

# 昆虫视觉系统和视觉蛋白现状及展望

唐艳红<sup>1,2</sup>, 毕思言<sup>2</sup>, 王晓迪<sup>2</sup>, 马东方<sup>1</sup>, 杨念婉<sup>2,3</sup>, 郭建洋<sup>2</sup>, 吕志创<sup>2\*</sup>, 刘万学<sup>2</sup>

(1. 长江大学, 荆州 434025; 2. 中国农业科学院植物保护研究所/植物病虫害综合治理全国重点实验室, 北京 100193)

**摘要:** 昆虫具有发达和敏感的视觉系统, 视蛋白是昆虫视觉的基本组成部分, 视蛋白的结构很大程度上决定了视觉色素对不同波长光的敏感性。视蛋白基因的复制和分化是产生新的光色素敏感性主要机制, 进而造成各种动物视觉系统的敏感性。本文以昆虫视觉系统和视觉蛋白为主题, 从光感受器的类型、昆虫的视觉系统、视觉蛋白的分类、共表达现象、视觉蛋白基因的复制与缺失以及视觉蛋白生理作用方面的机制和研究状况等进行了阐述。

**关键词:** 光感受器; 视蛋白; 视觉系统; 分子进化

**中图分类号:** S476 **文献标识码:** A **文章编号:** 1005-9261(2023)03-0718-13

## Visual System and Opsin in Insect

TANG Yanhong<sup>1,2</sup>, BI Siyan<sup>2</sup>, WANG Xiaodi<sup>2</sup>, MA Dongfang<sup>1</sup>, YANG Nianwan<sup>2,3</sup>, GUO Jianyang<sup>2</sup>,  
LÜ Zhichuang<sup>2\*</sup>, LIU Wanxue<sup>2</sup>

(1. Yangtze University, Jingzhou 434025, 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)

**Abstract:** Insects have a well-developed and sensitive visual system, and opsin is a basic component of animal vision, and its structure largely determines the sensitivity of visual pigments to light of different wavelengths. The duplication and differentiation of *opsin* genes are the main mechanisms for the production of new light pigment sensitivity. Throughout the evolution of animals, many instances of *opsin* gene duplication and loss have occurred, forming the sensitivity of the various animal visual systems we observe today. In recent years, extensive and in-depth research has been carried out on visual proteins. This article describes the types of photoreceptors, the color vision system of insects, the classification of visual proteins, the phenomenon of co-expression of visual proteins, the duplication and deletion of visual protein genes, and the mechanism and research status of the physiological functions of visual proteins.

**Key words:** photoreceptor; opsin; vision system; molecular evolution

昆虫视觉系统由单眼、复眼、视叶三部分组成。其中单眼分为背单眼和侧单眼<sup>[1]</sup>, 它们可以提高昆虫复眼所感知的视觉刺激的兴奋水平。复眼位于昆虫头部两侧, 是最主要的视觉器官, 是整个光电转导和视觉级联反应的中心, 主要起到接受、传递光信号并适应光线明暗的作用。昆虫复眼的感觉表面即视网膜由光感受器构成, 光感受器通过维生素 A 基发色团和一个由七个跨膜螺旋载脂蛋白——视蛋白组成的视觉色素来感知光<sup>[2]</sup>。视觉色素是典型的 G 蛋白偶联受体 (GPCRs), 通过异三聚体 G 蛋白进行信号转导光。当视觉色素分子吸收光时, 促使光感受器细胞内发生一系列的生化反应。在光感受器细胞中, 光模式被编码成分级膜电位, 进行初步的信息整合加工, 之后通过视叶将信息传递给大脑。视叶是视觉神经系统的中心, 是连接复眼和脑的枢纽中心, 它

收稿日期: 2022-01-17

基金项目: 国家重点研发计划 (2021YFD1400200, 2022YFC2601000); 国家自然科学基金 (32072494); 天山英才青年科技拔尖人才专项 (2022TSYCCX0084)

作者简介: 唐艳红, 硕士研究生, E-mail: 1936116163@qq.com; \*通信作者, 博士, 副研究员, E-mail: lvzhichuang@caas.cn。

DOI: 10.16409/j.cnki.2095-039x.2023.05.004

将光信息在视神经里经过一、二级神经元进行转化传递给脑，再由脑进行分析并作出反应。昆虫的视觉器官感受到光刺激后，其感觉细胞中的色素可以对一定波长的光谱产生动作电位，动作电位沿着感觉器官的树突传到中枢神经系统，引起神经纤维产生神经冲动，进而引起昆虫的视觉反应<sup>[3]</sup>。

昆虫视觉系统中有一种膜蛋白，即视蛋白（opsin），是昆虫视觉系统的重要组成部分<sup>[4]</sup>。视蛋白是 G 蛋白偶联受体（G Protein-Coupled Receptors, GPCR）超家族的成员，该蛋白具有 7 个跨膜螺旋，参与了一系列信号传导功能。在 GPCR 超家族中，视蛋白形成了一个大的单系蛋白质亚类，其特征是第 7 跨膜螺旋中的赖氨酸作为发色团的附着位点，功能视蛋白共价结合发色团，获得光敏性。视蛋白种类繁多，广泛分布于动物和微生物中。在长期的进化中，视蛋白在视觉感光，调节生物昼夜节律、光周期、行为调节等方面发挥着重要的作用<sup>[5]</sup>。因此对视蛋白进行研究，有助于我们了解昆虫的视觉系统，为利用昆虫的趋光性防治害虫提供一定的参考。

## 1 光感受器的类型及光谱灵敏度

昆虫感受器是对周围环境和内部各种刺激产生反应的重要结构<sup>[6]</sup>。昆虫感受器主要有机械力感受器（触觉和听觉器）、化学感受器（嗅觉和味觉器）、温湿度感受器和视觉感受器 4 大类。视觉感受器中，复眼是主要的感光器官，由一系列独立的感光单元（小眼）组成。典型的昆虫小眼包含八个光感受器 PR（photoreceptor）、四个视锥细胞、两个初级色素细胞和数量不等的次级和三级色素细胞。视觉开始于光感受器，在这里光由晶状体引导并被视觉色素（视紫红质）吸收<sup>[7]</sup>，经过一系列生化反应和神经元阶段处理，把视觉信息传递给大脑。

不同的光感受器介导不同的行为趋向。如蜜蜂有紫外线、蓝色和绿色三种光谱类型的光感受器，其中运动检测由绿色光感受器介导<sup>[8]</sup>，偏振光的检测由紫外受体介导<sup>[9]</sup>，趋光行为由紫外线、蓝色和绿色光感受器受体介导<sup>[10]</sup>。果蝇运动检测由 R1-6 光感受器介导，光运动反应的偏振敏感性也是由 R1-6 光感受器介导，R7 和 R8 被认为与色觉有关<sup>[11]</sup>。根据形态学特征一般将光感受器分为横纹肌型和纤毛型<sup>[12,13]</sup>，这两种光感受器几乎共同存在于所有的动物中。横纹肌型光感受器通常以膜性的、富含肌动蛋白的微绒毛从细胞体以密集排列的束投射出来，而具扁平膜状盘的纤毛型光感受器在一个纤毛突出的扩大细胞隔间内。圆柱形结构是横纹肌型光感受器典型的解剖学结构（图 1）<sup>[14]</sup>。

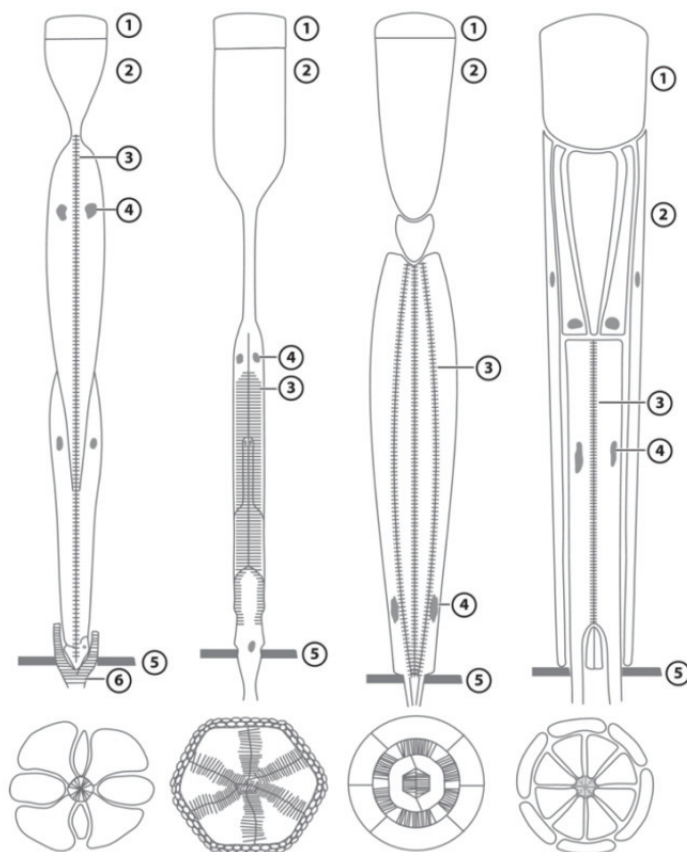
根据昆虫对光谱敏感性的不同将光感受器分为六类：紫外光（UV）、紫罗（V）、蓝色（B）、蓝绿色（BG）、绿色（G）和红色（R）。在昆虫中，光感受器的多样性因物种而异（图 2）。例如，蟑螂和许多蚂蚁物种的视觉系统具有两种不同的光感受器<sup>[15]</sup>。蜜蜂色觉系统有三种光感受器类别，在紫外（UV）、蓝色（B）和绿色（G）波长范围内的灵敏度最大<sup>[16,17]</sup>。蝴蝶类群的视网膜常常有六类光感受器，其多样性最高，如蓝斑蝶眼睛含有 15 种不同光谱敏感性的光感受器<sup>[18]</sup>，是迄今为止报道最多的光谱受体。研究表明，不同昆虫的光感受器敏感性差异很大。

光感受器形式多样，具有不同光谱灵敏度的多种光感受器共同构成了色觉的分子和生理基础。视觉色素存在七个跨膜结构域和一个发色团，通常是 11 顺式视黄醛。视蛋白和视觉色素发色团的氨基酸序列多样性决定了光感受器具有多种光敏感性。视觉色素是一种光敏受体蛋白，它们吸收了光子，触发转导过程，产生视觉兴奋，吸收光子能量，最后将其转化为电信号到达中枢神经系统。果蝇光信号转导发生在光敏微绒毛横纹肌中（图 3）。当可见光的光子进入横纹肌时，被嵌入微绒毛膜中的视觉色素视紫红质吸收，刺激嵌入视紫红质中的视网膜分子，触发视网膜异构化。这种构象开关将视紫红质的亲和力从鸟苷二磷酸（GDP）改变为鸟苷-5'-三磷酸（GTP），随后启动下游级联<sup>[19]</sup>，光信号通过不同的细胞传输，最终到达形成视叶神经并投射到大脑的神经节细胞。

昆虫的光感受器在昆虫的视觉系统中发挥着重要的作用。首先视觉系统必须确保将足够数量的光子吸收到光感受器中，其次光感受器将所吸收的光子转化为有效的神经信号，最后给予这些信号适当地处理。因此，研究昆虫的光感受器意义深远。

## 2 昆虫的色觉系统

昆虫色觉是一种重要的视觉能力，可以增强视网膜图像的检测，在指导行为中起核心作用<sup>[20]</sup>。昆虫可以利用色觉进行种内和种间的通信交流，在觅食<sup>[21]</sup>、选择配偶<sup>[22]</sup>、识别捕食者和交流<sup>[23,24]</sup>、以及繁殖<sup>[24,25]</sup>等方面发挥重要作用。色觉系统如何在昆虫体内发挥作用，值得我们去探索。色觉取决于昆虫复眼中不同光感受器的光



注：顶部是纵向截面，底部是横向截面。标记①角膜、②结晶锥、③横纹、④核、⑤基底膜和⑥锥。

Note: At the top are longitudinal sections, and at the bottom are transverse sections. The ① cornea, ② crystalline cone, ③ rhabdom, ④ nucleus, ⑤ basement membrane, and ⑥ tapetum are marked.

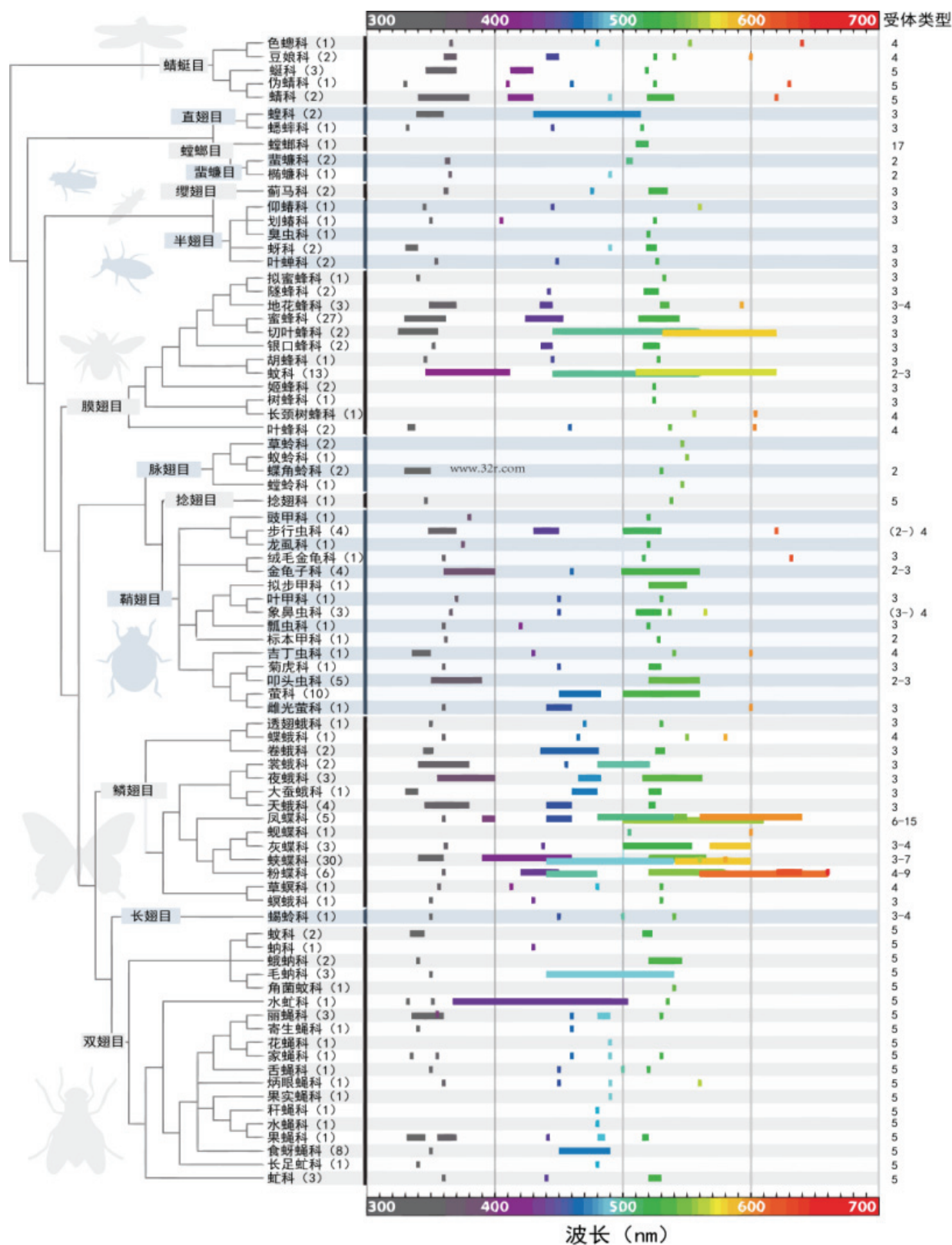
图 1 鹰蛾 *Deilephila elpenor*、甲虫 *Rynchophorus ferrugineus* 和蜜蜂 *Apis mellifera* 的感光器解剖结构示意图<sup>[14]</sup>

Fig. 1 Schematic representation of photoreceptor anatomy for the butterfly *Pieris rapae*, the hawkmoth *Deilephila elpenor*, the beetle *Rynchophorus ferrugineus*, and the honeybee *Apis mellifera*<sup>[14]</sup>

谱灵敏度<sup>[26]</sup>或空间布局<sup>[27]</sup>。来自不同感光器细胞的输入汇聚到细胞上，以光谱拮抗的方式结合，当昆虫的眼睛受到某些波长光的刺激，受体细胞被激发<sup>[28]</sup>，不同类别的颜色敏感神经元进行多阶段处理之后，色觉输入并进一步在大脑中被处理。大脑中的颜色感知是由一系列连续的过程作用产生的，将眼睛中的光感受器激活模式转变为大脑中心色调的表达<sup>[14,29]</sup>，具体为光感受器输出并结合到特定的色彩神经元细胞，然后将色觉信息传递给视叶的更深区域，进而驱使昆虫做出行为反应。以果蝇为例说明其作用过程（图 4）。果蝇有八个光感受器（R1~R8），外部 R1~R6 具有宽带光谱调谐，内部 R7 和 R8 具有较窄的光谱调谐<sup>[27]</sup>。六个外部光感受器细胞（R1~R6）将轴突投射到第一个视觉神经堆-层，两个内部光感受器细胞（R7 和 R8）将轴突延伸到第二个视觉神经粒子——延质。果蝇大脑中有四种类型的延髓投射（Tm）神经元即 Tm5a/b/c 和 Tm20，还有一种 amcrine Dm8 神经元<sup>[30]</sup>，其中 amcrine Dm8 神经元从 R7 或 R8 光感受器接收直接突触输入，延髓投射神经元 Tm5a/b/c 和 Tm20 将色度信息传递给更深的视觉中心——小叶，小叶深层接收来自髓质 Tm 和 TmY 神经元的视网膜外位输入，并输出到各个中枢大脑表达，促使昆虫作出相应的行为反应（图 4）。

研究昆虫色觉系统的第一个原因是可以让我们认识到昆虫视觉条件运作的多样性。第二，不同物种的颜色受体高度多样化，进而为进化适应提供了巨大的潜力。第三，简单而言，色觉机制就是将光感受器信号转换为颜色感知来指导行为。因此，了解昆虫的色觉机制，为今后在害虫防治中提供一定的理论依据和前提。

昆虫的视觉系统的分子基础是视蛋白，这也为我们更好地理解视蛋白的进化提供了依据。然而色觉系统怎样在昆虫体内发挥作用，相关的研究还不太清楚。而视蛋白是色觉系统的分子基础，因此研究昆虫视蛋白的意义尤为重大。



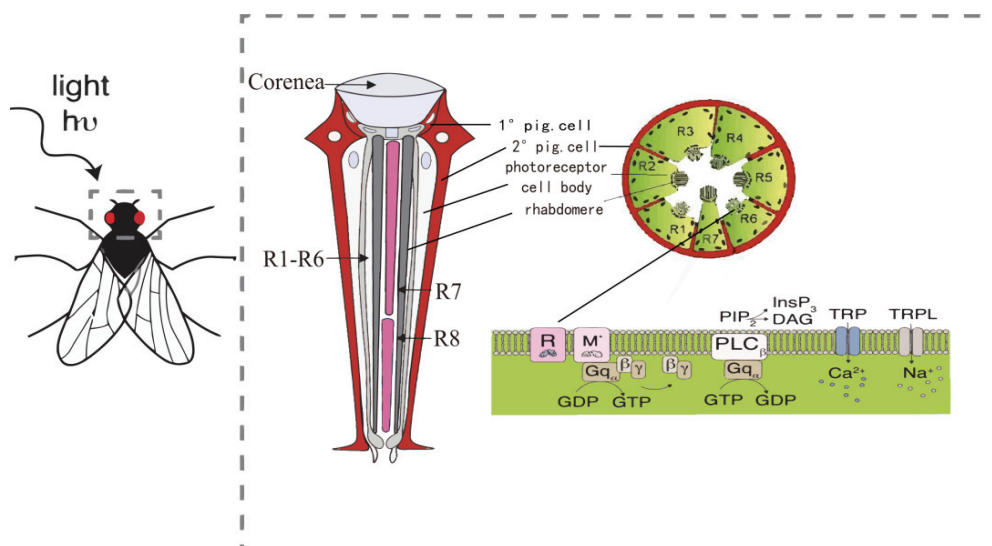
注：光谱灵敏度最大值按家族分组；仅显示至少研究过一个物种的科。每个科研究的物种数量在括号中给出。条形宽度表示每个族的峰值灵敏度范围。

Note: The maximum spectral sensitivity is grouped by family; only families that have studied at least one species are shown. The number of species studied in each family is given in parentheses. The bar width represents the peak sensitivity range of each family.

图2 昆虫光感受器光谱灵敏度以及光感受器典型数量(右侧)<sup>[14]</sup>

**Fig. 2** Spectral sensitivity of insect photoreceptors and the typical number of photoreceptors (right side)<sup>[14]</sup>



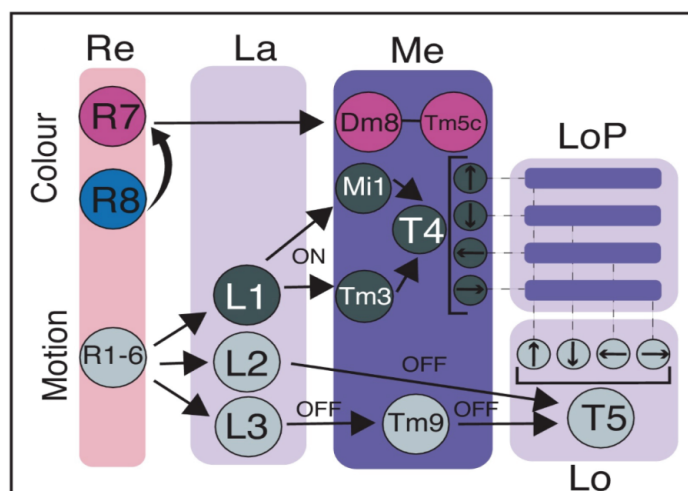


注：光通过视网膜（Re）进入，激发光感受器细胞。光线通过晶状体（corenea）进入并进入不同光感受器的横纹肌以刺激视紫红质，视紫红质分子内的异构化导致视紫红质（R）向偏视紫红质（M\*）的构象变化。这触发了异三聚体 G 蛋白（Gαq）的激活，该蛋白激活磷脂酶 C（PLCβ）并水解 PIP2 进入 InsP3 和膜结合的 DAG。这最终导致 TRP 和 TRPL 频道的开放，从而导致 Ca<sup>2+</sup> 离子和 Na<sup>+</sup> 离子的进入。然后进一步处理视觉信息。

Note: After light enters the retina, a photon triggers the isomerization of retinal within the rhodopsin molecule, which leads to the conformational change of rhodopsin (R) to metarhodopsin (M\*). This triggers the activation of a heterotrimeric G-protein (Gαq) that activates the phospholipase C β (PLCβ) and hydrolyses PIP2 into InsP3 and the membrane-bound DAG. This ultimately leads to the opening of TRP and TRPL channels, which leads to the entrance of Ca<sup>2+</sup> ions and Na<sup>+</sup> ions. Then the visual information is processed further.

图 3 果蝇光转导示意图<sup>[11]</sup>

Fig. 3 Schematic diagram of *Drosophila* phototransduction



注：内部的 R7 和 R8 光感受器投射到延髓（Me），并且主要参与色觉。远端髓神经元 Dm8 和经神经元 Tm5 都是 R7 通路的下游。R1~R6 光感受器投射到层（La）上，主要参与运动检测。层状神经元 L1~L3 从 R1~R6 接收信息，然后突触到 Tm9 等经 medulla 神经元，Tm9 又突触到小叶（Lo）和小叶板（LoP）中的运动敏感 T4 和 T5 神经元。

Note: Diagram of the two parallel pathways in *Drosophila* vision from the retina (Re) to the optic lobe. The inner R7 and R8 photoreceptors project to the medulla (Me) and are mostly involved in color vision. Both the distal medulla neuron Dm8 and the transmedulla neuron Tm5 are downstream of the R7 pathway. R1—R6 photoreceptors project to the lamina (La) are mostly involved in motion detection. The lamina neurones L1—L3 receive information from R1—R6 and then synapse to the transmedulla neurones like Tm9, which in turn synapse to the motion-sensitive T4 and T5 neurones in the lobula (Lo) and lobula plate (LoP).

图 4 果蝇视觉中从视网膜（Re）到视叶的两个平行途径的示意图<sup>[11]</sup>

Fig. 4 Color vision and motion vision are two nearly independent pathways in *Drosophila* vision<sup>[11]</sup>

### 3 视蛋白的分类

目前视蛋白的种类已经达到数千万种,组成了庞大的家族,分类的方法也有所差异。最早根据包含光色素的光感受器细胞类型将视蛋白分为:纤毛型和横纹肌(c-视蛋白和r-视蛋白)<sup>[2,31]</sup>。早期人们普遍认为c-视蛋白仅限于脊椎动物<sup>[32]</sup>,而r-视蛋白只适用于无脊椎动物<sup>[33]</sup>。但后来发现哺乳动物黑视蛋白(Opn4)与r-视蛋白高度相关,黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 和冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 的视蛋白是c-视蛋白<sup>[33,34]</sup>。第三类为RGR/Go视蛋白,包括视网膜G蛋白偶联受体视蛋白(RGR)、过视蛋白和神经蛋白(Opn5)。

根据是否直接参与视觉成像,将视蛋白分为视觉视蛋白(visual opsin)和非视觉视蛋白(non-visual opsin)两大类<sup>[35]</sup>。视觉视蛋白根据光敏感波长的不同,可分为短波长敏感型视蛋白、中波长敏感型视蛋白和长波长敏感型视蛋白<sup>[36,37]</sup>。视觉视蛋白根据分子特性的差异,分为锥形视蛋白和视紫质,它们由于氨基酸序列的122和189位残基的差异而具有不同的分子性质<sup>[38,39]</sup>。非视觉视蛋白不参与视觉感光系统,Pinopsin是第一个被发现的非视觉视蛋白,表达于鸡、蜥蜴的松果体内<sup>[40,41]</sup>。Parapinopsin是对紫外光敏感的非视觉视蛋白,发现在鱼、爪蟾及七鳃鳗的松果眼中<sup>[42]</sup>。

昆虫视蛋白根据色素吸收光谱峰,分为紫外敏感(紫外视蛋白或短波长敏感视蛋白,325~400 nm)、蓝光敏感(蓝色视蛋白或中波长敏感视蛋白,400~500 nm)和长波长敏感(LW视蛋白或长波长敏感视蛋白,>500 nm)<sup>[43]</sup>三种类型。紫外、蓝色和LW视蛋白基因是昆虫视觉系统中的三个经典基因。豌豆蚜 *Acyrtosiphon pisum* 含有与紫外、蓝、LW光谱峰<sup>[16]</sup>对应的3个视蛋白基因<sup>[44]</sup>。夜蛾复眼中一般也具有这3种视蛋白<sup>[45]</sup>。但由于基因丢失或重复,有些昆虫出现数量少于或超过3种视蛋白。例如,果蝇<sup>[46,47]</sup>有6个视蛋白,分别是2个短波长敏感视蛋白,3个长波长敏感视蛋白和1个中波长敏感视蛋白。蝴蝶、蜻蜓等一般含有几到几十种视蛋白<sup>[48]</sup>。

### 4 视蛋白的共表达现象

视蛋白共表达现象是指单一的光感器可以同时表达多个视蛋白,即当单个受体的表达不足以赋予足够高的灵敏度时,可以使用共表达来实现新的敏感性。果蝇复眼中表达了六种视紫红质(Rh1~Rh6)<sup>[49]</sup>,它们遵循“一个受体-一个神经元”的一般规则——外部光感受器(R1~R6)细胞都表达Rh1,参与运动检测;内部光感受器(R7~R8)调节色觉,表达剩余的视紫质。

虽然果蝇的复眼由形态学上相同的小眼组成,但是视网膜主要由两个随机分布的ommatidia亚型组成(图5),即苍白亚型(p)和黄色亚型(y):苍白亚型(p)在R7中含有吸收紫外线的Rh3,在R8中含有吸收蓝色的Rh5;黄色亚型(y)在R7中含有吸收紫外线的Rh4,在R8中含有吸收绿色的Rh6<sup>[50,51]</sup>。这两种亚型根据内部光感受器(R7和R8)细胞中表达的不同视紫红质和色素对其定义<sup>[27,51]</sup>。研究表明,30%的苍白亚型(p)更多地参与较短波长的区分,70%的黄色亚型(y)更适合区分较长波长<sup>[52,53]</sup>。

最近研究发现 *Iro-C* 基因定义了一种仅限于眼睛背侧区域的ommatidia亚型,打破了“一个受体-一个神经元”规则。这种ommatidia位于视网膜的背侧部分,并在R7细胞中共同表达编码紫外线吸收Rh的两个基因 *rh3* 和 *rh4* (图6)。果蝇这种现象依赖于 *Iro-C* 基因,该基因编码具有特征性同源域的转录控制器,进而影响外部感觉器官模式<sup>[54,55]</sup>。这种共表达是由于 *Iro-C* 基因介导了 *rh3* 和 *rh4* 的转录抑制,允许它们在背视网膜中共表达<sup>[56]</sup>。*Iro-C* 基因的活性破坏受体共表达的互斥途径,从而获得在单个细胞中同时表达两个感觉受体<sup>[56]</sup>。对柑橘凤蝶 *Papilio xuthus* 的色觉进行研究的过程中,发现R5~R8光感受器共表达两种不同的mRNA,编码绿色和橙色-红色吸收视觉色素的视蛋白。光感受细胞R1和R2中包含UV视觉色素,R3和R4光感受细胞中包含两种绿色视觉色素<sup>[57]</sup>。对埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 的视网膜进行研究发现,R7光感受器共同表达视紫红质同源基因 *Aaop8* 和 *Agop8*<sup>[58]</sup>。也有研究表明,具有不同的光谱敏感性共表达视蛋白的光感受器的光谱敏感性可以被拓宽,但大多数情况下,视蛋白共表达的功能意义尚不清楚,特别是当视蛋白被认为具有相似的光谱特性时,还需要进一步研究。

视觉研究中一个长期存在的一般原则认为,一个单一的光感受器表达一种单一类型的视蛋白。然而视觉蛋白共表达的现象打破了这一规则。研究视觉蛋白的共表达现象有利于我们了解更多关于视觉蛋白进化的相关信息,同时也能为利用光谱防治害虫提供理论参考,如利用共表达拓宽其光敏感性,进而影响昆虫的趋向行为。

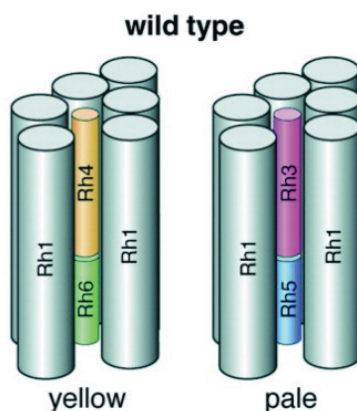
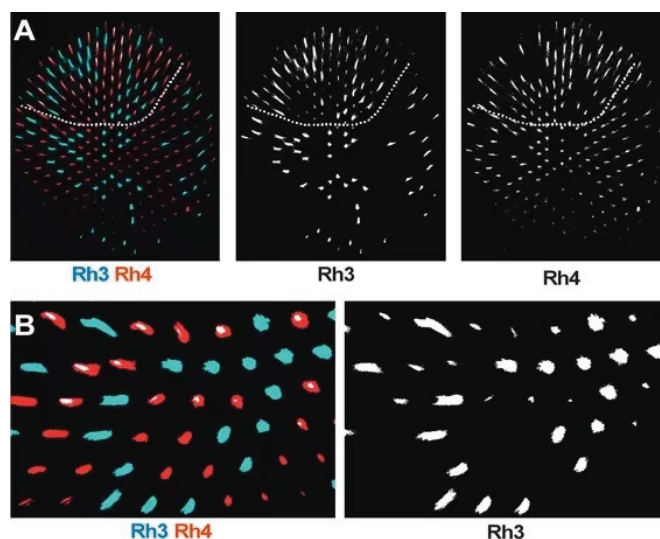


图 5 果蝇复合眼两个 ommatidia 亚型（黄色和苍白）的示意图<sup>[59]</sup>

Fig. 5 Schematic diagram of the two ommatidia subtypes (yellow and pale) of the *Drosophila* compound eye<sup>[59]</sup>



A: R7 水平, 在腹侧区域 R7 仅含有 Rh3 或 Rh4; 背 R7 细胞仅含有 Rh3, 或 Rh3 加 Rh4 (用虚线标记) R7 level, in the ventral area, R7 only contains Rh3 or Rh4. Dorsal R7 cells only contain Rh3, or Rh3 plus Rh4 (marked with a dashed line)

B: 中背区的详细视图。大多数背侧 yR7 细胞共表达 Rh3 和 Rh4, 而腹侧 yR7 细胞仅表达 Rh4<sup>[56]</sup> Detailed view of the mid-dorsal region. The most dorsal yR7 cells co-express Rh3 and Rh4, while more ventral yR7 cells only express Rh4<sup>[78]</sup>

图 6 果蝇背眼中的 R7 细胞共表达 rh3 和 rh4 (A 和 B) 通过对照眼的光学切片染成 Rh3 (青色) 和 Rh4 (红色), 背侧至顶部

Fig. 6 R7 cells in the dorsal eye of *Drosophila* co-expressing rh3 and rh4 (A and B) were stained into Rh3 (cyan) and Rh4 (red) by optical sections of the control eye, back side to top

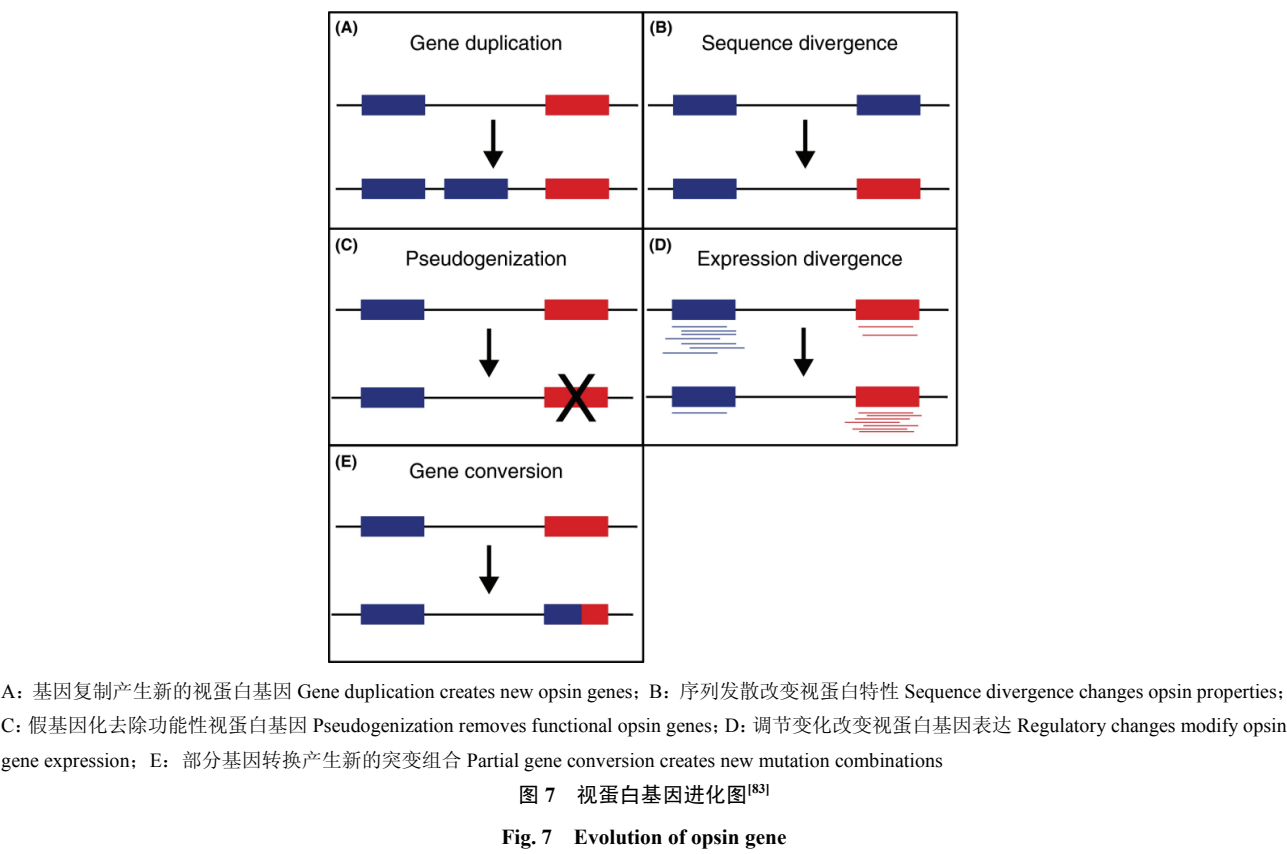
## 5 昆虫视觉蛋白基因进化的复制与缺失

视蛋白进化是通过基因复制以及视蛋白的亚功能化, 特别是靠近发色团结合点的氨基酸序列的变化可以产生不同的光谱灵敏度。夜间活动或居住在洞穴等低光环境中的物种往往减少对视蛋白基因的选择, 甚至丢失<sup>[60]</sup>。日间物种受到光的影响往往会对视蛋白基因有积极的选择性, 也会出现基因复制现象<sup>[61]</sup>。

基因复制可以产生具有新的生物学功能的基因, 是生物进化适应环境的一个共同过程<sup>[61-64]</sup>。根据重复的来源, 存在两种可能的复制模式: (1) 基于 DNA 的复制, 基因组 DNA 用作模板, 根据调节元件或内含子进行检测<sup>[65,66]</sup>; (2) 基于 RNA 的复制, mRNA 用作模板 (称为逆转录转位), 可在缺少内含子的条件下检测<sup>[67,68]</sup>。昆虫的视蛋白, 特别是 LW 和 UV 视蛋白, 已经在不同昆虫目的物种中复制, 如鞘翅目、鳞翅目、膜翅目、蜻蜓目和直翅目<sup>[69-76]</sup>。鳞翅目昆虫中存在 LW 视蛋白的 DNA 和 RNA 衍生复制<sup>[73,76]</sup>。绿盲蝽 *Apolygus lucorum* Meyer-Dür 在进化过程中发生了 LW 视蛋白重复和 B 视蛋白损失。内含子检测表明, LW 视蛋白重复是基于 DNA 复制<sup>[73]</sup>。

昆虫视蛋白基因的复制与缺失进化出了多种类型的色觉，进而改善颜色辨别的能力。色觉通常需要至少两个光谱灵敏度部分重叠的视蛋白，氨基酸序列的微小变化也可以修改和调整视蛋白，改变生物体感知的颜色空间。例如，果蝇复制出了由蓝绿色敏感（BG）视蛋白（约 480 nm）组成的第四个亚科<sup>[23,37,77-79]</sup>，蜻蜓视蛋白复制变为 SW 视蛋白基因的数量从 1 到 8 不等<sup>[71,74]</sup>；LW 视蛋白基因的数量也从 8 到 21 不等<sup>[71]</sup>，甲虫失去了 B 视蛋白<sup>[72,75,79]</sup>，许多蝴蝶可以看到红色（620~780 nm）<sup>[80]</sup>，归因于长波长（LW）视蛋白的复制和分化。

昆虫视蛋白基因的复制和突变扩大了昆虫的光谱多样性，从而提高了其视色的能力<sup>[81,82]</sup>。如蝴蝶的光色素在灵敏度上发生了蓝移。盲蝽类昆虫的 LW 视蛋白基因基于 DNA 的复制后，LW1 和 LW2 均处于强纯化选择压力，最终以同义和非同义替换之间的比率（dn/ds）来衡量。这些结果解释了视蛋白的高表达水平，并表明了视蛋白在盲蝽中的进化机制：功能性 LW 视蛋白通过基于 DNA 的复制获得，B 视蛋白丢失。目前这些结果都有助于我们加强对视蛋白进化的理解（图 7）。



## 6 昆虫视觉蛋白生理作用及其应用

在昆虫中，视觉过程是由长波敏感（LWS）、紫外线敏感（UV）、Blue 敏感（B）和 Rh7 四种类似物介导<sup>[22,61]</sup>。在机制上，视蛋白与发色团结合形成视觉色素，关键氨基酸调节吸光度光谱，表达不同波长视蛋白的光感受器向大脑发出信号，然后感知颜色。波长的类型和最大吸光度峰之间的分离定义了视觉能力<sup>[22,61,85]</sup>。

视蛋白是昆虫视觉的重要组成部分，在视觉感光、生物钟昼夜节律调节、调节温度和光周期、行为调控等方面具有重要作用<sup>[86,87]</sup>。夜蛾是典型的夜行性昆虫，通过光环境的进化适应性研究发现，飞蛾视觉色素的氨基酸序列在位点 296（K296）处具有视网膜结合位点，这是所有视蛋白的典型特征。研究发现夜蛾的摄食行为反应主要是由蓝色敏感受体光色素 P450 介导，而绿色敏感受体 P520 起次要作用<sup>[88]</sup>。果园凤蝶具有紫色和红色受体光感器。它们产卵的颜色由不同光谱类型的光感受器之间的相互作用决定。绿色受体具有积极影响，而蓝色（可能还有紫外线和紫色）和红色受体对选择行为有负面影响<sup>[21]</sup>。光敏感分子的纬度梯度变化可用于评估光周期响应季节变化的关键参数<sup>[89]</sup>。果蝇早晨的活动高峰消失<sup>[90]</sup>，其昼夜节律行为受视蛋白和隐花



色素(CRY)共同调控,且视蛋白主要参与长日照下的昼夜节律调控<sup>[91]</sup>。又如,蟋蟀 *Modicogryllus siamensis* 的UV、BL和LW3种视蛋白基因分别沉默后,在长光照下,所有处理的幼虫呈现短光照下的发育特征,如蜕皮次数增加、发育历期延长;而在短光照下,只有UV视蛋白基因沉默(RNAi)处理的幼虫呈现长光照下的特征,如发育历期变短<sup>[92]</sup>。黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus* 的定向迁飞需要UV视蛋白的参与<sup>[93]</sup>。

视蛋白还可调节昆虫对环境因素(光和温度)的反应,在适应环境的过程中发挥作用。视蛋白与昆虫对光周期的适应性有关。豌豆蚜 *A. pisum* 不同的视觉蛋白基因暴露于不同光周期条件和不同时间下,发现视蛋白基因的表达水平有明显差异<sup>[44]</sup>。七个视蛋白基因(*Ap-LWO*, *Ap-SWO1*, *Ap-SWO2*, *Ap-SWO3*, *Ap-SWO4*, *Ap-Arthropsi*, *Ap-C-Ops*)都显示出在短日照(SD)条件下的表达明显高于全环蚜虫菌株(YR2,不是通过周期性单性生殖繁殖)<sup>[94,95]</sup>中的长日照(LD)。这些现象表明豌豆蚜中的整个视蛋白库与光周期反应有关,因为在短光周期条件下饲养时观察到全环菌株中所有视蛋白基因的表达增加。视蛋白还与昆虫对温度的适应有关,对果蝇的研究表明,视紫红质可以介导温度的反应,使幼虫选择最佳的生存温度<sup>[96]</sup>。这种现象取决于热感觉信号通路,包括异三聚鸟嘌呤核苷酸结合蛋白(G蛋白),磷脂酶C和瞬时受体电位 TRPA1 通道。视紫红质代表了一类进化保守的 GPCR,是启动热感觉信号级联反应所必需的。它可以消除舒适温度范围内的热定向区分,从而使果蝇幼虫选择最理想温度生存<sup>[96]</sup>。

视蛋白是影响许多昆虫趋光行为的关键因素。趋光行为是昆虫在长期适应环境的过程中形成的一种本能反应。利用昆虫的趋光性可以进行害虫的监测和防治,如利用蚜虫对银灰等光色的负趋向性趋避蚜虫,利用夜出型蛾类昆虫对一定波长范围黄色光的趋避性进行防蛾等。甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 夜间具有较强的趋光特性,Liu等<sup>[97]</sup>研究发现,它的三个视蛋白基因 *Se-uv*、*Se-bl*和*Se-lw*白天和夜间均有较高水平表达,但在夜间有增加的趋势,结果表明视蛋白基因的表达水平与趋光行为密切相关。在制定新的害虫管理策略中,可利用这些基因来干扰害虫的趋光行为。鳞翅目夜蛾科(如甜菜夜蛾 *S. exigua*)的视蛋白拷贝和表达模式是调节它们趋光行为的内在关键因子,揭示其作用机制,有助于利用其对光诱捕器的敏感性,进行调查和大规模的诱捕成虫<sup>[98-100]</sup>。鉴定分析获得了中马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus* Walker 的重要视觉蛋白基因紫外光敏视蛋白 *DpunOpsin UV* 和长波光敏视蛋白 *DpunOpsin LW*<sup>[101]</sup>,通过调整这两种视觉蛋白基因在马尾松毛虫不同发育阶段的不同表达比例,为后续利用其作为靶标基因进行遗传操作,破坏其光感受机制进而为抑制该害虫种群奠定基础。

综上所述,研究昆虫视蛋白的生理作用,如行为调节作用(觅食、产卵等),生物昼夜节律,光周期等,可以为害虫防治和治理提供一定的依据和理论基础。

## 7 讨论与展望

昆虫种类繁多、形态各异,昆虫对环境中光的感受是多种光感受器的综合作用,要成功阐明不同的昆虫生物节律等行为,需要对多种光感受器进行综合的研究。光感受器对趋光性和光谱偏好有着重大贡献,感受器类型是否有助于昆虫趋光行为的色彩选择,这值得思考,但目前对光感受器的具体类型研究较少。虽然对昆虫色觉系统的相关机制已经有一些研究,但不同昆虫识别颜色的方式不同,目前无法清楚地从生态的角度去解释昆虫识别色彩方式的差异。视蛋白是昆虫复眼的感光物质,视蛋白存在数量、种类、表达量等方面的差异。因生态位的多样性,昆虫产生了相适应的视蛋白多样性。不同种类的昆虫含有的视蛋白基因数量不同。基因复制是基因组进化中的一个基本过程,产生新的生物学功能,促进对环境变化的适应。那么视蛋白复制或丢失对一个生物体的视觉系统意味着什么?需要更多地探索和研究。因此对视蛋白种类,共表达现象,复制与缺失进行的研究可以深入了解视蛋白的进化。

趋光行为是行为学研究的热点之一,利用趋光行为进行灯光诱杀害虫是物理防治的重要手段。昆虫的趋光行为受光波、昆虫本身生理状态以及环境条件三方面的影响。许多昆虫,特别是夜行活动的昆虫,对光表现出正的趋光性。“光陷阱”目前用于监测和管理害虫种群,在害虫物理防治方面起着至关重要的作用。

视蛋白负责光行为,建立视蛋白基因与趋光行为之间的联系,了解视蛋白基因在趋光行为中的作用以及在害虫防治中将昆虫视蛋白基因与趋光性结合起来,可以大大降低防治成本,有选择地诱杀害虫,这将在未来为有效防治害虫提供一定的参考。

## 参 考 文 献

- [1] 刘军和, 赵紫华. 昆虫视觉在寄主寻找及定位过程中的作用[J]. 植物保护学报, 2017, 44(3): 353-362.
- [2] Yau K W, Hardie R C. Phototransduction motifs and variations[J]. Cell, 2009, 139(2): 246-264.
- [3] 彩万志, 庞雄飞, 花保祯, 等. 普通昆虫学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2001, 254-256.
- [4] 段云, 吴仁海, 苗进, 等. 昆虫视蛋白的研究进展[J]. 植物保护, 2020, 46(1): 93-100.
- [5] Helen A M, Whitmore D. Circadian rhythmicity and light sensitivity of the zebrafish brain[J]. The Public Library of Science, 2017, 9(1): e86176- e86176.
- [6] 许再福. 普通昆虫学[M]. 北京: 科学出版社, 2009, 35-36.
- [7] Friedrich M, Wood E J, Wu M. Developmental evolution of the insect retina: insights from standardized numbering of homologous photoreceptors[J]. Journal of Experimental Zoology, Part B, Molecular and Developmental Evolution, 2011, 316(7): 484-499.
- [8] Ogawa Y, Ribi W, Zeil J, *et al.* Regional differences in the preferred e-vector orientation of honeybee ocellar photoreceptors[J]. The Journal of Experimental Biology, 2017, 220: 1701-1708.
- [9] Dyer A G, Arikawa K. A hundred years of color studies in insects: with thanks to Karl von Frisch and the workers he inspired[J]. Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology, 2014, 200(6): 409-410.
- [10] Hempel de Ibarra N, Vorobyev M, Menzel R. Mechanisms, functions and ecology of colour vision in the honeybee[J]. Journal of Comparative Physiology. A, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology, 2014, 200(6): 411-433.
- [11] Andres-Bragado L D, Sprecher S G. Mechanisms of vision in the Fruit fly[J]. Current Opinion in Insect Science, 2019, 36: 25-32.
- [12] Eakin R. Evolution of photoreceptors[J]. Springer US, 1968, 30: 363-370.
- [13] Westfall J A. Visual cells in evolution[J]. American Journal of Ophthalmology, 1982, 93(4): 91-105.
- [14] Kooi C, Stavenga D G, Arikawa K, *et al.* Evolution of insect color vision: from spectral sensitivity to visual ecology[J]. Annual Review of Entomology, 2020, 66: 435-461.
- [15] Fleur L, Claude D. Retinal perception and ecological significance of color vision in insects[J]. Current Opinion in Insect Science, 2017, 24: 75-83.
- [16] Menzel R, Backhaus W. Color vision honey bees: phenomena and physiological mechanisms[M]. Springer Berlin Heidelberg, 1989, 281-291.
- [17] 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]. The Journal of Experimental Biology, 2005, 208: 2347-2361.
- [18] Chen P J, Arikawa K, Yang E C. Diversity of the photoreceptors and spectral opponency in the compound eye of the golden birdwing, *Troides aeacus formosanus*[J]. The Public Library of Science, 2013, 8(4): e62240-e62241.
- [19] Montell C. *Drosophila* visual transduction[J]. Trends in Neurosciences, 2012, 35(6): 356-363.
- [20] Schnaitmann C, Pagni M, Reiff D F. Color vision in insects: insights from *Drosophila*[J]. Journal of Comparative Physiology, 2020, 206(2): 183-198.
- [21] Kelber A. Ovipositing butterflies use a red receptor to see green[J]. Journal of Experimental Biology, 1999, 202(19): 2619-2630.
- [22] Briscoe A D. Functional diversification of lepidopteran opsins following gene duplication[J]. Molecular Biology and Evolution, 2001, 18(12): 2270-2279.
- [23] Poulton E B. The colours of animals: their meaning and use, especially considered in the case of insects[J]. Science, 1890, 16(407): 286-286.
- [24] 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 in *Heliconius* butterflies[J]. Evolution; International Journal of Organic Evolution, 2014, 68: 3410-3420.
- [25] Bernard G D, Remington C L. Color vision in *Lycaena* butterflies: spectral tuning of receptor arrays in relation to behavioral ecology[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1991, 88(7): 2783-2787.
- [26] Huang S C, Tsyr-Huei C, Justin M, *et al.* Spectral sensitivities and color signals in a polymorphic damselfly[J]. The Public Library of Science, 2014, 9(1): e87972-e87972.
- [27] Wernet M F, Mazzoni E O, Çelik A, *et al.* Stochastic spineless expression creates the retinal mosaic for colour vision[J]. Nature, 2006, 440(7081): 174-180.
- [28] Backhaus W. Color opponent coding in the visual system of the honeybee[J]. Vision Research, 1991, 31: 1381-1397.
- [29] Song B M, Lee C H. Toward a mechanistic understanding of color vision in insects[J]. Front Neural Circuits, 2018, 23(12): 1662-5110.
- [30] Gao S, Takemura S, Ting C, *et al.* The neural substrate of spectral preference in *Drosophila*[J]. Neuron, 2008, 60(2): 328-342.
- [31] Eakin R M. Evolution of photoreceptors[J]. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1965, 30: 363-370.
- [32] Passamaneck Y J, Furchheim N, Hejnol A, *et al.* Ciliary photoreceptors in the cerebral eyes of a protostome larva[J]. EvoDevo, 2011, 2: 6.

- [33] Provencio I, Cooper H M, Foster R G. Retinal projections in mice with inherited retinal degeneration: implications for circadian photoentrainment[J]. *Journal of Comparative Neurology*, 1998, 395(4): 417-439.
- [34] Arendt D, Tessmar-Raible K, Snyman H, *et al*. Ciliary photoreceptors with a vertebrate-type opsin in an invertebrate brain[J]. *Science*, 2004, 306(5697): 869-871.
- [35] 王卫杰, 刘新颖, 赵文爱, 等. 视蛋白[J]. *生命的化学*, 2009, 29: 440-443.
- [36] Yuan F, Bernard G, Le J, *et al*. Contrasting modes of evolution of the visual pigments in heliconius butterflies[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2010, 27: 2392-2405.
- [37] Henze M J, Oakley T H. The dynamic evolutionary history of pancrustacean eyes and opsins[J]. *Integrative and Comparative Biology*, 2015, 55(5): 830-842.
- [38] Imai H, Kojima D, Oura T, *et al*. Single amino acid residue as a functional determinant of rod and cone visual pigments[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(6): 2322-2326.
- [39] Kuwayama S, Imai H, Hirano T, *et al*. Conserved proline residue at position 189 in cone visual pigments as a determinant of molecular properties different from rhodopsins[J]. *Biochemistry*, 2002, 41(51): 15245-15252.
- [40] Nakamura A, Kojima D, ImaHi, *et al*. Chimeric nature of pinopsin between rod and cone visual pigments[J]. *Biochemistry*, 1999, 38(45): 14738-14745.
- [41] Takaoki K, Toshiyuki O, Tatsuya H, *et al*. Opsin-G11-mediated signaling pathway for photic entrainment of the chicken pineal circadian clock[J]. *Journal of Neuroscience*, 2002, 22(17): 7321-7325.
- [42] Koyanagi M, Kawano E, Kinugawa Y, *et al*. Bistable UV pigment in the lamprey pineal[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(17): 6687-6691.
- [43] Adriana D, Briscoe L C. The evolution of colour vision in insects[J]. *Annual Review of Entomology*, 2001, 46(1): 471-510.
- [44] Collantes-Alegre J M, Mattenberger F, Barberà M, *et al*. Characterisation, analysis of expression and localisation of the opsin gene repertoire from the perspective of photoperiodism in the aphid *Acyrtosiphon pisum*[J]. *Insect Physiology*, 2018, 104: 48-59.
- [45] Yan S, Zhu J, Zhu W, *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]. *The Public Library of Science One*, 2014, 9(10): 111-683.
- [46] Gartner W, Towner P. Invertebrate visual pigments[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1995, 62: 1-16.
- [47] Vanin S, Bhutani S, Montelli S, *et al*. Unexpected features of *Drosophila circadian* behavioural rhythms under natural conditions[J]. *Nature*, 2012, 484: 371-375.
- [48] Futahashi R. Color vision and color formation in dragonflies[J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2016, 17: 32-39.
- [49] Senthilan P R, Helfrich-Förster C. Rhodopsin 7—the unusual rhodopsin in *Drosophila*[J]. *PeerJ*, 2016, 4: 24-27.
- [50] Papatsenko D, Sheng G, Desplan C, *et al*. A new rhodopsin in R8 photoreceptors of *Drosophila*: evidence for coordinate expression with Rh3 in R7 cells[J]. *Development*, 1997, 124: 1665-1673.
- [51] Kirschfeld K, Feiler R, Franceschini N, *et al*. A photostable pigment within the rhabdomere of fly photoreceptors No. 7[J]. *Journal of Comparative Physiology A. Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology*, 1978, 125: 275-284.
- [52] Chou W, Huber A, Bentre J, *et al*. Patterning of the R7 and R8 cells of *Drosophila*: evidence for induced and default cell-fate specification[J]. *Development*, 1999, 126: 607-610.
- [53] Stark W S, Thomas C F. Microscopy of multiple visual receptor types in *Drosophila*[J]. *Molecular Vision*, 2004, 10: 943-955.
- [54] Dambly-Chaudière C, Leyns L. The determination of sense organs in *Drosophila*: a search for interacting genes[J]. *Developmental Biology*, 1992, 36: 85-91.
- [55] Leyns L, Gómez-Skarmeta J L, Dambly-Chaudière C. Iroquois: a prepatter gene that controls the formation of bristles on the thorax of *Drosophila*[J]. *Mechanisms of Development*, 1996, 59: 63-72.
- [56] Mazzoni E O, Celik A, Wernet M F, *et al*. Iroquois complex genes induce co-expression of rhodopsins in *Drosophila*[J]. *PLoS Biology*, 2008, 22, 6(4): e97.
- [58] Hu X, Leming M T, Whaley M A, *et al*. Rhodopsin coexpression in UV photoreceptors of *Aedes aegypti* and *Anopheles gambiae* mosquitoes[J]. *Experimental Biology and Medicine*, 2014, 217(6): 1003-1008.
- [59] Mollereau B, Domingos P M. Photoreceptor differentiation in *Drosophila*: from immature neurons to functional photoreceptors[J]. *Developmental*

- Dynamics, 2005, 232(3): 585-592.
- [60] Sondhi Y, Ellis E A, Bybee S M, *et al.* Light environment drives evolution of color vision genes in butterflies and moths[J]. Communications Biology, 2021, 4(1): 177.
- [61] Feuda R, Marlétaz F, Bentley M A, *et al.* Conservation, duplication, and divergence of five opsin genes in insect evolution[J]. Genome Biology and Evolution, 2016, 8(3): 579-587.
- [62] Kondrashov F A. Gene duplication as a mechanism of genomic adaptation to a changing environment[J]. Proceedings Biological Sciences, 2012, 279(1749): 5048-5057.
- [63] Misof B, Liu S, Meusemann K, *et al.* Data from: Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution[J]. Alergia, 2014, 58(4): 177-178.
- [64] Qian W, Zhang J. Genomic evidence for adaptation by gene duplication[J]. Genome Research, 2014, 24: 1356-1362.
- [65] Han M V, Demuth J P, McGrath C L, *et al.* Adaptive evolution of young gene duplicates in mammals[J]. Genome Research, 2009, 19: 859-867.
- [66] Jiang N, Bao Z, Zhang X, *et al.* Pack-MULE transposable elements mediate gene evolution in plants[J]. Nature, 2004, 431: 569-573.
- [67] Kaessmann H. Origins, evolution, and phenotypic impact of new genes[J]. Genome Research, 2010, 20: 1313-1326.
- [68] Kaessmann H, Vinckenbosch N, Long M. RNA-based gene duplication: mechanistic and evolutionary insights[J]. Nature Reviews Genetics, 2009, 10: 19-31.
- [69] 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.
- [70] Wang B, Xiao J H, Bian S N, *et al.* Evolution and expression plasticity of opsin genes in a fg pollinator, *Ceratosolen solmsi*[J]. Physiology & Behavior, 2013, 8: 53-907.
- [71] Futahashi R, Kawahara-Miki R, Kinoshita M, *et al.* Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragonflies[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2015, 112: 1247-1256.
- [72] Lord N P, Plimpton R L, Sharkey C R, *et al.* A cure for the blues: opsin duplication and subfunctionalization for short-wavelengthsensitivity in jewel beetles (Coleoptera: Buprestidae)[J]. BMC Evolutionary Biology, 2016, 16: 107.
- [73] Xu P, Feuda R, Lu B, *et al.* Functional opsin retrogene in nocturnal moth[J]. Mobile DNA, 2016, 7: 1-18.
- [74] Suvorov A, Jensen N O, Sharkey C R, *et al.* Opsins have evolved under the permanent heterozygote model: insights from phylotranscriptomics of Odonata[J]. Molecular Ecology, 2017, 26: 1306-1322.
- [75] 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]. Scientific Reports, 2017, 7: 8.
- [76] Briscoe A D. Intron splice sites of *Papilio glaucus* PglRh3 corroborate insectopsin phylogeny[J]. Gene, 1999, 230: 101-109.
- [77] Bernard G D, Stavenga D G. Spectral sensitivities of retinal cells measured in intact living flies by an optical method[J]. Comparative Biochemistry and Physiology. Part A, Physiology, 1979, 134: 95-107.
- [78] Salcedo E, Huber A, Henrich S, *et al.* Blue and green-absorbing visual pigments of *Drosophila*: ectopic expression and physiological characterization of the R8 photoreceptor cell-specific Rh5 and Rh6 rhodopsins[J]. Neurosci, 1999, 19: 10716-10726.
- [79] Jackowska M, Bao R, Liu Z, *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 four beetle *Tribolium castaneum*[J]. Frontiers in Zoology, 2007, 4(1): 1-11.
- [80] Arikawa K. The eyes and vision of butterflies[J]. Journal of Physiology, 2017, 595(16): 5457-5464.
- [81] Frentiu F D, Bernard G D, Cuevas C I, *et al.* Adaptive evolution of color vision as seen through the eyes of butterflies[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(S1): 8634-8640.
- [82] 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.
- [83] Owens G L, Rennison D J. Evolutionary ecology of opsin gene sequence, expression and repertoire[J]. Molecular Ecology, 2017, 26(5): 1207-1210.
- [84] Solomon S G, Lennie P. The machinery of colour vision[J]. Nature Reviews Neuroscience, 2007, 8(4): 276-286.
- [85] Neitz J, Neitz M. The genetics of normal and defective color vision[J]. Vision Research, 2011, 51: 633-651.
- [86] Yokoyama S, Shi Y. Genetics and evolution of ultraviolet vision in vertebrates[J]. FEBS Letters, 2000, 486: 167-172.
- [87] Moore H A, Whitmore D. Circadian rhythmicity and light sensitivity of the zebrafish brain[J]. Physiology & Behavior, 2014, 65(3): 465-472.

- [88] Cutler D, Bennett R, Stevenson R, *et al.* Feeding behavior in the nocturnal moth *Manduca sexta* is mediated mainly by blue receptors, but where are they located in the retina?[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 1995, 198(9): 1909-1917.
- [89] Hu X, Leming M T, Whaley M A, *et al.* Rhodopsin coexpression in UV photoreceptors of *Aedes aegypti* and *Anopheles gambiae* mosquitoes[J]. *The Journal of Experimental Biology*, 2014, 217(6): 1003-1008.
- [90] Helfrich-Förster C, Winter C, Hofbauer A, *et al.* The circadian clock of fruit flies is blind after elimination of all known photoreceptors[J]. *Neuron*, 2001, 30: 249-261.
- [91] Allada R, Chung B Y. Circadian organization of behavior and physiology in *Drosophila*[J]. *Annual Review of Physiology*, 2010, 72: 605-624.
- [92] Tamaki S, Takemoto S, Uryu O, *et al.* Tomioka opsins are involved in nymphal photoperiodic responses in the cricket *Modicogryllus siamensis* Physiol[J]. *Physiological Entomology*, 2013, 38: 163-172.
- [93] Froy O, Gotter A, L Casselman A, *et al.* Illuminating the circadian clock in monarch butterfly migration[J]. *Science*, 2003, 300: 1303-1305.
- [94] Dixon A. Structure of aphid populations[J]. *Annual Review of Entomology*, 2003, 30(1): 155-174.
- [95] Moran N. The evolution of aphid life cycles[J]. *Annual Review of Entomology*, 1992, 37: 321-348.
- [96] Shen W L, Kwon Y, Adegbola A A, *et al.* Function of rhodopsin in temperature discrimination in *Drosophila*[J]. *Science*, 2011, 331: 1333-1336.
- [97] Liu Y J, Yan S, Shen Z J, *et al.* The expression of three opsin genes and phototactic behavior of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae): evidence for visual function of opsin in phototaxis[J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2018, 96: 27-35.
- [98] 马健皓, 杨现明, 梁革梅. 昆虫的趋光性与杀虫灯的应用[J]. *中国生物防治学报*, 2019, 35(4): 655-656.
- [99] Oh S, Lee C H, Lee S G, *et al.* Lee evaluation of high power light emitting diodes (HPLEDs) as potential attractants for adult *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae)[J]. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 2011, 54: 416-422.
- [100] Gühmann M, Jia H, Randel N, *et al.* Spectral tuning of phototaxis by a go-opsin in the rhabdomeric eyes of platynereis[J]. *Current Biology*, 2015, 25(17): 2265-2271.
- [101] Zhang S, Kong X, Liu F, *et al.* Identification and expression patterns of opsin genes in a forest insect, *Dendrolimus punctatus*[J]. *Insects*, 2020, 11(2): 116.

(责任编辑: 张莹)