# 昆虫视蛋白的研究进展

段 云， 吴仁海， 苗 进， 巩中军， 李 彤， 蒋月丽， 武予清*

（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综合治理重点实验室，河南省作物保护国际联合实验室，河南省生物农药工程研究中心，河南省农业科学院植物保护研究所，郑州 450002）

**摘要** 昆虫是地球上种类最为繁多的生物，具有发达和敏感的视觉系统。昆虫视蛋白是一种膜蛋白，是昆虫视觉系统的重要组成部分。根据是否直接参与视觉成像，可将昆虫视蛋白分为视觉视蛋白和非视觉视蛋白两大类。昆虫视蛋白在视觉成像和生物钟昼夜节律同步调节等方面发挥着重要作用。本文在系统分析国内外文献的基础上，主要对目前已报道的昆虫视蛋白的种类、表达特征、分子结构、生物学功能、吸收光谱的分子机制和分子进化等方面进行综述。

**关键词** 昆虫； 视觉系统； 视蛋白； 分子进化； 生物功能

**中图分类号**： Q 966 **文献标识码**： A **DOI**： 10.16688/j.zwbh.2019005

# Research progress in insect opsin

DUAN Yun， WU Renhai， MIAO Jin， GONG Zhongjun， LI Tong， JIANG Yueli， WU Yuqing*

（*Henan Key Laboratory of Crop Pest Control*, *MOA's Regional Key Lab of Crop IPM in Southern Part of Northern China*, *Institute of Plant Protection*, *Henan Academy of Agricultural Sciences*, *Zhengzhou* 450002, *China*）

**Abstract** Insects with developed and sensitive visual system are the most diverse biological species on earth. Insect opsins, the main component of insect visual system, are a kind of membrane proteins and widely present in insects. According to whether they are directly involved in visual imaging, insect opsins can be divided into two categories, visual opsins and non-visual opsins. Insect opsins play important roles in visual imaging and circadian rhythm synchronization of biological clocks. Based on the systematic analysis of domestic and foreign literatures and the research progresses in insect opsins, the classification, expression characteristics, molecular structure, biological function, molecular mechanism of absorption spectrum and molecular evolution of insect opsins are reviewed in this study.

**Key words** insect； vision system； opsin； molecular evolution； biological function

视蛋白(opsin)是一种重要的感光物质，是动物复杂视觉系统中的重要蛋白分子。视蛋白在昆虫中广泛存在[1-3]。这种蛋白分子与发色团结合形成对特定光谱敏感的光色素(photopigment)[4]。果蝇中的光色素通常称为视紫红质(rhodopsin)[5]。不同的光色素具有不同的吸收光谱范围[5-6]。在长期的进化过程中，视蛋白在昆虫的视觉图像形成(如动物间交流、觅食、寻偶和躲避天敌)和非图像形成的功能调节(如生物节律和光周期)等方面发挥着重要作用[2-3,7-8]。果蝇是一种重要的模式昆虫，同时也是最早开展视蛋白研究的昆虫[5,9-10]。对果蝇视蛋白的研究，为其他昆虫的相关研究提供了重要基础。

近些年来，随着分子生物学、生物信息学和进化生物学等学科的不断发展，以及测序和 RNAi 等新科学技术在视觉科学领域的广泛应用，人类对昆虫视觉系统的研究越来越深入。目前，人们已经在昆虫视蛋白的种类、表达特征、分子结构、生物学功能、吸收光谱的分子机制和分子进化等方面进行了大量的研究[3-4,11-12]。这些研究为今后阐明昆虫与环境中光信号联系的分子机制提供了重要基础。

## 1 视蛋白的种类

根据是否直接参与视觉成像，可将昆虫视蛋白

**收稿日期**： 2019-01-03 **修订日期**： 2019-04-26
**基金项目**： 国家重点研发计划(2017YFD0200907)；国家公益性行业(农业)科研专项(201403031)；国家小麦体系地下害虫岗位(CARS-03)
* 通信作者 E-mail：yuqingwu36@hotmail.com

分为视觉视蛋白(visual opsins)和非视觉视蛋白(non-visual opsins)两大类[2-3, 13]。视觉视蛋白属于r-opsin,根据其所能感受的光谱范围可以分为3类:紫外光视蛋白(ultraviolet sensitive opsin, UVS-opsin),光谱吸收范围一般在300～400 nm;短光波视蛋白(short-wavelength-sensitive opsin,SWS-opsin),光谱吸收范围一般在400～500 nm;长光波视蛋白(long-wavelength-sensitive opsin,LWS-opsin),光谱吸收范围一般在500～600 nm[3,14-15]。

与视觉视蛋白相比,有关昆虫非视觉视蛋白的研究相对较少。目前,这方面的研究主要集中在对蜜蜂[16]的pteropsin、果蝇[17-18]的Rh7和夜蛾[19]的LWS2等的研究。前期研究认为,c-opsin是在脊椎动物中参与视觉功能的视蛋白。后来的研究发现,这类视蛋白在昆虫中也广泛存在[3],主要在昆虫大脑中表达[16]。在蜜蜂中发现的视蛋白pteropsin,与脊椎动物中的非视觉视蛋白类似,不参与视觉作用,而是在生物节律等方面发挥作用[16]。随着研究的深入,不断有新的昆虫视蛋白分子被发现。黑腹果蝇基因组测序完成后,科学家在其基因组中发现了第7个视蛋白基因*Rh7*[17-18]。随后在蚜虫、蜻蜓和蚊子等许多昆虫中也发现有Rh7的存在[3,17]。Rh7视蛋白属于r-opsin,但不参与视觉作用[17]。Xu等[19]2016年的研究发现,夜蛾科的几种昆虫(如棉铃虫和黏虫)中含有一种新的对长波敏感的视蛋白LWS2。这类视蛋白基因从本质上来说属于具有生物功能的转座基因,即mRNA转录本经过反转录为cDNA,再插入基因组中表达出蛋白产物[20]。目前在昆虫中,仅在夜蛾科中发现这种类型的视蛋白基因[3,19]。但是在其他类动物,如无脊椎动物-水母[21]、头足类动物[22]及硬骨鱼类[23]中也发现这类基因的存在。研究人员推测这种视蛋白可能不在视觉系统中发挥作用,而具有其他的生物功能。

## 2 视蛋白的表达特征

视蛋白是昆虫光信号传导中的一类重要分子,其表达受多种因素的影响,如表达部位、发育时期、性别、生物节律和环境因素等[24-26]。

近些年来的研究表明,昆虫视蛋白主要在复眼中表达。但也有些因具有其他生物功能而在昆虫的其他部位表达,如小眼、脑和体壁等[27-30]。视蛋白在复眼中的表达部位主要集中在光感受细胞中(photoreceptor cells)。昆虫的每个小眼通常具有8～9个光感受细胞。果蝇小眼中含有8个光感受细胞(R1～R8)(表1)。不同的光感受细胞对光谱的敏感性不同,其原因在于不同的光感受细胞表达的视蛋白存在差异[31-32]。早期的研究表明,不同的视蛋白分子一般在不同的光感受细胞中表达,且每个光感受细胞中只存在1种视蛋白基因的表达[33-34]。果蝇的光感受细胞R1～R6中只表达一种视蛋白Rh1[5,9]。后来的研究发现,一些昆虫中也存在两种或更多种视蛋白在同一个光感受细胞中共表达的现象[17]。例如,果蝇的光感受细胞R7可以表达*Rh3*和*Rh4*;R8中可以表达*Rh5*和*Rh6*[31,35]。视蛋白基因的这种表达方式可以增加光感受细胞对光谱的敏感范围[36]。

也有少数视蛋白基因仅在昆虫的单眼中表达。例如,果蝇[37]中的Rh2和双斑蟋*Gryllus bimaculatus*[30]中的Green A仅在单眼中表达。还有一些昆虫视蛋白因具有视觉以外的其他生物功能而在其他组织中表达。果蝇幼虫中的视蛋白Rh1因具有温度调节功能而在体壁中表达[28-29]。果蝇中的Rh7在大脑和视网膜中均可以表达[27,38]。蜜蜂中的视蛋白pteropsins在大脑中表达[16]。

**表1 黑腹果蝇中视紫红质所在部位及吸收光谱[38]**

**Table 1 Location and absorption spectrum of *Drosophila melanogaster* rhodopsin[38]**

| 视紫红质 Rhodopsin | 光感受器 Photoreceptor | 视紫红质的最大吸收峰/nm Rhodopsin absorption maxima | 变视紫红质的最大吸收峰/nm Metarhodopsin absorption maxima | 吸收光谱 Absorption spectrum |
|---|---|---|---|---|
| Rh1 | R1～R6 | 486 | 566 | 蓝光 |
| Rh2 | 单眼 | 418 | 506 | 蓝光 |
| Rh3 | 30%在R7 | 331 | 468 | 紫外光 |
| Rh4 | 70%在R7 | 355 | 470 | 紫外光 |
| Rh5 | 30%在R8 | 442 | 494 | 蓝光 |
| Rh6 | 70%在R8 | 515 | 468 | 绿光 |
| Rh7 | 脑和视网膜 | 397 | — | 紫外光 |

视蛋白的表达也因昆虫发育时期和性别的不同而存在差异[24]。Lichtenstein 对蜜蜂 3 种视蛋白 UVop、BLop 和 Lop1 的研究结果表明,在转录水平上,UVop 在蛹早期的表达水平较高,而 Lop1 在蛹中期的表达水平较高,且 3 种视蛋白 mRNA 的表达水平在蛹的发育时期呈逐渐上升的趋势[24]。在工蜂蛹的早期,UVop 的表达水平较高,而 BLop 和 Lop1 的表达水平较低。在蜜蜂成虫的早期,3 种视蛋白的表达水平均提高 22 倍。

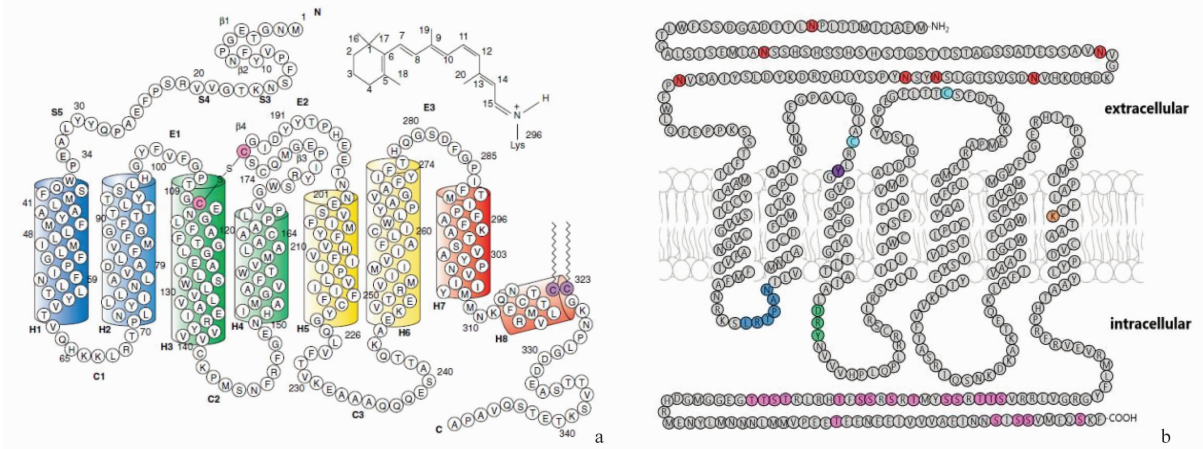
另外,昆虫视蛋白的表达还受内在生物节律和环境因素的影响[24-26]。Rocha 等对埃及伊蚊视蛋白的研究表明,光能引起 Aaop3(一种长光波视蛋白)的位置移动:在黑暗条件下,Aaop3 主要位于对光敏感的感杆束内,而在光照条件下,Aaop3 则移动到细胞质内[25]。Yan 等对棉铃虫的研究表明,生物节律、光照条件和营养状况对棉铃虫 3 种视蛋白(UV,BL 和 LW)表达均有影响[26]。其中,光照条件影响视蛋白的转录水平。饥饿状态会使视蛋白的表达水平下降。不同视蛋白在同一种昆虫的同一时期的表达也存在差异。对棉铃虫 3 种视蛋白的夜间表达水平的研究结果表明,LW 的表达量最高,可能与 LW 参与该虫的夜间活动有关。

近些年来,随着分子生物学等相关技术的发展,昆虫视蛋白在体外细胞中也可以成功地表达。如蜜蜂中的 UVS 和 Blue 视蛋白可以在 HEK293 细胞中成功地表达,其表达产物经纯化后也可以用于光谱学的相关研究[39]。

## 3　视蛋白的分子结构

昆虫视蛋白的分子量一般在 30～50 kDa[4,40]。虽然昆虫的视蛋白种类很多,不同的视蛋白分子中氨基酸序列长度和保守的赖氨酸位点等可能存在一定的差异,但这些蛋白分子中所含的氨基酸成分几乎相同。昆虫的视蛋白属于 G 蛋白偶联受体超家族(G protein-coupled receptors,GPCR)[4],在结构上比较保守,并具有 G 蛋白偶联受体的一般特征[17]。

牛是最早被开展视蛋白分子结构研究的生物[1]。早期的研究认为,昆虫视蛋白与牛视蛋白的结构类似[41](图 1),分子中也具有 7 个跨细胞膜的结构域,并通过细胞质膜外的 E1、E2 和 E3 及细胞质膜内的 C1、C2 和 C3 连起来。Feuda 等预测了昆虫视蛋白跨膜结构域的数目,并将其设定为 6 或 7 个[3]。视蛋白细胞质膜外的 N-末端和细胞质膜内的 C-末端在信号传导过程中具有重要作用。但是,不同视蛋白分子的 N 末端和 C-末端在氨基酸序列上可能存在一定差异[17]。果蝇的 7 种视蛋白 Rh1～Rh7 的 N 末端和 C-末端在氨基酸序列上就存在很大的差异。其中,Rh7 的氨基酸序列比较特殊,它的 N 末端和 C 末端的氨基酸序列比 Rh1～Rh6 的序列都要长一些,与其他 6 种视蛋白的同源性也仅为 12%～22.22%[17]。果蝇视蛋白 Rh7 的细胞质膜外 N-末端具有多个天冬酰胺(N),细胞质膜内 C-末端具有多个丝氨酸(S)和苏氨酸(T),可能是光依赖型的磷酸化位点[5]。




a: 牛视蛋白的二级结构[41]; b: 推测的果蝇Rh7的三级结构[42]
a: The secondary structure of bovine rhodopsin[41]; b: Tertiary structure of the presumptive Rh7 protein[42]

**图 1　视蛋白的分子结构**

**Fig. 1　Molecular structure of opsins**

视蛋白分子的另一个重要特征是具有一个与发色团结合的保守的赖氨酸(K)位点[42]。不同视蛋白分子中赖氨酸位点的位置不同,但大部分集中在视蛋白分子的第七跨膜区内[4,43]。视蛋白中的赖氨酸位点以 Schiff 碱基的形式与发色团结合[5]。昆虫中的发色团分子通常为维生素 A(11-顺-视黄醛),而果蝇中的为 11-顺 3-羟基视黄醛[5,10,44]。

昆虫视蛋白分子还具有一些保守的基序(motif),如细胞质膜的第 1 个环内有 1 个保守的 LRTPXN 基序。这个基序中含有的亮氨酸(L)和天冬酰胺(N)是视蛋白发挥功能所必需的[17]。细胞质膜的第 2 个环内含有 1 个保守的 DRY 基序[11];细胞质膜的第 3 个环内含有 1 个保守的 QAKK 基序。QAKK 基序与 DRY 基序一起在视蛋白与 G-蛋白发生作用时发挥作用[17]。

## 4 视蛋白的生物学功能

视蛋白是动物感知光的第一站,在视觉图像形成和生物节律等非图像形成的功能调节方面起着重要作用[2,4,45]。昆虫具有发达和敏感的视觉系统,在长期的进化过程中常常表达多种视蛋白分子。不同类型的视蛋白可能发挥不同的生物功能[3,46]。

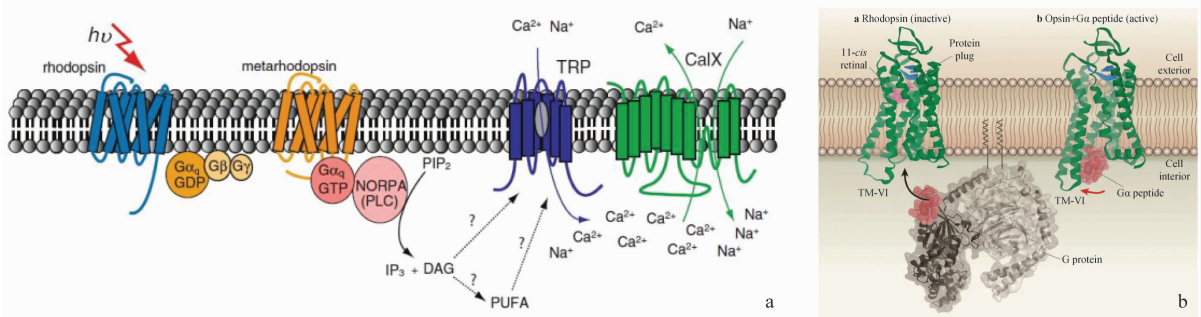
目前,昆虫视蛋白的生物功能主要分为两大类:视觉功能和非视觉功能[4]。早期对昆虫视蛋白功能的研究是从视觉功能开始的。在视觉视蛋白中,不同的视蛋白具有不同的感光光谱范围和敏感峰值,并且在昆虫的捕食、取食、性别识别和交配以及信息传递等方面发挥着重要作用[2-3,7-8]。

在昆虫非视觉视蛋白研究中,以果蝇的研究较多[47-48]。果蝇的 Rh7 是介导非视觉光反应的一类重要的视蛋白分子,在生物节律和光周期调节中发挥重要作用[48]。在其他昆虫中也发现了视蛋白参与生物节律的作用。例如,绿光敏感型视蛋白是蟋蟀运动节律中调节周期的主要节律光感受器分子[49]。

随着研究的深入,人们在昆虫中不断发现视蛋白新的生物功能。有些视蛋白既参与视觉图像形成,同时在生物节律调节及应对环境因子变化方面也发挥作用[50]。果蝇的 Rh1、Rh5 和 Rh6 不仅参与视觉图像的形成,同时在温度调节和生物节律方面也发挥作用[28,50-51]。另外,果蝇的 Rh5 和 Rh6 在听觉方面也能发挥作用[50]。一些蜜蜂和蚂蚁中的 UVS 或 SWS 视蛋白具有识别偏振光的作用[52-53]。还有一些非视觉功能的视蛋白可能在昆虫的远距离迁飞、产卵和抗药性等方面发挥作用[54-56]。

## 5 视蛋白吸收光谱的分子机制

视蛋白吸收光子后引发的一系列反应过程叫光传导(phototransduction)[57]。目前有关昆虫光传导的研究,以对果蝇的研究最为深入[58-59]。在果蝇的光传导过程中,有多种蛋白分子的参与(图 2),如 opsins、transient receptor potential (TRP)、transient receptor potential like (TRPL)、Gq、arrestin1 和 arrestin2 等[59]。视蛋白是光传导中的重要蛋白分子。视蛋白吸收光后,结构发生改变,由原来的非活性状态转变为活性状态,并使与其结合的发色团发生构象改变,然后激活 G 蛋白,打开光感受细胞的信号通路,引发一系列信号级联反应[4-5,40,42](图 2)。




a: 果蝇光传导级联反应模式图[42]; b: G蛋白偶联受体的激活过程[60]
a: Model of the *Drosophila* phototransduction cascade[42]; b: Activation of a G-protein-coupled receptor[60]

**图 2 视蛋白吸收光谱的分子机制**

**Fig. 2 Molecular mechanism of opsin absorption spectrum**

昆虫视觉系统中每种光色素均有特定的光谱吸收范围和敏感峰值($\lambda_{峰值}$)[5-6],并且这个波长范围是由视蛋白和发色基团的相互作用共同决定的[61-62]。光色素对特定光谱的敏感性不仅取决于视蛋白分子中几个关键的氨基酸位点[62],同时与发色团的构象变化也有很大的关系[6,61-62]。通过改变视蛋白分子

中氨基酸序列关键位点,可以调节吸收光谱的波长范围和敏感峰值[6,63-64]。

随着对昆虫视觉系统研究的深入,人类对光色素吸收光谱的分子机制也有了新的认识,并认为昆虫所能识别的光谱范围与其所含视蛋白基因的拷贝数有关[12],而视蛋白所能感受的最大光谱峰值与生物所处的光照条件也有很大的关系[65-66]。例如,在一些鞘翅目昆虫的基因组中虽然出现了 SWS 视蛋白基因的丢失,但是该类昆虫对蓝光仍具有一定的敏感性。研究人员认为这类昆虫对短光波的敏感性可能是因为 UVS 视蛋白或 LWS 视蛋白在分子进化过程中,通过基因拷贝数的增加和功能延伸而出现的光谱移动现象[12,65,67]。

人类在昆虫光色素吸收光谱的分子机制研究上取得了一系列的进展和突破。但由于这种分子机制极其复杂,并可能会因昆虫种类、发育阶段和环境因素的不同而存在差异[24,65-66,68]。因此,其中还有许多问题需要今后进一步研究。

## 6　视蛋白的分子进化

视蛋白基因是一个庞大和复杂的基因家族。昆虫视蛋白基因的进化受多种因素的影响,在进化上具有多样性和复杂性等特点[69-70]。因此,在昆虫视蛋白进化的研究中,既要考虑昆虫间的相互作用,又要考虑环境因素对其的影响[3]。

1) 受自然选择和性别选择的双重作用。近些年来研究表明,昆虫视蛋白的进化是在自然选择和性别选择等动力的共同驱动下进行的[71]。其中,在自然选择的作用中主要受到正向选择的影响[8,70]。昆虫的觅食、躲避天敌和种内交流等是驱动视蛋白进化的主要因素[2,71]。

2) 进化上具有多样性和复杂性。昆虫的不同种类及同一种类的不同发育阶段对光的需求不同,因此视蛋白基因在分子进化上也可能存在一定的差异。早期的研究认为,昆虫中的三种视蛋白在基因组中都只有一个拷贝[34]。但随着研究的深入,人们发现昆虫种类不同,基因组中所含的视蛋白基因数目也差异较大[48]。

在自然选择的作用下,视蛋白基因通过基因复制的方式进化出多拷贝的视蛋白基因,这种现象在视蛋白家族中普遍存在。例如,蚤状溞 *Daphnia pulex* 基因组中含有 46 个视蛋白基因,其中 27 个参与视觉过程[72]。蜻蜓是世界上眼睛最多的昆虫,视觉系统也非常发达。目前,已经从蜻科 Libellulidae 昆虫的转录组和基因组数据中鉴定出 20 个视蛋白基因,其中包括 4 个非视觉功能的基因和 16 个具有视觉功能的基因。在后者中,又包含 1 个 UVS 视蛋白基因,5 个 SWS 视蛋白基因和 10 个 LWS 视蛋白基因。对蜻蜓目其他昆虫的研究发现,其他科昆虫中的视蛋白基因数目一般在 15～33 个,其中有 11～30 个基因参与视觉过程[73]。

昆虫视蛋白在不同昆虫中的拷贝数也会存在一定的差异[62],如艺神袖蝶 *Heliconius erato* 中只含有一种 LWS 视蛋白[73],棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 和黏虫 *Mythimna separata* 中分别含有两种 LWS 视蛋白[26,74],北美黑条黄凤蝶 *Papilio glaucus* 中含有 4 个 LWS 视蛋白[75]。

视蛋白分子中氨基酸位点的变化和基因复制会导致动物的视觉系统不断进化以满足生物学上的不同需求[76]。如:袖蝶属 *Heliconius* 的蝴蝶在正向选择作用下通过基因复制的方式,已进化出两个对紫外光敏感的色素蛋白,并与翅上的紫外-黄色色素一起作为信号分子,在其种内交流和识别捕食者等方面发挥作用[8,77]。随后的研究发现,鞘翅目、鳞翅目、直翅目、双翅目和半翅目中的部分昆虫中也都含有两个 UVS 视蛋白基因[62]。

3) 基因丢失现象。基因丢失是昆虫视蛋白在进化中的另一个重要特征[3,12]。昆虫视蛋白基因在分子进化过程中,除受自然选择的作用外,生态因素也起着重要的作用[46]。近几年来研究发现,少数昆虫在早期的分子进化过程中,因基因丢失而只含有一种或两种类型的视蛋白。例如,在长翅目蝎蛉科昆虫中仅发现 LWS 视蛋白的存在,而缺少了 UVS 视蛋白和 SWS 视蛋白[78]。一些鞘翅目昆虫(如萤火虫)中只含有 LWS 视蛋白和 UVS 视蛋白两种类型,而缺少 SWS 视蛋白[12,62,66,79]。对夜出型或在弱光下生活的昆虫(洞穴类)的研究发现,光照条件在昆虫视蛋白的进化中提供了较强的选择压力。这些昆虫视蛋白基因中的一个或多个可能会出现丢失现象[79-80]。

## 7　结论与展望

近年来,随着对昆虫视觉系统研究的不断深入,人们对昆虫视蛋白的研究兴趣也在不断提升,并在视蛋白的种类、表达特征、分子结构、生物学功能、吸收光谱的分子机制和分子进化等方面取得了很大的进展和突破。但昆虫种类繁多,不同昆虫对光的需求和反应存在差异。因此,不同昆虫在长期进化过程中的视蛋白种类、分子结构、生物学功能和分子进

化机制等方面也存在一定的差异。同时,不同昆虫的视觉系统受环境因素的影响也可能存在差异。因此,针对不同种类的昆虫,如日出型、夜出型、弱光型、水生型等应开展进一步研究。另外,有关昆虫视蛋白的体外表达,如何让昆虫视蛋白在今后的害虫防治中发挥作用也是今后研究中的一个方向。

## 参考文献


[1] NATHANS J, HOGNESS D S. Isolation, sequence analysis, and intron-exon arrangement of the gene encoding bovine rhodopsin [J]. Cell, 1983,34: 807-814.

[2] PORTER M L, BLASIC J R, BOK M J, et al. Shedding new light on opsin evolution [J]. Proceedings Biological Sciences, 2012,279:3-14.

[3] FEUDA R, MARLETAZ F, BENTLEY M, et al. Conservation, duplication and divergence of five opsin genes in insect evolution [J]. Genome Biology and Evolution, 2016, 8(3):579-587.

[4] TERAKITA A. The opsins [J]. Genome Biology, 2005, 6:213.

[5] CHOU Wenhai, HALL K J, WILSON D B, et al. Identification of a novel *Drosophila* opsin reveals specific patterning of the R7 and R8 photoreceptor cells [J]. Neuron, 1996,17(6):1101-1115.

[6] BRISCOE A D. Functional diversification of lepidopteran opsins following gene duplication [J]. Journal of Molecular Evolution, 2001, 18: 2270-2279.

[7] BRISCOE A D, CHITTKA L. The evolution of color vision in insects [J]. Annual Review of Entomology, 2001, 46:471-510.

[8] BRISCOE A D, BYBEE S M, BERNARD G D, et al. Positive selection of a duplicated UV-sensitive visual pigment coincides with wing pigment evolution in *Heliconius* butterflies [J]. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 2010, 107: 3628-3633.

[9] O'TOUSA J E, BAEHR W, MARTIN R L, et al. The *Drosophila ninaE* gene encodes an opsin [J]. Cell, 1985, 40(4): 839-850.

[10] BRITT S G, FEIL ER R, KIRSCHFEL D K, et al. Spectral tuning of rhodopsin and metarhodopsin *in vivo* [J]. Neuron, 1993, 11(1): 29-39.

[11] FRANKE R R, SAKMAR T P, GRAHAM R M, et al. Structure and function in rhodopsin. Studies of the interaction between the rhodopsin cytoplasmic domain and transducin [J]. Journal of Biological Chemistry, 1992, 267(21): 14767-14774.

[12] SHARKEY C R, FUJIMOTO M S, LORD N P, et al. Overcoming the loss of blue sensitivity through opsin duplication in the largest animal group, beetles [J/OL]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 8.

[13] 王卫杰,刘新颖,赵文爱, 等. 视蛋白[J]. 生命的化学, 2009, 29(3):440-443.

[14] HENZE M J, OAKLEY T H. The dynamic evolutionary history of pancrustacean eyes and opsins [J]. Integrative and Comparative Biology, 2015, 55:830-842.

[15] BRISCOE A D. Reconstructing the ancestral butterfly eye: Focus on the opsins [J]. Journal of Experimental Biology, 2008, 211(11):1805-1813.

[16] VELARDE R A, SAUER C D, WALDEN K K, et al. Pteropsin: a vertebrate-like non-visual opsin expression in the honey bee brain [J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2005,35: 1367-1377.

[17] SENTHILAN P R, HELFRICH-FO·RSTER C. Rhodopsin 7 the unusual rhodopsin in Drosophila [J/OL]. Peer J, 2016, 4: e2427.

[18] ADAMS M D, CELNIKER S E, HOLT R A, et al. The genome sequence of *Drosophila melanogaster* [J]. Science, 2000, 287(5461):2185-2195.

[19] XU Pengjun, FEUDA R, LU Bin, et al. Functional opsin retrogene in nocturnal moth [J]. Mobile DNA, 2016, 7:18.

[20] KAESSMANN H. Origins, evolution and phenotypic impact of new genes [J]. Genome Research, 2010, 20: 1313-1326.

[21] LIEGERTOVÁ M, PERGNER J, KOZMIKOVÁ I, et al. Cubozoan genome illuminates functional diversification of opsins and photoreceptor evolution [J/OL]. Scientific Reports, 2015, 5:11885.

[22] MORRIS A, BOWMAKER J K, HUNT D M. The molecular basis of a spectral shift in the rhodopsins of two species of squid from different photic environments [J]. Proceedings Biological Sciences, 1993, 254(1341):233-240.

[23] FITZGIBBON J, HOPE A, SLOBODYANYUK S J, et al. The rhodopsin-encoding gene of bony fish lacks introns [J]. Gene, 1995, 164: 273-277.

[24] LICHTENSTEIN L, GRÜBEL K, SPAETHE J. Opsin expression patterns coincide with photoreceptor development during pupal development in the honey bee, *Apis mellifera* [J]. BMC Developmental Biology, 2018,18(1):1.

[25] ROCHA M, KIMLERK J, LEMINGMT, et al. Expression and light-triggered movement of rhodopsins in the larval visual system of mosquitoes [J]. Journal of Experimental Biology, 2015, 218(9): 1386-1392.

[26] YAN Shuo, ZHU Jialin, ZHU Weilong, et al. 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 [J/OL]. PLoS ONE, 2014, 9: e111683.

[27] GRAVELEY B R, BROOKS A N, CARISON J W, et al. The developmental transcriptome of *Drosophila melanogaster* [J]. Nature, 2011, 471:473-479.

[28] SHEN W L, KWON Y, ADEGBOLA A A, et al. Function of rhodopsin in temperature discrimination in *Drosophila* [J]. Science, 2011, 331(6022): 1333-1336.

[29] OAKLEY T H, SPEISER D I. How complexity originates: the evolution of animal eyes [J]. Annual Review of Ecology Evolution Systematics, 2015, 46:237-260.

[30] SPAETHE J, BRISCOE A D. Molecular characterization and expression of the UV opsin in bumblebees: three ommatidial subtypes in the retina and a new photoreceptor organ in the lamina [J]. Journal of Experimental Biology, 2005, 208:2347-2361.

[31] WOLFF T, READY D F. Pattern formation in the *Drosophila* retina [M]// BATE M, MARTINEZ-ARIAS A. The development of *Drosophila melanogaster*. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1993: 1277 - 1325.

[32] SPRECHER S G, PICHAUD F, DESPLAN C. Adult and larval photoreceptors use different mechanisms to specify the same rhodopsin fates [J]. Genes and Development, 2007, 21: 2182 - 2195.

[33] MAZZONI E O, DESPLAN C, CELIK A. 'One receptor' rules in sensory neurons [J]. Developmental Neuroscience, 2004, 26: 388 - 395.

[34] CRONIN T W, JOHNSEN S, MARSHALL N J, et al. Visual ecology [M]. Princeton University Press, 2014.

[35] RISTER J, DESPLAN C, VASILIAUSKAS D. Establishing and maintaining gene expression patterns: insights from sensory receptor patterning [J]. Development, 2013, 140(3): 493 - 503.

[36] DALTONB E, LOEW E R, CRONIN T W, et al. Spectral tuning by opsin coexpression in retinal regions that view different parts of the visual field [J]. Proceedings Biological Sciences, 2014, 281(1797): 1980.

[37] MISMER D, MICHAEL W M, LAVERTY T R, et al. Analysis of the promoter of the Rh2 opsin gene in *Drosophila melanogaster* [J]. Genetics, 1988, 120(1): 173 - 180.

[38] KISTENPFENNIG C R. Rhodopsin 7 and cryptochrome-circadian photoreception in *Drosophila* [D]. Universität Würzburg, 2012.

[39] TERAKITA A, TSUKAMOTO H, KOYANAGI M, et al. Expression and comparative characterization of Gq-coupled invertebrate visual pigments and melanopsin [J]. Journal of Neurochem, 2008, 105: 883 - 890.

[40] SHICHIDA Y, MATSUYAMA T. Evolution of opsins and phototransduction [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London series B-Biological Sciences, 2009, 364 (1531): 2881 - 2895.

[41] SAKMAR T P. Structure of rhodopsin and the superfamily of seven-helical receptors: the same and not the same [J]. Current Opinion in Cell Biology, 2002, 14: 189 - 195.

[42] WANG Tao, MONTELL C. Phototransduction and retinal degeneration in *Drosophila* [J]. European Journal of Physiology, 2007, 454(5): 821 - 847.

[43] WILKIE S E, ROBINSON P R, CRONIN T W, et al. Spectral tuning of avian violet-and ultraviolet-sensitive visual pigments [J]. Biochemistry, 2000, 39: 7895 - 7901.

[44] VOGT K. The chromophore of the visual pigment in some insect orders [J]. Zeitschrift für Naturforschung, 1984, 39c: 196 - 197.

[45] MOORE H A, WHITMORE D. Circadian rhythmicity and light sensitivity of the zebrafish brain [J/OL]. PLoS ONE, 2014, 9(1): e86176.

[46] OWENS G L, RENNISON D J. Evolutionary ecology of opsin gene sequence, expression and repertoire [J]. Molecular Ecology, 2017, 26: 1207 - 1210.

[47] RIEGER D, STANEWSKY R, HELFRICH-FÖRSTER C. Cryptochrome, compound eyes, hofbauer-buchner eyelets, and ocelli play different roles in the entrainment and masking pathway of the locomotor activity rhythm in the fruit fly *Drosophila melanogaster* [J]. Journal of Biological Rhythms, 2003, 18: 377 - 391.

[48] NI J D, BAIK L S, HOLMES T C, et al. A rhodopsin in the brain functions in circadian photoentrainment in *Drosophila* [J]. Nature, 2017, 545(7654): 340 - 344.

[49] KOMADA S, KAMAE Y, KOYANAGI M, et al. Green-sensitive opsin is the photoreceptor for photic entrainment of an insect circadian clock [J]. Zoological Letters, 2015, 1: 11.

[50] LEUNGN Y, MONTELL C. Unconventional roles of opsins [J]. Annual Review of Cell and Developmental Biology, 2017, 33: 241 - 264.

[51] HANAI S, ISHIDA N. Entrainment of *Drosophila* circadian clock to green and yellow light by Rh1, Rh5, Rh6 and CRY [J]. Neuroreport, 2009, 20: 755 - 758.

[52] LABHART T, MEYER E P. Detectors for polarized skylight in insect: A survey of ommatidial specializations in the dorsal rim area of compound eye [J]. Microscopy Research and Technique, 1999, 47: 368 - 379.

[53] SCHMELING F, WAKAKUWA M, TEGTMEIER J, et al. Opsin expression, physiological characterization and identification of photoreceptor cells in the dorsal rim area and main retina of the desert locust, *Schistocerca gregaria* [J]. Journal Experimental Biology, 2014, 217(19): 3557 - 3568.

[54] ZHAN Shuai, MERLIN C, BOORE J L, et al. The monarch butterfly genome yields insights into long-distance migration [J]. Cell, 2011, 147: 1171 - 1185.

[55] ZHU E Y, GUNTUR A R, HE R, et al. Egg-laying demand induces aversion of UV light in *Drosophila* females [J]. Current Biology, 2014, 24: 2797 - 2804.

[56] HU Xiaobang, SUN Yan, WANG Weijie, et al. Cloning and characterization of *NYD-OP7*, a novel deltamethrin resistance associated gene from *Culex pipiens pallens* [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2007, 88(1): 82 - 91.

[57] ARSHAVSKY V Y, LAMB T D, PUGH E N Jr. G proteins and phototransduction [J]. Annual Review of Physiology, 2002, 64: 153 - 187.

[58] PAK W L, GROSSFIELD J, WHITE N V. Nonphototactic mutants in a study of vision of *Drosophila* [J]. Nature, 1969, 222: 351 - 354.

[59] MONTELL C. *Drosophila* visual transduction [J]. Trends Neurosciences, 2012, 35(6): 356 - 363.

[60] SCHWARTZT W, HUBBELL W L, Structural biology: A moving story of receptors [J]. Nature, 2008, 455: 473 - 474.

[61] YOKOYAMA S. Evolution of dim-light and color vision pigments [J]. Annual Review of Genomics and Human Genetics, 2008, 9: 259 - 282.

[62] MARTIN G J, LORD N P, BRANHAM M A, et al. Review of the firefly visual system (Coleoptera: Lampyridae) and evolution of the opsin genes underlying color vision [J]. Organisms Diversity & Evolution, 2015, 15: 513 - 526.

[63] SALCEDO E, ZHENG Lijun, PHISTRY M, et al. Molecular

basis for ultraviolet vision in invertebrates [J]. Journal of Neuroscience, 2003, 23:10873 - 10878.
[64] LYTHGOE J N. The ecology of vision[M]. Oxford, UK: Clarendon Press, 1979.
[65] FRENTIU F D, BERNARD G D, SISON-MANGUS M P, et al. Gene duplication is an evolutionary mechanism for expanding spectral diversity in the long-wavelength photopigments of butterflies [J]. Molecular Biology and Evolution, 2007, 24: 2016 - 2028.
[66] SANDERS E, HALL D W. Variation in opsin genes correlates with signaling ecology in North American fireflies [J]. Molecular Ecology, 2015, 24(1): 4679 - 4696.
[67] LORD N P, PLIMPTON R L, SHARKEY C R, et al. A cure for the blues: opsin duplication and subfunctionalization for short-wavelength sensitivity in jewel beetles (Coleoptera: Buprestidae) [J/OL]. BMC Evolutionary Biology, 2016, 16: 10.
[68] LAND M F, NILSSON D E. Animal eyes [M]. Oxford: Oxford University Press, 2012.
[69] SEKI T, VOGT K. Evolutionary aspects of the diversity of visual pigment chromophores in the class insecta [J]. Comparative Biochemistry Physiology, 1998, 119B (1): 53 - 64.
[70] FUTAHASHI R, KAWAHARA-MIKI R, KINOSHITA M, et al. Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragonflies [J]. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 2015, 112: 1247 - 1256.
[71] FRENTUI F D, YUAN Furong, SAVAGE W K, et al. Opsin clines in butterflies suggest novel roles for insect photopigments [J]. Molecular Biology and Evolution, 2014, 32(2):368 - 379.
[72] COLBOURNE J K, PFRENDER M E, GILBERT D, et al. The ecoresponsive genome of *Daphnia pulex* [J]. Science, 2011, 331(6017):555 - 561.
[73] ZACCARDI G, KELBER A, SISON-MANGUS M P, et al. Color discrimination in the red range with only one long-wavelength sensitive opsin [J]. Journal of Experimental Biology, 2006, 209: 1944 - 1955.
[74] LIU Zhenxing, WANG Xiaoyun, LEI Chaoliang, et al. Sensory genes identification with head transcriptome of the migratory armyworm, *Mythimna separata* [J/OL]. Scientific Reports, 2017, 7: 46033.
[75] BRISCOE A D. Six opsins from the butterfly *Papilio glaucus*: Molecular phylogenetic evidence for paralogous origins of red-sensitive visual pigments in insects [J]. Journal of Molecular Evolution, 2000, 51:110 - 121.
[76] FRENTIU F D, BRISCOE A D. A butterfly eye's view of birds [J]. Bioessays, 2008, 30:1151 - 1162.
[77] FINKBEINER S D, BRISCOE A D, REED R D. Warning signals are seductive: relative contributions of color and pattern to predator avoidance and mate attraction, *Heliconius* butterflies [J]. Evolution, 2014, 68:3410 - 3420.
[78] MANWARING K F, WHITING M F, WILCOX E, et al. A study of common scorpionfly (Mecoptera: Panorpidae) visual-systems reveals the expression of a single opsin [J]. Organisms diversity & Evolution, 2016, 16: 201 - 209.
[79] JACKOWSKA M, BAO Riyue, LIU Zhenyi, et al. Genomic and gene regulatory signatures of cryptozoic adaptation: Loss of blue sensitive photoreceptors through expansion of long wavelength-opsin expression in the red flour beetle *Tribolium castaneum* [J]. Frontiers in Zoology, 2007, 4:24.
[80] TIERNEY S M, COOPER S J, SAINT K M, et al. Opsin transcripts of predatory diving beetles: a comparison of surface and subterranean photic niches [J]. Royal Society Open-Science, 2015, 2:140386.

(责任编辑：田 喆)

(上接 92 页)

## 参考文献

[1] 刘万才,刘振东,黄冲,等. 近 10 年农作物主要病虫害发生危害情况的统计和分析[J]. 植物保护,2016,42(5):1 - 9.
[2] 陆明红,刘万才,胡高,等. 中越水稻迁飞性害虫稻飞虱、稻纵卷叶螟发生关系分析[J]. 植物保护,2018,44(3):31 - 36.
[3] 陆明红,刘万才,程映国,等. 中越水稻迁飞性害虫监测与防治合作研究进展[J]. 中国植保导刊,2017,37(12):84 - 87.
[4] 翟保平. 稻飞虱:国际视野下的中国问题[J]. 应用昆虫学报,2011,48(5):1184 - 1193.
[5] 翟保平,周国辉,陶小荣,等. 稻飞虱暴发与南方水稻黑条矮缩病流行的宏观规律和微观机制[J]. 应用昆虫学报,2011,48(3):480 - 487.
[6] 刘万才,陆明红,翟保平,等. 越南水稻生产及其迁飞性害虫发生情况[J]. 中国植保导刊,2014,34(10):91 - 95.
[7] 程遐年,吴进才,马飞. 褐飞虱研究与防治[M]. 北京:中国农业出版社,2003:68 - 94.
[8] 刘万才. 中国农作物病虫测报 50 年[J]. 世界农业,1999(10):24 - 26.
[9] 刘万才,姜瑞中. 中国植物保护 50 年成就(1949—1999)[M]// 姜瑞中,曾昭慧,刘万才,等. 中国农作物主要生物灾害实录:1949—2000. 北京:中国农业出版社,2005:182 - 197.
[10] 刘万才,姜玉英,张跃进,等. 推进农业有害生物监测预警事业发展的思考[J]. 中国植保导刊,2010,30(9):35 - 39.
[11] 刘万才,姜玉英,张跃进,等. 我国农业有害生物监测预警 30 年发展成就[J]. 中国植保导刊,2009,29(8):28 - 31.
[12] 农业部种植业管理司,全国农业技术推广服务中心. 病虫测报数字化[M]. 北京:中国农业出版社,2016.
[13] 刘宇,刘万才,韩梅. 农作物重大病虫害数字化监测预警系统建设进展[J]. 中国植保导刊,2011,31(2):33 - 35.
[14] 全国农业技术推广服务中心. 农作物重大病虫害数字化监测预警系统开发建设与应用[M]. 北京:中国农业出版社,2011.
[15] 刘万才,陆明红,黄冲,等. 我国南方水稻黑条矮缩病流行动态及预测预报实践[J]. 中国植保导刊,2016,36(1):20 - 26.

(责任编辑：田 喆)