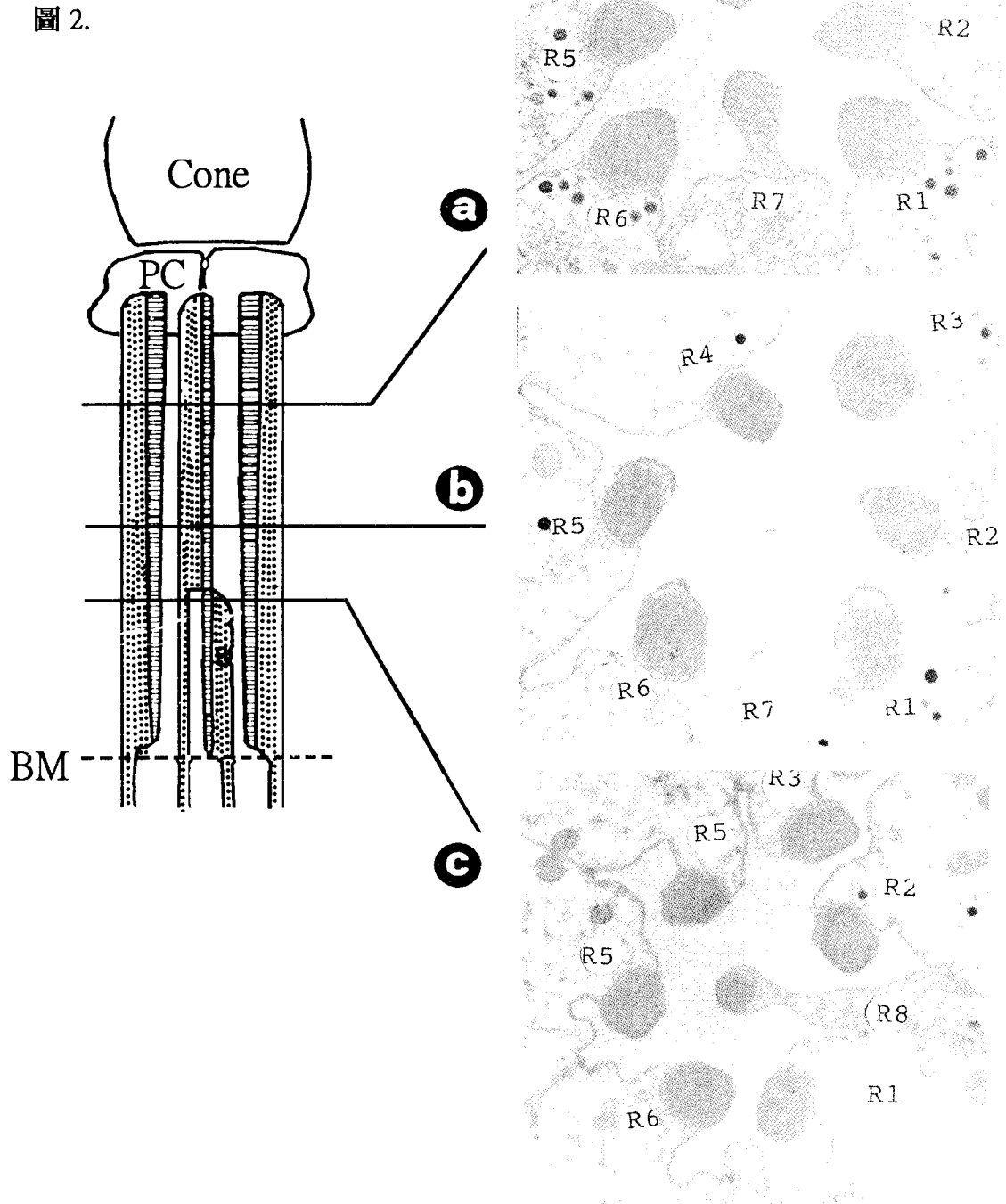


圖一、測量桿小體微絨毛角度之示意圖。

Figure 1. Measurement of the angle of twist. (modified from: Smola and Tschardt, 1979)

acid, OsO_4) 溶於 0.1M 磷酸鹽緩衝溶液之後，於固定液 (post fixer) 中固定二小時，再以相同之緩衝溶液清洗數次。經一系列濃度漸增之酒精序列脫水後，轉入 propylene oxide 浸泡 3 次，每次 20 分鐘，再依次轉入 4 種不同比例 (4:1、3:1、2:1、1:1) 之 propylene oxide 與 Epon 812 樹脂中，並震盪各二小時。最後，移入 100% 的樹脂中，經抽氣過夜以促進包埋劑滲透入組織內。俟完全滲透後取出即可用 100% 樹脂進行包埋並置於 60°C 之烘箱中 36 小時，便聚合多元化 (polymerization) 處理後取出。

將以包埋的標本樣品塊置於解剖顯微鏡下，使用單面刀片整修，利用多方向性切片機架上之玻璃刀縱切複眼，切片約為 $5\mu\text{m}$ 厚，以 azure B-methylene blue 染色，並以光學顯微鏡觀察，直到切至複眼中央背側部份 (medial-dorsal region)，且其切面方向與小眼縱面平行，而後利用單面刀將組織依小眼縱切面切下約 $200\mu\text{m} - 300\mu\text{m}$ ，再包埋於 100% 樹脂中。第二次聚合多元化後，樣品塊使用超薄切片機 (SORVALLMT-2B)，每隔 $10\mu\text{m}$ 上收 5 片切片置於覆有支持膜之銅網 (200 mesh grid)，每片厚約 $600 - 900\text{\AA}$ 。再以穿透式電子顯微鏡 (HITACHI H-12A) 觀



圖二、不同深度之桿小體微絨毛的旋轉情形。a: 深度約 $40.86\mu\text{m}$; b: $84.06\mu\text{m}$ (b) ; (c) $107.46\mu\text{m}$ 。放大倍率5000倍。
 Figure 2. Angle of twist at different points: (a) $40.86\mu\text{m}$ (b) $84.06\mu\text{m}$ and (c) $107.46\mu\text{m}$ respectively. PC: Semper cell; BM: basement membrane.

表一、視細胞之深度與微絨毛方向轉變之關係。

Table 1. Relations between depth and twisting rate

	Region I	Region II	Region III
Depth below CC (μm)	0-84 \pm 5	84-110 \pm 5	110-160 \pm 5
Twisting rate ($^{\circ}/\mu\text{m}$)	0.226-0.464	1.60-5.28	0.09-0.659

(CC: Crystalline cone)

察並照相。

微絨毛的角度依照 Smola 和 Tschartke (1979) 之 least square method 來決定。其方法如圖一所示，即於同一切面上找出三個相鄰小眼之 R1 與 R6 微絨毛連接帶(zonulae adherents)間找出一條最適合的水平標準線(Z axis)，並測量出三個小眼桿小體旋轉的角度。

結 果

位於東方果實蠅(*Bactrocera dorsalis* Hendel)背側中央部位(medial-dorsal region)之小眼，其桿小體 R1-R6 呈不等邊四邊形之排列(如圖1、2)，R1-R3位於四邊形的長邊，六個桿小體依序圍繞著中間 R7/R8兩個，R7之細胞體由R6與R1間伸出來，而R8之細胞體由R1與R2之間伸出且與R7之細胞體成90°排列。中間位置之桿小體R7佔據了離視葉神經遠端(distal part of rhabdome)。

桿小體方向呈現出不連續性的轉變情形。圖一顯示小眼不同深度之橫切面之微絨毛方向改變情形。以微絨毛之角度與所在位置(即角錐體以下之深度)作圖觀察(圖三、四、五、六)，其旋轉之形式可分為二種；R1、R2、R3以逆時鐘方向，R4、R5、R6則以順時鐘方向旋轉，且R1與R4，R2與R5，R3與R6兩兩相對。就其旋轉之程度而言，可分為三個region；即 region I：在角錐體下約 0-84 \pm 5 μm 深處，此區之微絨毛兩兩相對，彼此幾近平行，沒有或有些許的旋轉現象，region II：於84-110 \pm 5 μm 深處，也就是在R7與R8銜接處附近，其R1-R6微絨毛之方向轉變非常大，其旋轉率約為1.602-5.28 $^{\circ}/\mu\text{m}$ 。最後大約在

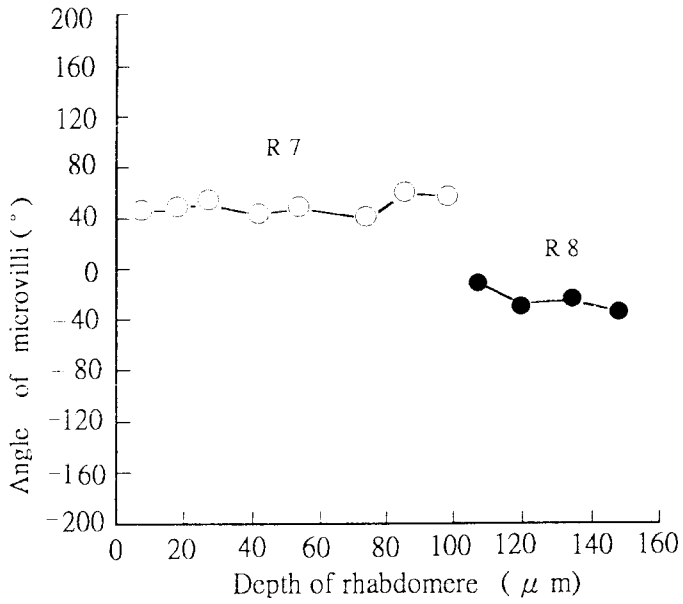
110 μm 下至160 μm 為region III，就如region I般，方向只有些許變化，而整個桿小體(除了R5約79°、R6約90°之外)約旋轉了120°(表一)。

討 論

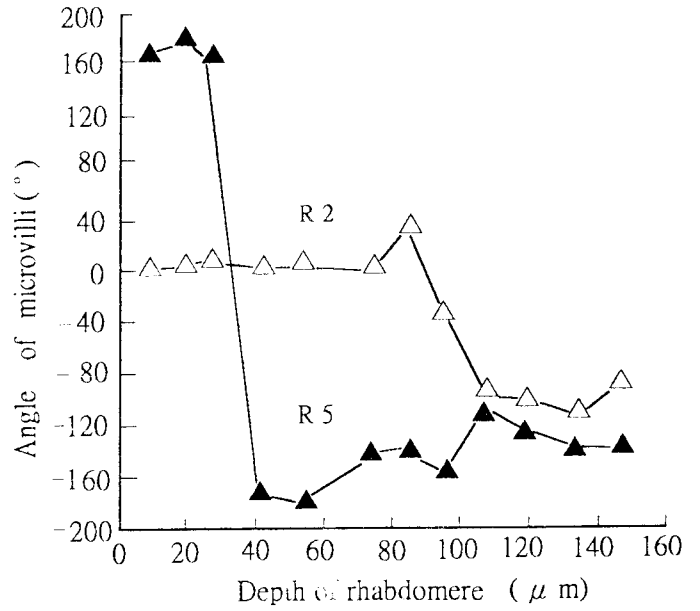
位於背側中央部位之個眼，其組織結構非常類似於其他雙翅目昆蟲(Trujillo-Cenoz, 1975; Boschek, 1971; Carlson and Chi, 1974, 1979; Smola and Tschartke, 1979; Williams, 1981; Smola and Wunderer, 1981; Wunderer and Smola, 1986; Smith and Butler, 1991)。

微絨毛方向旋轉的問題在過去的報告中有許多昆蟲被提出來討論過，其中包括蜂(Wehner *et al.*, 1975)及許多雙翅目昆蟲，如：擬大蚊科(Tipulidae)(Williams, 1981)、麗蠅科(Calliphoridae)(Smola and Wunderer, 1981)、毛蚋科(Bibionidae)(Altner and Burkhardt, 1981)及牛虻科(Tabanidae)(Smith and Bulter, 1991)。許多研究中皆說明了桿小體R1-R6之微絨毛方向皆有旋轉，但旋轉的型式不同。而本實驗的東方果實蠅其右複眼之中央-背側小眼中微絨毛旋轉的情形是發生在靠近R7與R8轉接之處；即角錐體以下(crystalline cone)約80-90 μm 近神經端的部份。這情形也可以在馬蠅中發現(Smola and Tschartke, 1979)。

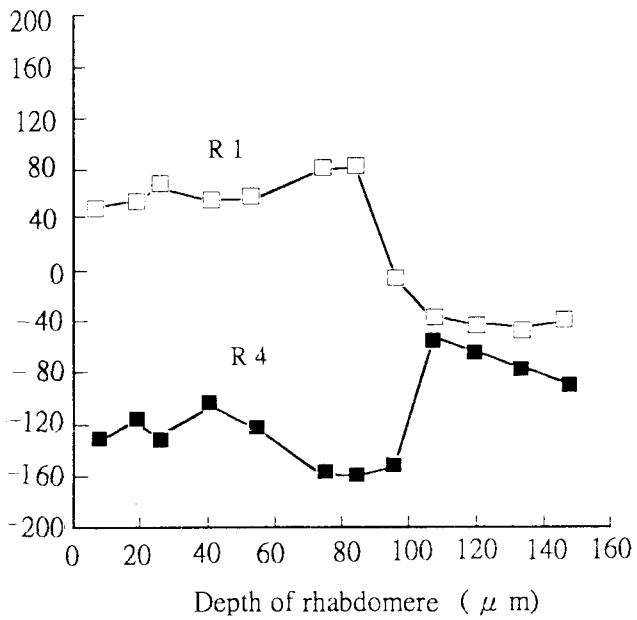
Wehner *et al.*, (1975), McIntyre and Snyder (1978), Smola and Tschartke (1979)等指出視細胞偏光感應會因桿小體微絨毛旋轉而降低，降低的程度和旋轉的程度與旋轉率(twisting rate)有關，而本報告中已亦知東方果實蠅微絨毛持有旋轉之現象，而有無如



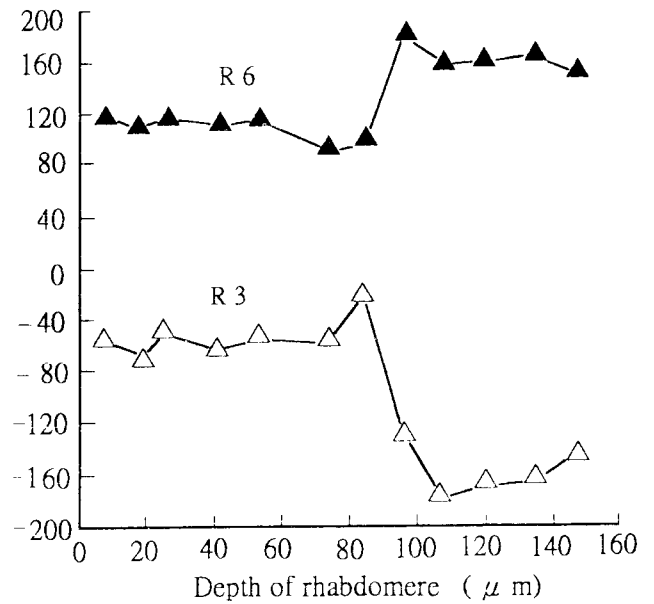
圖三、視細胞R7-R8微絨毛方向與桿小體深度之關係圖。
縱軸為 α 角度，橫軸為桿小體之深度。
Figure 3. Angle of twist at different points along the long axis of R7 and R8.



圖五、視細胞R2-R5微絨毛方向與桿小體深度之關係圖。
縱軸為 α 角度，橫軸為桿小體之深度。
Figure 5. Angle of twist at different points along the axis of R2 and R5.



圖四、視細胞R1-R4微絨毛方向與桿小體深度之關係圖。
縱軸為 α 角度，橫軸為桿小體之深度。
Figure 4. Angle of twist at different points along the axis of R1 and R4.



圖六、視細胞R3-R6微絨毛方向與桿小體深度之關係圖。
縱軸為 α 角度，橫軸為桿小體之深度。
Figure 6. Angle of twist at different points along the axis of R3 and R6.

上述之機能，這將俟將來再進一步之研究。

桿小體之旋轉會提高非極性光線訊息的吸收(Snyder and Laughlin, 1975)。在具有旋轉特性之桿小體之不同層面上，它只吸收與其微絨毛方向平行的非偏極光線。因此，不同方向的光線訊息就在不同層面被捕提到。在不具有旋轉特性的桿小體上，因桿小體最上端(top of distal part)之自我篩檢(self screening)，只能吸收與其微絨毛方向成平行之訊息，且自我篩檢的現象越到桿小體底端越明顯(White, 1985)。然而在東方果實蠅之小眼中，桿小體方向具有120°的轉變，其自我篩檢的情形應該會降低很多，如此，提高了桿小體吸收光線的效率。

至於 R7與R8，我們由形態學上來探討，電子顯微鏡觀察中視細胞R7/R8與R1-R6有相當大的差異，即(1)微絨毛方向並沒有類似 R1-R6 有轉變的現象；(2)R7-R8桿小體長度較短；(3) R8 位於 R7 的下方，因此，R8 的光線必須經過 R7 的篩檢。所以，我們推論 R7-R8 應該會有與 R1-R6 不同的生理功能。在其他雙翅目昆蟲的報告中亦有實驗證明這 R7/R8 兩個細胞有別於 R1-R6 之視細胞光譜感光性、視覺色素及偏光感受性(White, 1985)，而東方果實蠅是否也有這些功能？則將是我們需要做更深入探討的問題。

參 考 文 獻

- Altner, I. and D. Burkhardt. 1981. Fine structure of the ommatidia and occurrence of rhabdomic twist in the dorsal eye of male *Bibio marci* (Diptera, Nematocera, Bibionidae). *Cell Tissue Res.* 215: 607-623.
- Boschek, C. B. 1971. On the fine structure of the peripheral retina and lamina ganglionaris of the fly, *Musca domestica*. *Z. Zellforsch* 118: 369-409.
- Carlson, S. and C. Chi. 1974. surface fine structure of the eye of the housefly (*Musca domestica*): ommatidia and lamina ganglionaris. *Cell Tissue Res.* 149: 21-41.
- Carlson, S. and C. Chi. 1979. The functional morphology of the insect photoreceptor. *Ann. Rev. Entomol.* 24: 379-416.
- McIntyre, P. and A. W. Snyder. 1978. Light propagation in twisted anisotropic media: Application to photoreceptors. *J. Opt. Soc. Am.* 68: 148-157.
- Mezel, R. 1979. Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates. In: Handbook of sensory physiology Vol / 6A(Ed. Autrum, H., R. Jung, W. R. Loewenstern, D. M. Mackkey and H. L. Tenber), pp. 503-580. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Smith, W. C. and J. F. Butler. 1991. Ultrastructure of the Tabanidae compound eye: unusual features for Diptera. *J. Insect. Physiol.* 37(4): 287-296.
- Smola, U. and H. Tschamtkke. 1979. Twisted rhabdomeres in the Dipteran eye. *J. Comp. Physiol.* 133: 291-297.
- Smola, U. and H. Wunderer. 1981. Fly rhabdomeres twist *in vivo*. *J. Comp. Physiol.* 150: 319-328.
- Snyder, A. W. and S. B. Laughlin. 1975. Dichroism and absorption by photoreceptors. *J. Comp. Physiol.* 100: 101-116.
- Trujillo-Cenoz, O. 1975. Some aspects of the structural organization of the intermediate retina of Dipterans. *J. Ultrastruct. Res.* 13: 1-33.
- Wehner, R., G. D. Bernard and E. Geiger. 1975. Twisted and non-twisted rhabdoms and their significance for polarization detection in the bee. *J. Comp. Physiol.* 104: 225-245.
- White, R. H. 1985. Insect visual pigment and color vision. In : Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Vol. 6. (Ed. Kerkut, G. A. and C. I. Gilbert), pp. 431-494.
- Williams, D. S. 1981. Twisted rhabdomeres in the compound eye of a tipulid fly (Diptera). *Cell Tissue Res.* 217: 625-632.
- Wu, C. Y. 1989. Receptors in insect. II. Electroretinogram of compound eye in the orient fruit fly (*Bactrocera dorsalis* Hendel). *Bull. Inst. Zool. Academia Sinica.* 28: 7-13.
- Wu, C. Y., C. S. Chang, L.C. Tung and J. T. Lin. 1985. Receptors in insect. I : The fine structure of compound eye of the orient fruit fly (*Bactrocera dorsalis* Hendel). *Bull. Inst. Zool. Academia Sinica.* 24: 27-38.
- Wunderer, H. and U. Smola. 1986. Functional morphology of the retina of *Chrysops caecutiens* L. and *Haematopota luvialis* L.(Diptera: Tabanidae): region around eye equator. *Int. J. Insect. Morphol. and Embryol.* 15: 311-319.
- 李文蓉 1978. 東方果實蠅的生態與防治。中研院動物所專刊 3: 19-26.
- 李文蓉 1988. 東方果實蠅之防治。中華昆蟲特刊 2: 51-60.

- 李連順 1968. 東方果實蠅及目前研究現狀。科學農業 16: 222-226.
- 邱輝宗 1977. 東方果實蠅(*Bactrocera dorsalis* Hendel) 之大量繁殖。臺灣農業 13: 114-120.
- 徐爾烈和徐世傑 1972. 柑果蠅生物學研究。I. 柑果蠅之生活習性及對光因子反應之研究。臺大植病學刊 5: 48-64.
- 趙葳蒂, 徐爾烈和徐世傑 1979. 柑果蠅(*Bactrocera dorsalis* Hendel)之生物學研究。IV. 柑果蠅之行爲及生殖之研究。臺灣省立博物館科學年刊 22: 15-95.
- 劉玉章 1990. 重整東方果實蠅防線。農藥世界 77: 41-44.
- 鄭明發 1991. 東方果實蠅在椪果之產卵偏好。嘉義農專學報 26: 275-279.

(接受日期: 1996. 4. 25)

Twisted Rhabdomeres of Compound Eyes in the Oriental Fruit Fly *Bactrocera Dorsalis* Hendel

Wen-Ching Whang, Chin-Yih Wu and Jin-Tun Lin

Department of Biology, National Taiwan Normal University
Taipei, Taiwan 117, Republic of China

ABSTRACT

The rhabdomeres of reticular cells (R1 - 6) in the medial-dorsal region of the compound eye of *Bactrocera dorsalis* Hendel twist along their length were examined by electronmicroscopy. The 2 groups of rhabdomeres, R1 - 3 and R4 - 6, twist in mirror-image directions. The twisting degree of microvilli of the rhabdomeres could be divided into three regions; region I: it was located at about $0 - 84 \pm 5 \mu\text{m}$ below the crystalline cone, their twisting rate were between $0.226 - 0.464^\circ / \mu\text{m}$, region II: about $84 - 110 \pm 5 \mu\text{m}$ below crystalline cone, twisting rate between $1.606 - 5.28^\circ / \mu\text{m}$, region III: about $110 - 160 \pm 5 \mu\text{m}$, twisting rate between $0.09 - 0.659^\circ / \mu\text{m}$.

Key words: rhabdomere, fruit fly, twisting