

黄曲条跳甲视觉基因的鉴定与表达分析*

王 雪^{1**} 肖 勇² 彭争科² 尹 飞² 王欢欢² 李振宇² 靖湘峰^{1***}

(1. 西北农林科技大学植物保护学院, 杨凌 712100; 2. 广东省农业科学院植物保护研究所, 农业农村部华南果蔬绿色防控重点实验室, 广东省植物保护新技术重点实验室, 广州 510640)

摘 要 【目的】黄曲条跳甲 *Phyllotreta striolata* 作为十字花科蔬菜的重要害虫, 其趋光性行为是防控策略的关键信息之一。本研究旨在通过转录组学、生物信息学分析和分子生物学技术解析黄曲条跳甲视觉基因特征, 为揭示其趋光机制提供理论基础。【方法】通过 cDNA 文库构建和 PacBio 测序对头部转录组进行分析和注释, 使用 BioEdit、ExPASy、TMHMM、AlphaFold 等软件鉴定黄曲条跳甲视蛋白基因, 并进行蛋白结构和功能位点分析, 使用 MEGA 7.0 软件进行序列分析和进化树构建, 最后利用实时荧光定量 PCR 分析 4 个视蛋白基因的时空表达特征及其在黄曲条跳甲雌雄虫中的表达差异。【结果】通过黄曲条跳甲成虫头部转录组测序鉴定到 4 个黄曲条跳甲视蛋白基因, 即长波敏感视蛋白 *PstrOpsin-LW*、紫外光敏感视蛋白 *PstrOpsin-UV1* 和 *PstrOpsin-UV2* 以及和非视觉视蛋白 *Pstr-Pteropsin*, 且均属于 G 蛋白偶联受体的典型结构。其中, *PstrOpsin-LW*、*PstrOpsin-UV1*、*PstrOpsin-UV2* 在黄曲条跳甲成虫期的表达水平均显著高于幼虫期和蛹期 ($P<0.05$), *PstrOpsin-LW* 在成虫期的表达量约为幼虫期的 1 846 倍, 为蛹期表达量的 46 倍; *PstrOpsin-UV1* 在成虫期的表达量约为幼虫期的 80 倍, 为蛹期表达量的 5 倍; *PstrOpsin-UV2* 在成虫期的表达量约为幼虫期的 6 倍, 为蛹期表达量的 3 倍; *Pstr-Pteropsin* 在不同龄期的表达量差异不显著 ($P>0.05$); 这 4 个视觉基因在成虫头部表达量均显著高于成虫头部以外的虫体 ($P<0.05$), 其中 *PstrOpsin-LW* 的差异最大, 在雌成虫头部的表达量约为头部以外虫体的 1 314 倍, 在雄成虫头部的表达量约为头部以外虫体的 2 291 倍, *Pstr-Pteropsin* 的表达差异最小, 在雌成虫头部的表达量约为头部以外虫体的 14 倍, 在雄成虫头部的表达量约为头部以外虫体的 10 倍。且 *PstrOpsin-UV1* 和 *PstrOpsin-UV2* 分别在雌雄成虫头部高表达, *PstrOpsin-UV1* 在雌成虫头部的表达量显著高于雄成虫 ($P<0.05$), 为雄成虫头部表达量的 1.58 倍。 *PstrOpsin-UV2* 在雄成虫头部的表达量显著高于雌成虫 ($P<0.05$), 为雌成虫头部表达量的 1.35 倍。【结论】鉴定到 4 个黄曲条跳甲视蛋白基因并明确了其分子特征, 揭示了黄曲条跳甲视觉基因的时空表达规律, 为研究黄曲条跳甲的趋光机制奠定了基础。

关键词 黄曲条跳甲; 视蛋白; 转录组; 蛋白质结构; 基因表达

Identification and bioinformatic analysis of the *Phyllotreta striolata* visual gene

WANG Xue^{1**} XIAO Yong² PENG Zheng-Ke² YIN Fei² WANG Huan-Huan²
LI Zhen-Yu² JING Xiang-Feng^{1***}

(1. Plant Protection College, Northwest A & F University, Yangling 712100, China; 2. Guangdong Provincial Key Laboratory of High Technology Plant Protection, Key Laboratory of Green Prevention and Control of Fruits and Vegetables in South China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Institute of Plant Protection, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China)

Abstract 【Aim】To identify and conduct a bioinformatic analysis of the visual gene of *Phyllotreta striolata* and thereby provide a basis for further study of phototaxis in this species. 【Methods】The transcriptome was analyzed and annotated by cDNA library construction and PacBio sequencing. BioEdit, ExPASy, TMHMM, AlphaFold, and other software, were then

*资助项目 Supported project: 广州市青年科技人才托举工程项目 (QT2024-020)

**第一作者 First author, E-mail: wangxue_520511@163.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: jxf_zb@nwafu.edu.cn

收稿日期 Received: 2025-03-18; 接受日期 Accepted: 2025-05-14

used to analyze and identify the physicochemical properties of the *P. striolata* opsin genes *PstrOpsin-LW*, *PstrOpsin-UV1*, *PstrOpsin-UV2* and *Pstr-Pteropsin*, and predict their protein structure and functional sites. Sequence analysis and phylogenetic tree construction were performed using MEGA 7.0 software. Finally, real-time fluorescent quantitative PCR was used to analyze the spatio-temporal expression, and expression in each gender, of these 4 opsin genes. **[Results]** Four genes were identified by the transcriptome sequencing, namely long-wave sensitive opsin *PstrOpsin-LW*, ultraviolet light-sensitive opsin *PstrOpsin-UV1* and *PstrOpsin-UV2*, and non-visual opsin *Pstr-Pteropsin*, all of which belonged to the typical structure of G-protein-coupled receptors. The expression levels of *PstrOpsin-LW*, *PstrOpsin-UV1* and *PstrOpsin-UV2* were significantly higher in adults than in pupae and larvae ($P < 0.05$), but there was no significant difference in the expression of *Pstr-Pteropsin* in different instars ($P > 0.05$). The expression of the four genes in the head of adults was significantly higher than in the body ($P < 0.05$), and *PstrOpsin-UV1* and *PstrOpsin-UV2* were highly expressed in the head of male and female adults, respectively. **[Conclusion]** Four retinopsin genes were identified and their molecular characteristics were clarified. Differences in the expression of these genes during growth and development were revealed, which is useful information for the prevention and control of *P. striolata*.

Key words *Phyllotreta striolata*; opsin; transcriptome; protein structure; gene expression

视觉是昆虫感知外界信息的主要感觉之一，在昆虫寄主定位、求偶、交配以及躲避天敌等生命活动中具有重要作用（Guignard *et al.*, 2022）。不同昆虫在视觉器官的进化上往往存在显著差异，其中最为典型的视觉器官是复眼和单眼（文超等，2019）。复眼是昆虫最主要的视觉器官。绝大多数完全变态昆虫在胚胎期及幼虫期使用单眼，在幼虫后期及蛹期才逐渐发育产生复眼，而不完全变态昆虫的复眼在胚胎期及幼虫期已开始发育。此外，不同昆虫类群以及昆虫不同发育阶段所处的生境也会影响昆虫复眼的发育（Wen *et al.*, 2022）。

昆虫复眼的结构单元为小眼，不同昆虫复眼的小眼数量差异较大，其数量最多可达 30 000 多个，如蜻蜓（Kaya *et al.*, 2016），最少可达 50 多个，如蚊虫（李娜娜，2010）。每个小眼中又包含 8-9 个具有不同光谱敏感性的感光细胞，即光感受器（蒋月丽等，2016）。感光细胞中含有对光敏感的视觉色素（R-opsins，光色素），由视蛋白和光敏性视网膜色素生色团（通常为 11-顺式-视黄醛，也有许多昆虫使用 11-顺式-3-羟基视黄醛）结合形成（McCulloch *et al.*, 2022）。光色素也常称为视紫红质（Kumar *et al.*, 1995）。视蛋白（Opsin）是昆虫中广泛存在的一类重要感光蛋白，属于 G 蛋白偶联膜受体（G protein-coupled receptors, GPCRs）超家族，具有保守的结构，含有 7 个跨膜结构域。大多数视

蛋白基因都在光感受器中表达，但也有视蛋白基因在其它组织中表达（Hironaka *et al.*, 2017）。通常，视蛋白第七跨膜螺旋中的一个赖氨酸作为生色团的附着位点，使具有特定氨基酸序列的视蛋白能够与生色团的特定维生素 A 衍生物以 Schiff 碱的共价形式结合而获得光敏性（Porter *et al.*, 2012; Feuda *et al.*, 2016）。当光感受器接收到外界发出的特定波长的光，动物体内静息状态时的 11-顺式-视黄醛转变为稳定的全反式视黄醛与视网膜特定细胞中的视蛋白结合成视觉色素，视蛋白构象发生变化，将光信号转化为生物电位信号，最终到达中枢神经引起视觉反应（Koyanagi and Terakita, 2014; 曾小静等, 2023）。视蛋白的氨基酸序列与发色团的特定维生素 A 衍生物的相互作用，决定了视觉色素具有从紫外（UV）到可见光区域内光谱的峰值灵敏度，但目前的研究并不能明确精确的视觉颜色编码机制（Briscoe *et al.*, 2001）。绝大多数动物视觉色素使用的发色团形式相同，因此光敏感性的变化主要取决于视蛋白序列的变化（Palecanda *et al.*, 2022），碱基的丢失和重复塑造了昆虫视觉系统的分子多样性，缩小了可识别的波长范围，为波长特异性行为和色觉提供了分子基础（Pichaud *et al.*, 1999; Jackowska *et al.*, 2007; Henze and Oakley, 2015）。

根据是否直接参与视觉成像，可将视蛋白分为视觉视蛋白（Visual opsins）和非视觉视蛋白

(Non visual opsins) 两大类。视觉视蛋白在昆虫视觉成像发挥着重要作用, 非视觉视蛋白主要负责非图像形成的功能调节, 如生物节律和光周期等方面 (唐艳红等, 2023)。视觉视蛋白根据感光范围又可分为 3 类: 短光波视蛋白 (Short wavelength sensitive opsin, SWS opsin) 或紫外光敏感视蛋白 (Ultraviolet sensitive opsin, UVS opsin), 光谱吸收范围一般在 300-400 nm; 中长波视蛋白 (Middle wavelength sensitive opsin, MWS opsin) 或蓝光敏感视蛋白 (Blue sensitive opsin, BL opsin), 范围一般在 400-500 nm; 长光波视蛋白 (Long wavelength sensitive opsin, LWS opsin), 范围一般在 500-600 nm (Lebhardt and Desplan, 2017; Liénard *et al.*, 2022)。不同昆虫感受到的光谱范围和敏感波峰具有显著差异。例如, 烟草甲虫 *Lasioderma serricorne* 和药材甲虫 *Stegobium paniceum* 这两种鞘翅目昆虫可以被紫外灯吸引 (Hironaka *et al.*, 2017)。橘小实蝇 *Bactrocera dorsali* 对光波为 520 和 540 nm 绿光的趋光性最强 (郭峰, 2020)。此外, 性别等生理因素也会影响昆虫的趋光行为。例如, 黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 雌成虫对 360 nm 紫光以及 440 nm 蓝光有较高的趋光率, 而雄成虫则对 524 nm 的绿光有极强的趋光性 (刘倩等, 2019)。草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 雌虫对绿光区 510、520 和 550 nm 的趋性较高, 而雄虫对绿光区 520 nm 和紫光区 420 nm 的趋性较高 (刘思敏等, 2023)。

黄曲条跳甲 *Phyllotreta striolata* 属鞘翅目昆虫, 是为害十字花科蔬菜作物的一种重要害虫 (Feeny *et al.*, 1970)。该虫繁殖能力强, 世代重叠严重, 破坏性极大 (李振宇等, 2020)。成虫善于跳跃, 喜欢啃食植物的叶片和嫩梢, 导致叶片受损严重, 幼虫则潜藏土壤深处, 自苗期起便对植株根部危害严重, 导致缺苗断垄、根系腐烂变黑, 严重时可致植株死亡, 对蔬菜产量影响巨大 (肖勇等, 2023)。成虫极强的活动能力以及幼虫生活的隐蔽性常容易出现地下幼虫和地上成虫协同危害植株的情况, 导致“地上防不住, 地下杀不尽”, 给防治工作带来了极大挑战, 传统的化学防治亟需寻求高效的生态友好型防控策略。

基于昆虫视觉的行为调控技术已在害虫监测预警及绿色防控中广泛应用, 在科学防控害虫、减少化学农药使用和保障国家粮食安全及生态安全中发挥了重要作用 (桑文等, 2019; 杨现明等, 2020)。研究表明, 利用黄色粘虫板或诱虫灯可对黄曲条跳甲进行种群动态监测和诱杀防治 (王桂英等, 2018; 李慎磊等, 2019), 但同时也会吸引、误杀蜜蜂和草蛉等有益昆虫。为进一步提高黄曲条跳甲诱捕效率, 减少对天敌和传粉昆虫的伤害, 降低化学农药的使用量, 本研究通过成虫头部转录组测序鉴定黄曲条跳甲的视蛋白基因, 并分析其分子结构特征, 进一步通过荧光实时定量法明确其时空表达特征, 研究结果可为进一步合理应用视觉诱控技术对黄曲条跳甲进行监测和防治奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

供试虫源: 试验所用黄曲条跳甲成虫采集于广东省农业科学院大丰实验基地菜心田, 用甘蓝饲养于实验室养虫室, 温度为 (27±1) °C, 光周期 14 L : 10 D, 相对湿度 70%-80%。

1.2 方法

1.2.1 头部 RNA 提取 取黄曲条跳甲成虫头部共 200 头。采用 Trizol 法提取总 RNA。具体操作如下: 取适量研磨珠放入研钵, 加入无水乙醇燃烧后晾至常温。将样品置于冰上, 加入 1 mL Trizol 和研磨珠, 研磨仪 60 Hz, 120 s。4 °C, 12 000 r/min, 离心 2 min。转移上清液至 1.5 mL 离心管中, 加 200 μL 氯仿, 震荡 60 s, 冰上静置 5 min, 4 °C, 12 000 r/min 离心 15 min, 转移上清液, 加 500 μL 异丙醇, 震荡 60 s, 冰上静置 25 min, 4 °C 12 000 r/min 离心 10 min, 弃上清, 保留白色沉淀。75%酒精抽洗沉淀, 4 °C, 12 000 r/min 离心 10 min。弃上清, 干燥沉淀, 无酶 H₂O 溶解沉淀。质量检测, -80 °C 保存。

1.2.2 cDNA 文库构建和 PacBio 测序 将质量检测合格的 RNA 样品进行文库构建和测序分析, 流程如下: (1) Oligo (dT) 富集含有 polyA

的 mRNA; 使用 SMARTer PCR cDNA Synthesis Kit 将 mRNA 反转录为 cDNA; PCR 扩增富集成成的 cDNA, 通过循环优化确定 PCR 的最佳条件。(2) 取部分 cDNA 利用 BluePippin 进行片段筛选, 富集大于 4 kb 片段, 并将筛选片段进行大规模 PCR, 以获得足够的 cDNA 总量。(3) 将全长 cDNA 进行损伤修复、末端修复、连接 SMRT 哑铃型接头, 构建不筛选片段大于 4 kb 片段等摩尔混合文库。(4) 核酸外切酶消化, 去除 cDNA 两端未连接接头的序列; 最后结合引物、绑定 DNA 聚合酶, 形成完整的 SMRT bell 文库, 并运用 PacBio Sequel 平台进行测序。

1.2.3 全长转录本分析和注释

(1) 采用软件 SMRTlink v5.1 对原始数据进行去接头和低质量 Reads (参数: minLength=200, minReadScore=0.65), 得到 Subreads 序列。

(2) 对 Subreads 序列进行自我纠错形成 CCS (参数: minPasses=2, minPr-edictedAccuracy=0.8), 获得高质量转录本一致性序列。其中含有 5' primer, 3' primer 和 PolyA 尾的非嵌合一致性序列, 称为全长非嵌合序列 (Full-length non-contatemer, FLNC)。

(3) 使用 ICE 算法将同一转录本的 FLNC 序列进行聚类, 得到 Consensus 序列, 并采用非全长的序列对得到的 Consensus 序列进行校正, 最后对借助二代 Illumina 测序数据对获得的 Polished consensus 序列进行进一步矫正。

(4) 针对全长转录组序列, 使用 BLASTX 比对 (BLAST+ 2.7.1, $E\text{-value} \leq 1 \times 10^{-5}$) 非冗余蛋白质库 (Non-redundant protein database, NR)、基因本体 (Gene ontology, GO)、京都基因和基因组百科全书 (Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG) 等数据库, 进行基因功能注释和分类。

1.2.4 视蛋白基因鉴定及分析 以 NCBI 数据库中鞘翅目昆虫视觉相关基因序列作为 “Query”, 用 BioEdit 7.0.9.0 软件进行本地 Blast 来鉴定黄曲条跳甲头部转录组中与之序列相似性最高的序列。利用 ExPASy 在线软件 Compute pI/Mw tool (https://web.expasy.org/comput-e_pi/) 预测黄曲条跳甲视蛋白基因蛋白

序列的等电点和分子量大小。利用在线软件 TMHMM Serverv.2.0 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/TMHMM/>) 分析 4 个黄曲条跳甲视蛋白的跨膜结构。利用在线软件 SignalP-5.0 Server (<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP/>) 预测黄曲条跳甲视蛋白的信号肽。通过在线软件 Motif Scan (https://myhits.isb-sib.ch/cgi-bin/motif_scan) 分析氨基酸序列功能位点。通过在线软件 SOPMA (https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html) 预测黄曲条跳甲视蛋白序列的二级结构。利用开源的 AlphaFold 3 对 4 个视蛋白进行从头建模 (Jumper *et al.*, 2021), 选择局部距离差异测试 (Local distance difference test, LDDT) 打分最好的模型上传到 SAVES 6 (<https://saves.mbi.ucla.edu/>) 进行模型验证, 并根据拉试图验证蛋白结构的预测是否合理。

1.2.5 序列分析和系统进化分析 系统发育树的构建使用 MEGA7.0 软件, 参数设置为: 邻位连接法 Neighbor joining (NJ), 检验方法选择 Bootstrap method, 重复抽样次数选择大于 1 000。本研究中共选取 27 种昆虫的视蛋白氨基酸序列构建系统进化树。

1.2.6 视蛋白基因的时空表达分析 使用 qTOWER3 Real-time PCR 系统 (德国耶拿) 进行实时荧光定量 PCR (RT-qPCR) 检测, 分析黄曲条跳甲视蛋白基因的组织表达特征。引物由 Beacon Designer7 软件设计 (表 1), 反应程序: 95 °C 预变性 4 min; 95 °C 变性 30 s; 60 °C 退火 30 s, 38 个循环。以 $\beta\text{-actin}$ 和 $GAPDH$ 基因作为内参基因计算各样本的相对表达量, 通过比较 CT 值进行数据分析。

通过每千碱基每百万映射读取数 (Reads per kilobase per million mapped reads, RPKM) 值来衡量视蛋白基因在黄曲条跳甲不同发育时期的表达水平, 其计算公式为:

$$RPKM = \frac{10^6 \times R}{NL / 10^3}$$

公式中 R 为唯一比对到某个基因的 Reads 数, N 为唯一比对到基因的总 Reads 数, L 为此基因的长度。

表 1 实时荧光定量 PCR 所用引物
Table 1 Primers for in real-time fluorescence quantitative PCR

基因名称 Gene name	正向引物 (5'-3') Forward primer (5'-3')	反向引物 (5'-3') Reverse primer (5'-3')
<i>actin</i>	TGTCCCACACTGTACCCATC	CGTGGCCATTTCTGTTC
<i>PstrOpsin-LW</i>	CTATGTCAGTCGGTTGGA	TAGGAGTAGATAATGGTGAAGAG
<i>PstrOpsin-UV1</i>	CTCTACAACACCTACCATCA	AGCGATACAAGCGTTAGT
<i>PstrOpsin-UV2</i>	ACTATTCGTGTGGCTGTATA	GAAGGTTAGTGTGAGGTAATC
<i>Pstr-Pteropsin</i>	GTGCTGTTAATGATAGTGTCTT	CTGCTGGTGATATAGTGGA

1.3 数据分析

采用 Excel 2021 和 SPSS 26.0 软件对试验数据进行统计分析, 针对黄曲条跳甲不同发育期 (幼虫、蛹、成虫) 的视蛋白基因表达量, 采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行组间显著性检验。若 ANOVA 结果显著 ($P<0.05$), 则进一步采用 Duncan 氏新复极差法 (Duncan’s multiple range test, DMRT) 进行多重比较 (显著性水平 $\alpha=0.05$)。黄曲条跳甲视蛋白基因不同组织和不同性别的表达量采用双因素方差分析 (Two-way ANOVA) 进行差异显著性检验, 进一步采用邦费罗尼校正法 (Bonferroni’s multiple comparisons test) 进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 黄曲条跳甲转录组测序与数据组装

基于黄曲条跳甲头部转录组测序结果, 共获得有效插入片段 (Subreads) 24 364 486 条,

Subreads 的平均长度为 1 394 bp, N50 为 1 433 bp, 通过插入片段的识别, 统计 Subreads 子序列得到的环形一致性序列 (Circular consensus sequencing, CCS) 共 446 507 条, 平均长度为 1 496 bp, N50 为 1 499 bp, 进一步筛选出全长非嵌合序列共 343 984 个, 平均长度为 1 290 bp, N50 为 1 363 bp, 最后对 FLNC 序列进行聚类得到共有序列 (Consensus) 共 32 138 条, 矫正及去冗余后得到最终转录本 (Transcripts) 14 447 条, 编码序列 (Coding sequence, CDS) 序列共 11 996 条, 平均长度 611 bp, N50 为 786 bp (表 2)。

2.2 黄曲条跳甲 Unigene 的功能注释

通过 BLASTX 将转录本数据比对到 NR、注释的蛋白质序列数据库 (Swiss-Prot)、蛋白质直系同源簇数据库 (Clusters of orthologous groups, COG)、GO 和 KEGG 五大数据库进行基因功能注释, 最终获得有注释信息的转录本分别为 NR 数据库注释 9 175 条 (63.51%), GO 数据库注释 9 678 条 (66.99%), COG 注释 8 708 条 (60.28%),

表 2 黄曲条跳甲基因数据库信息统计
Table 2 Statistics of unigene information of *Phyllotreta striolata*

序列 Sequences	条数 Number	平均长度 (bp) Average subreads length (bp)	N50 (bp)	N90 (bp)	最大长度 (bp) Max subreads length (bp)
有效插入片段 Subreads	24 364 486	1 394	1 433	932	223 871
环形一致性序列 Circular consensus sequencing	446 507	1 496	1 499	996	48 327
全长非嵌合序列 Full-length non-contatemer	343 984	1 290	1 363	876	42 384
共有序列 Consensus	32 138	1 174	1 277	758	5 169
编码序列 Coding sequence	11 996	611	786	330	3 174

KEGG 注释 5 790 条 (40.08%), Swiss-Prot 数据库注释 7 650 条 (52.95%), 在五大数据库均被注释到的有 4 373 条 (30.27%) (图 1)。结果显示, 黄曲条跳甲 Unigene 在 NR 数据库物种分布中与节肢动物门物种相似度最高 (98.60%), 其中, 马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 和光肩星天牛 *Anoplophora glabripennis* 的相似序列占比最高, 分别有 3 683 个转录本 (40.14%)

和 3 379 个转录本 (36.83%), 其次为赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* (487 个, 5.31%)、小蜂窝甲虫 *Aethina tumida* (457 个, 4.98%) 和中欧山松大小蠹 *Dendroctonus ponderosae* (208 个, 2.27%) (图 2)。

2.3 转录组基因 GO 功能分类

经 GO 数据库共比对到 9 678 个转录本, 根

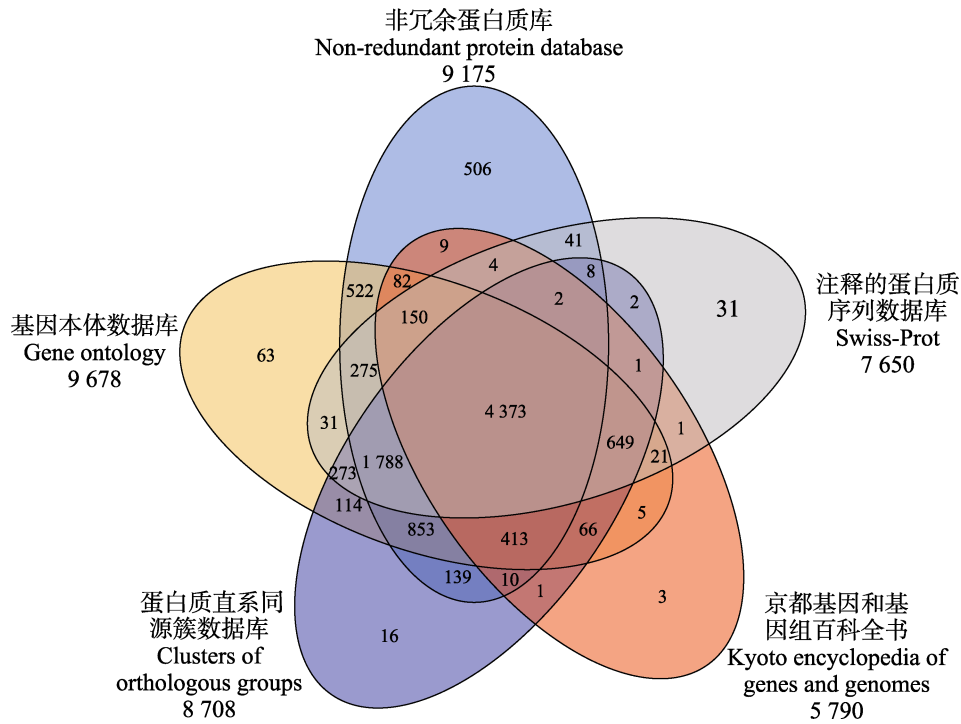


图 1 黄曲条跳甲基因数据库功能注释信息韦恩图

Fig. 1 Venn graph of unigene functional annotation information in *Phyllotreta striolata*

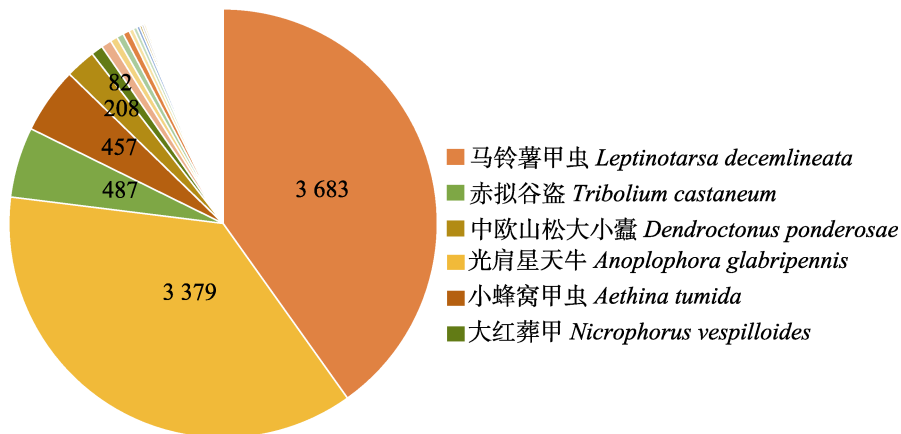


图 2 黄曲条跳甲基因数据库的非冗余蛋白质库物种分布

Fig. 2 Species distribution in the non-redundant protein database of *Phyllotreta striolata* unigene

据分析结果显示, 参与生物学进程 (Biological process) 的转录本为 9 079 个, 共包含 23 个亚类, 其中参与细胞进程 (Cellular process) 和生物调控 (Biological regulation) 的转录本最多 (75.25% 和 53.89%); 其次是代谢过程 (Metabolic process)、多细胞生物过程 (Multicellular organismal process) 和发展过程 (Development process) 分别占 46.88%、42.49% 和 36.67%。参与细胞组分 (Cellular component) 相关的转录本有 8 086 个, 共 18 类, 其中参与细胞组分 (Cell part) 和细胞器 (Organelle) 相关的转录本最多 (分别占 77.75%、56.97%)。与分子功能 (Molecular function) 相关的转录本有 7 533 个, 共 12 类, 其中与结合 (Binding) 相关的转录本占比最多 (45.01%), 分子功能中具有催化活性 (Catalytic activity) 功能的转录本占 35.23% (图 3)。

2.4 视蛋白基因鉴定和分析

通过本地数据库搜索和 NCBI 比对分析, 黄曲条跳甲头部转录组共鉴定到 4 个视蛋白基因,

均具有完整开放阅读框, 氨基酸长度分别为 375、375、380 和 392 aa (表 3), 编码的氨基酸序列的等电点分别为 8.55、8.47、9.09 和 9.00, 分子量分别为 41 634.9、41 786.93、43 493.78 和 44 064.86 kD (表 4), 转录组结果分析显示, 黄曲条跳甲视蛋白基因 *PstrOpsin-LW* 的表达量最高 (RPKM: 2 162.57), *PstrOpsin-UV1* (RPKM: 487.14) 和 *PstrOpsin-UV2* (RPKM: 80.99) 视蛋白基因的表达量低于 *PstrOpsin-LW*, *Pstr-Pteropsin* 的表达量最低 (RPKM: 29.87) (表 3)。

系统进化分析结果显示, 昆虫视蛋白主要分为长波敏感视蛋白、紫外光敏感视蛋白、蓝光敏感视蛋白、非视觉视蛋白和 RH3 视蛋白 (图 4)。其中, 黄曲条跳甲头部转录组分别含有 1 个长波敏感视蛋白、2 个紫外光敏感视蛋白化和 1 个非视觉视蛋白 Pteropsin, 分别命名为 *PstrOpsin-LW*、*PstrOpsin-UV1*、*PstrOpsin-UV2* 和 *Pstr-Pteropsin*。这 4 个视觉基因与昆虫纲其他物种均存在一定的亲缘关系, 其中黄曲条跳甲的视觉蛋白 *PstrOpsin-UV1* 与二星瓢虫 *Adalia bipunctata*

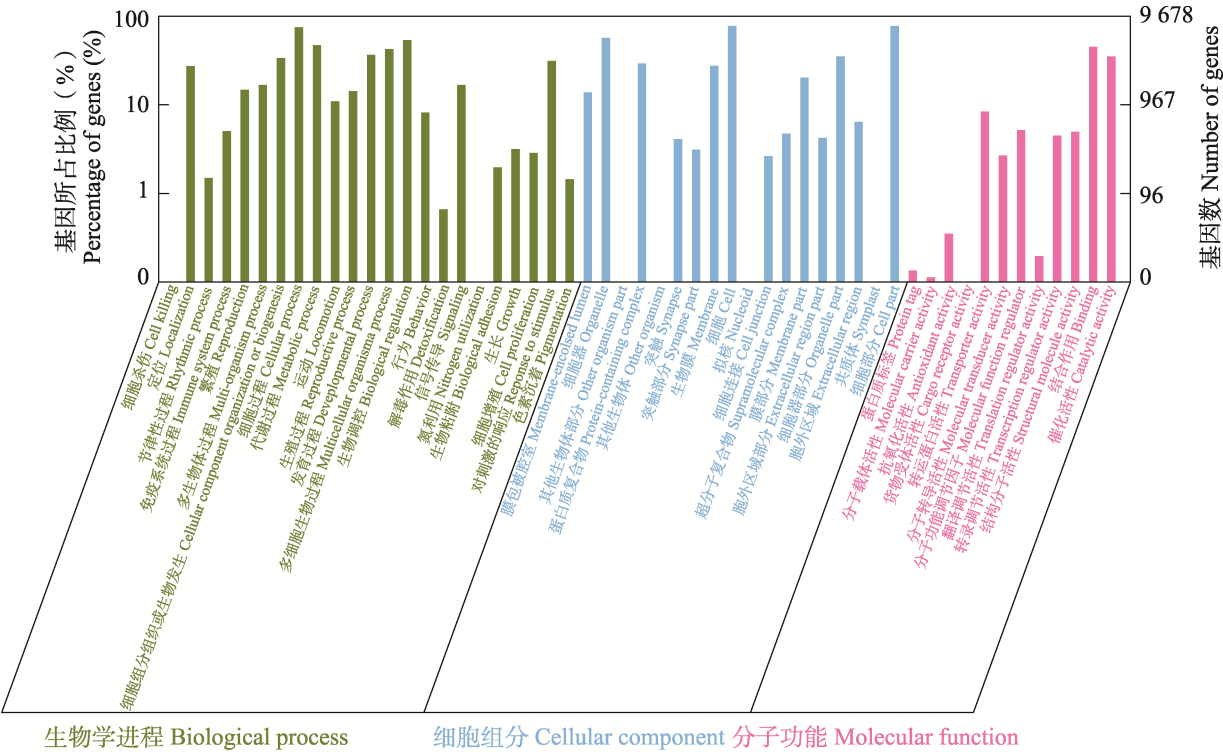


图 3 黄曲条跳甲基因数据库的 GO 功能分类
Fig. 3 GO function classification of unigene in *Phyllotreta striolata*

表 3 黄曲条跳甲视蛋白基因的鉴定
Table 3 Identification of the opsin gene in *Phyllotreta striolata*

基因 Gene	开放阅读框长度 (氨基酸) Open reading frame length (amino acid)	每千碱基每百万 映射读取数 Reads per kilobase per million mapped reads	非冗余蛋白质库匹配度 最高的序列 Non-redundant protein database top hit description	E 值 E-value	相似度百分比 (%) Percent identity (%)	登录号 Accession no.
<i>PstrOpsin-LW</i>	375	2 162.57	Rhodopsin-like [<i>Diabrotica virgifera</i>]	6×10^{-146}	91.20	XP_028 150 648.1
<i>PstrOpsin-UV1</i>	375	487.14	Ultraviolet sensitive opsin 1 [<i>Trirhabda eriodictyonis</i>]	8×10^{-169}	73.57	APY20 636.1
<i>PstrOpsin-UV2</i>	380	80.99	Ultraviolet sensitive opsin [<i>D. virgifera</i>]	0	69.15	XM_028 284 265.1
<i>Pstr-Pteropsin</i>	392	29.87	Pinopsin-like [<i>Diorhabda carinulata</i>]	8×10^{-147}	62.74	XP_057 661 883.1

Tree scale: 0.1

视蛋白 Opsins

长波敏感视蛋白 Long wavelength sensitive opsin

紫外光敏感视蛋白 Ultraviolet sensitive opsin

蓝光敏感视蛋白 Blue sensitive opsin

RH3视蛋白 Opsin-RH3

非视觉视蛋白 Pteropsin

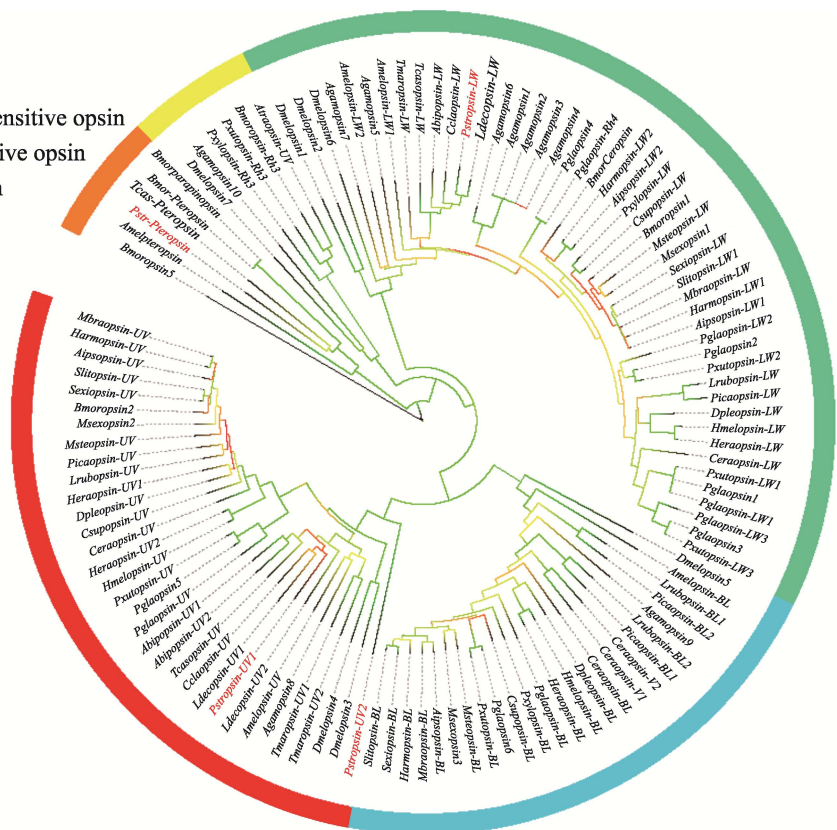


图 4 黄曲条跳甲视觉基因系统进化树

Fig. 4 Phylogenetic tree of the visual gene system in *Phyllotreta striolata*

Mbra: 甘蓝夜蛾; Harm: 棉铃虫; Aips: 小地老虎; Slit: 斜纹夜蛾; Sexi: 甜菜夜蛾; Bmor: 家蚕; Msex: 烟草天蛾; Mste: 小豆长喙天蛾; Pica: 伊眼灰蝶; Lrub: 蝴蝶; Hera: 艺神袖蝶; Dple: 黑脉金斑蝶; Csup: 二化螟; Cera: 斑缘豆粉蝶; Hmel: 红带袖蝶; Pxut: 柑桔凤蝶; Pgla: 东方虎凤蝶; Abip: 二星瓢虫; Tcas: 赤拟谷盗; Ccla: 红鞘扁谷盗; Ldec: 马铃薯甲虫; Pstr: 黄曲条跳甲; Amel: 西方蜜蜂; Agam: 冈比亚按蚊; Tmar: 大理石潜水甲虫; Dmel: 黑腹果蝇; Pxyl: 小菜蛾。

Mbra: *Mamestra brassicae*; Harm: *Helicoverpa armigera*; Aips: *Agrotis ipsilon*; Slit: *Spodoptera litura*; Sexi: *Spodoptera exigua*; Bmor: *Bombyx mori*; Msex: *Manduca sexta*; Mste: *Macroglossum stellatarum*; Pica: *Polyommatus icarus*; Lrub: *Lycaena rubidus*; Hera: *Heliconius erato*; Dple: *Danaus plexippus*; Csup: *Chilo suppressalis*; Cera: *Colias erate*; Hmel: *Heliconius melpomene*; Pxut: *Papilio xuthus*; Pgla: *Papilio glaucus*; Abip: *Adalia bipunctata*; Tcas: *Tribolium castaneum*; Ccla: *Cucujus clavipes*; Ldec: *Leptinotarsa decemlineata*; Pstr: *Phyllotreta striolata*; Amel: *Apis mellifera*; Agam: *Anopheles gambiae*; Tmar: *Thermonectus marmoratus*; Dmel: *Drosophila melanogaster*; Pxyl: *Plutella xylostella*.

的 *Abipopsin-UV1* 和赤拟谷盗 *Tcasopsin-UV* 等聚类在紫外光敏感视蛋白分类的一个分支上, 具有较近的亲缘关系; *PstrOpsin-UV2* 虽属于紫外光敏感视蛋白, 但是与其他物种的亲缘关系较远, 单独分化为一支; *PstrOpsin-LW* 与马铃薯甲虫 *Ldecopsin-LW* 和红鞘扁谷盗 *Cucujus clavipes* 的 *Cclaopsin-LW* 等聚类在长波敏感视蛋白分类的一个分支上, 具有较近的亲缘关系; 非视觉视蛋白 *Pstr-Pteropsin* 与家蚕 *Bmorparapinopsin*、*Bmor-Pteropsin* 及赤拟谷盗 *Tcas-Pteropsin* 等聚在非视觉视蛋白 *Pteropsin* 的分支上, 表明其具有较近的亲缘关系。

2.5 视蛋白结构及功能位点预测

黄曲条跳甲视蛋白二级结构的预测结果显

示 *PstrOpsin-LW*、*PstrOpsin-UV1*、*PstrOpsin-UV2* 和 *Pstr-Pteropsin* 这 4 个视觉蛋白中的 α -螺旋分别占氨基酸序列的 42.67%、44.62%、43.42%和 41.69%, 延伸链分别占氨基酸序列的 19.73%、19.62%、17.63%和 15.60%, β -转角分别占氨基酸序列的 2.93%、3.49%、3.16%和 2.05%, 无规则卷曲分别占氨基酸序列的 34.67%、32.26%、35.79%和 40.66%, 可见 α -螺旋和无规则卷曲是黄曲条跳甲视蛋白二级结构的主要构成原件。跨膜螺旋结构预测显示, 4 个视蛋白基因均具有 7 个跨膜螺旋区域, 是 G 蛋白偶联受体的典型结构。同时, 信号肽预测结果显示 4 个视蛋白基因均不存在信号肽, 表明其不是分泌蛋白 (表 4)。

表 4 黄曲条跳甲视蛋白编码氨基酸序列特征及二级结构预测分析
Table 4 Amino acid sequence characteristics and secondary structure prediction of opsin in *Phyllotreta striolata*

蛋白质 Protein	等电点 Isoelectric point	分子量 (kD) Molecular weight (kD)	跨膜区 TMD number	信号肽 Signal peptide	蛋白二级结构 Protein secondary structure			
					α -螺旋 (%) Alpha helix (%)	延伸链 (%) Extended strand (%)	β -转角 (%) Beta turn (%)	无规则卷曲 (%) Random coil (%)
PstrOpsin-LW	8.55	41 634.90	7	否 No	42.67	19.73	2.93	34.67
PstrOpsin-UV1	8.47	41 786.93	7	否 No	44.62	19.62	3.49	32.26
PstrOpsin-UV2	9.09	43 493.78	7	否 No	43.42	17.63	3.16	35.79
Pstr-Pteropsin	9.00	44 064.86	7	否 No	41.69	15.60	2.05	40.66

在视蛋白二级结构的基础上, 采用 AlphaFold 3 (<https://golgi.sandbox.google.com/>) 对 4 个视觉蛋白进行三维结构模型预测, 结果显示 pTM 值得分均高于 0.5, 表明预测的复合物整体折叠结构真实度较高, 其结构均由 α -螺旋、延伸链、 β -转角、无规则卷曲互相盘绕而成, 结构的多样性也反映了视觉蛋白功能的多样性 (图 5)。

对 4 个黄曲条跳甲视蛋白的功能位点进行预测, 结果显示, 黄曲条跳甲 *PstrOpsin-LW* 包含 1 个 G 蛋白耦合受体家族标签、1 个视网膜结合位点、3 个 N-糖基化位点、4 个酪蛋白激酶 II 磷酸化位点、5 个 N-酰基化位点、3 个蛋白激酶 C 磷酸化位点; *Pstr-Pteropsin* 包含 1 个 G 蛋白耦

合受体家族标签、5 个 N-糖基化位点、1 个 cAMP 和 cGMP 依赖的蛋白激酶磷酸化位点、5 个酪蛋白激酶 II 磷酸化位点、4 个 N-酰基化位点、5 个蛋白激酶 C 磷酸化位点; *PstrOpsin-UV1* 包含 1 个 G 蛋白耦合受体家族标签、1 个视网膜结合位点、1 个 N-糖基化位点、1 个酪蛋白激酶 II 磷酸化位点、3 个 N-酰基化位点、3 个蛋白激酶 C 磷酸化位点; *PstrOpsin-UV2* 包含 1 个视网膜结合位点、1 个 N-糖基化位点、4 个酪蛋白激酶 II 磷酸化位点、3 个 N-酰基化位点、8 个蛋白激酶 C 磷酸化位点、1 个信号肽酶丝氨酸活性位点。

2.6 视蛋白基因的时空表达谱分析

根据黄曲条跳甲 4 个视蛋白基因不同发育

阶段转录本丰度结果可知, *PstrOpsin-LW*、*PstrOpsin-UV1* 和 *PstrOpsin-UV2* 的表达量在成虫期最高, 其次是蛹期, 在幼虫中表达量最低。*PstrOpsin-LW* 在成虫期的表达量约为幼虫期的 1 846 倍, 为蛹期表达量的 46 倍; *PstrOpsin-UV1*

在成虫期的表达量约为幼虫期的 80 倍, 为蛹期表达量的 5 倍; *PstrOpsin-UV2* 在成虫期的表达量约为幼虫期的 6 倍, 为蛹期表达量的 3 倍; *Pstr-Pteropsin* 在成虫期、幼虫期和蛹期的表达量相当, 不存在显著差异 ($P=0.172$) (图 6: A-D)。

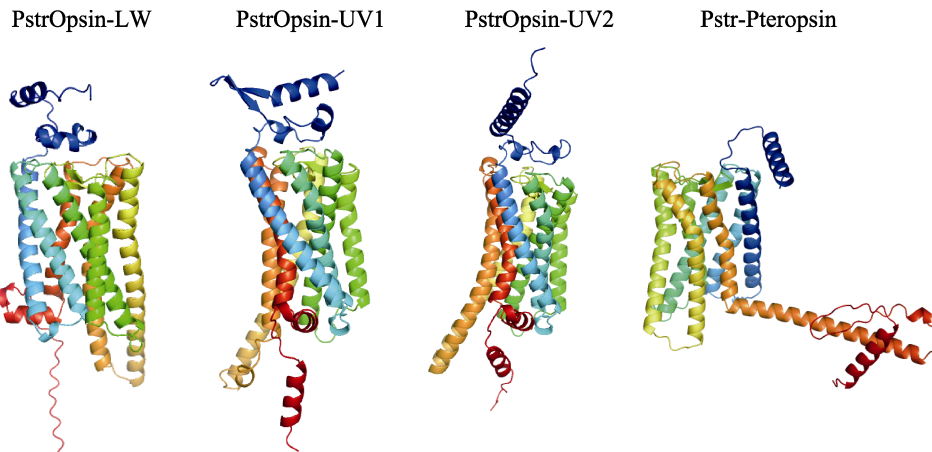


图 5 黄曲条跳甲视蛋白三维结构的预测

Fig. 5 Predicted 3D structure of opsin in *Phyllotreta striolata*

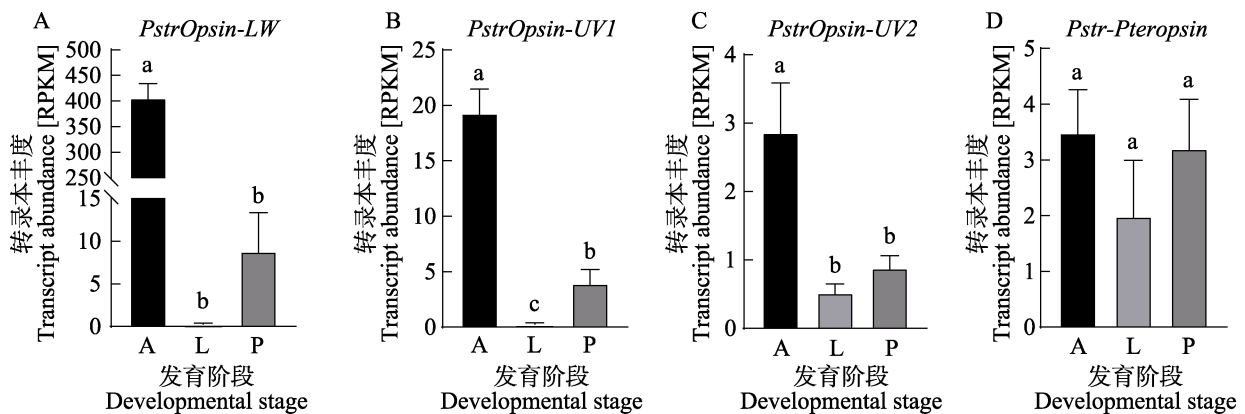


图 6 不同发育阶段黄曲条跳甲的视蛋白基因 *PstrOpsin-LW* (A)、*PstrOpsin-UV1* (B)、*PstrOpsin-UV2* (C) 和 *Pstr-Pteropsin* (D) 的转录本丰度

Fig. 6 Transcript abundance of opsin genes *PstrOpsin-LW* (A), *PstrOpsin-UV1* (B), *PstrOpsin-UV2* (C) and *Pstr-Pteropsin* (D) at different stages of *Phyllotreta striolata*

A: 成虫期; L: 幼虫期; P: 蛹期。RPKM: 每千碱基每百万映射读取数。图中数据为平均值±标准误, 柱上不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$, Duncan 氏新复极差法)。

A: Adult stage; L: Larval stage; P: Pupal stage. RPKM: Reads per kilobase per million mapped reads. Data in the figure are mean±SE, and different lowercase letters above bars indicate significant difference ($P<0.05$, Duncan's multiple range test).

由黄曲条跳 4 个视蛋白基因不同组织部位表达结果可知, *PstrOpsin-LW*、*PstrOpsin-UV1*、*PstrOpsin-UV2* 和 *Pstr-Pteropsin* 均在成虫头部高表达, 但在成虫体内表达量极低, 其中, *PstrOpsin-LW* 的表达差异最大, 在雌成虫头部

的表达量约为身体 (头部以外虫体) 的 1 314 倍, 在雄成虫头部的表达量约为头部以外虫体的 2 291 倍; *Pstr-Pteropsin* 的表达差异最小, 在雌成虫头部的表达量约为头部以外虫体的 14 倍, 在雄成虫头部的表达量为头部以外虫体的

10 倍。*Pstr-Pteropsin* 和 *PstrOpsin-LW* 在雌雄头部表达量显著不差异 ($P>0.05$), 而 *PstrOpsin-UV1* 和 *PstrOpsin-UV* 在雌雄头部表达量差异显著 ($P<0.05$)。 *PstrOpsin-UV1* 在雌成虫头部的表达量显著高于雄成虫 ($P<0.05$), 为雄成虫头部表达量的 1.58 倍, 同时, 其在雌成虫头部的表达量约为头部以外虫体的 59 倍, 在雄成

虫头部的表达量约为头部以外虫体的 63 倍。与之相反, *PstrOpsin-UV2* 在雄成虫头部的表达量显著高于雌成虫 ($P<0.05$), 为雌成虫头部表达量的 1.35 倍, 同时, 其在雌成虫头部的表达量约为头部以外虫体的 36 倍, 在雄性成虫头部的表达量约为头部以外虫体的 126 倍 (图 7: A-D)。

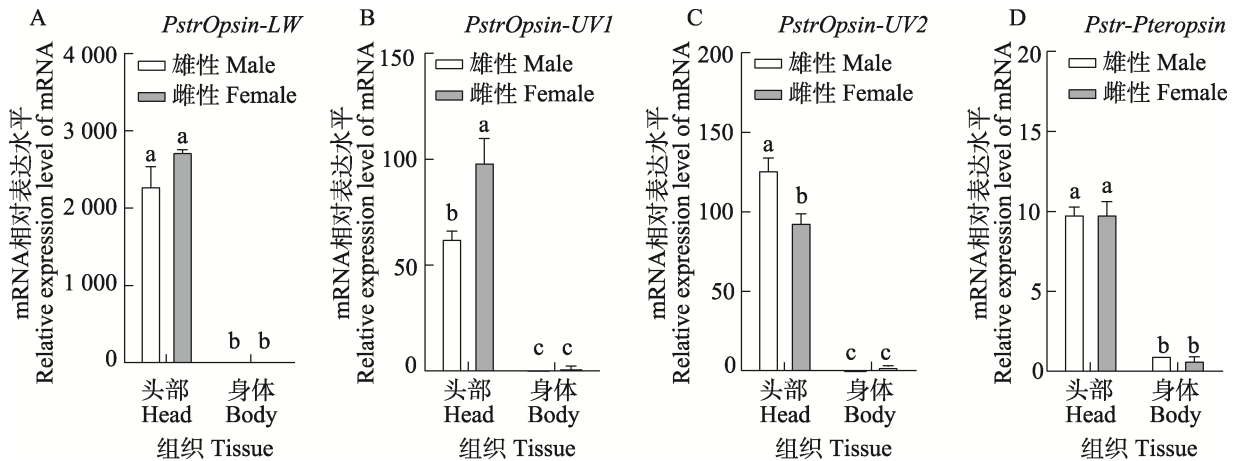


图 7 黄曲条跳甲视蛋白基因 *PstrOpsin-LW* (A)、*PstrOpsin-UV1* (B)、*PstrOpsin-UV2* (C) 和 *Pstr-Pteropsin* (D) 在不同组织部位及雌雄成虫中的相对表达量

Fig. 7 The relative expression levels of *Phyllotreta striolata* opsin genes *PstrOpsin-LW* (A), *PstrOpsin-UV1* (B), *PstrOpsin-UV2* (C) and *Pstr-Pteropsin* (D) in different tissues and in different sexes

图中数据为平均值±标准误, 柱上不同小写字母表示不同组织和不同性别间差异显著 ($P<0.05$, 邦费罗尼校正法)。Data in the figure are mean±SE, and different lowercase letters above bars indicate significant difference between different tissues ($P<0.05$, Bonferroni's multiple comparisons test).

3 讨论

本研究通过转录组测序分析, 共鉴定到 4 个黄曲条跳甲视觉基因, 系统进化分析表明这些基因编码的蛋白属于不同视蛋白类群。同时, 黄曲条跳甲视觉基因缺乏经典的昆虫视觉三色系统中的蓝色敏感视蛋白。据报道, 在赤拟谷盗等昆虫中也有蓝色敏感视蛋白 BL-opsin 丢失的现象 (Jackowska *et al.*, 2007; Xu *et al.*, 2021)。说明鞘翅目的视觉基因进化史不同于鳞翅目和双翅目等昆虫, 短光波视蛋白 (SWS opsin) 在鞘翅目昆虫的进化过程中发生了丢失现象, 从而降低了鞘翅目昆虫对蓝光的敏感性以及对复杂颜色的感知能力 (Sharkey *et al.*, 2017)。3 个视觉基因 *PstrOpsin-LW*、*PstrOpsin-UV1* 和

PstrOpsin-UV2 在黄曲条跳甲成虫期的表达水平显著高于蛹期和幼虫期, 这可能是由于黄曲条跳甲幼虫栖息在土中, 对视觉的依赖性较低。*Pstr-Pteropsin* 在成虫期、幼虫期和蛹期的表达量相当, 不存在显著差异, 推测其可能在黄曲条跳甲的各个发育阶段起到调节生物节律等作用。例如, 松果体视蛋白可以通过合成和释放褪黑素, 将光信息转化为内分泌反应并调节生物的睡眠/觉醒模式、季节功能和昼夜节律等 (Sahai and Sahai, 2013)。黑视蛋白 Melanopsin 作为脊椎动物的非视觉视蛋白, 具有调节内源性昼夜节律、皮肤色素沉着、瞳孔孔径的光控制以及光生理周期等作用 (Provencio *et al.*, 1998)。此外, *PstrOpsin-UV1* 和 *PstrOpsin-UV2* 分别在雌雄成虫头部高表达, 说明视觉基因的表达具有雌雄二

型性现象,这可能与昆虫交配、产卵等生命活动有关。值得注意的是,本文并没有深入探究4个视蛋白在黄曲条跳甲头部其他部位以及眼部不同区域的表达量差异,但是在其它物种中,视蛋白可能在复眼不同区域甚至复眼以外区域表达。例如,在蜻蜓成虫复眼的背侧区域有大量短光波视蛋白SW基因和少量长光波视蛋白LW基因表达,可能是为了处理来自天空的短光波偏斜光,复眼腹侧区表达少量短光波视蛋白SW基因和大量长光波视蛋白LW基因,可能与蜻蜓在飞行时识别和感知地面物体有关(Futahashi *et al.*, 2015)。此外,西方蜜蜂*Apis mellifera*的非视觉视蛋白Pteropsin在大脑中表达,而不是在单眼或复眼中表达(Velarde *et al.*, 2005)。

不同视蛋白基因的阶段和区域特异性表达是昆虫行为、生态和适应的基础,深入研究黄曲条跳甲趋光的分子机制,能够阐明其活动规律以及昼夜节律的内在机制,为农业生产中进行更精细化的害虫管理和防治提供理论依据。研究表明,黄曲条跳甲对绿光(555 nm)与黄光(585 nm)具有显著趋向偏好(Wang *et al.*, 2025),这与十字花科植株叶片反射光谱峰值540-560 nm相对应,且色板田间诱集试验也证实黄色和绿色色板对黄曲条跳甲有较好的诱集效果(刘彬等, 2021)。此外,研究发现早晨黄曲条跳甲对波长为350-430 nm之间的光最敏感,因此其对单日内不同波长光的敏感性以及不同时间段的活动规律的信息,可以为黄曲条跳甲的防控提供精准的颜色和时间点,从而有效提升黄曲条跳甲的诱集效率并降低对非靶标生物的伤害(Yang *et al.*, 2003)。利用昆虫视觉识别的原理,新型光谱反射诱虫设备也可应用于黄曲条跳甲的防治,黑光灯相较于白光灯和黄色诱虫板对黄曲条跳甲有较好的诱集效果(孔令娟等, 2024)。值得一提的是,尽管相关研究报道还很少,但以视觉功能研究为基础的视觉基因RNA干扰可害虫的绿色防控提供新思路和新靶标。目前,已有研究利用RNA干扰技术对白蜡窄吉丁*Agrilus planipennis*视觉感觉系统进行干预,能够干扰其色彩敏感性,从而调控其寄主定位和交配等行为活动(樊智智等, 2023)。将来可对黄曲条跳甲视觉基因

在不同发育期和雌雄间的差异如何影响其生命活动进一步分析研究,阐明其蛋白基因功能以及行为调控机制,将有助于揭示光干扰害虫的生态学原理,为合理应用视觉诱控技术对黄曲条跳甲进行监测和防治奠定理论基础。

参考文献 (References)

- Briscoe AD, Chittka L, 2001. The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology*, 46: 471–510.
- Fan ZZ, Zhang R, Zhang X, Zhang Z, Kong XB, Zhang SS, 2023. Effect of opsin gene interference on color sensitivity of *Agrilus planipennis* Fairmaire. *Forest Pest and Disease*, 42(4): 32–35. [樊智智, 张荣, 张珣, 张真, 孔祥波, 张苏芳, 2023. 白蜡窄吉丁视觉基因干扰对其颜色敏感性的影响. 中国森林病虫, 42(4): 32–35.]
- Feeny P, Paauwe KL, Demong NJ, 1970. Flea beetles and mustard oils: Host plant specificity of *Phyllotreta cruciferae* and *P. striolata* adults (Coleoptera: Chrysomelidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 63(3): 832–841.
- Feuda R, Marlétaz F, Bentley MA, Holland PW, 2016. Conservation, duplication, and divergence of five opsin genes in insect evolution. *Genome Biology and Evolution*, 8(3): 579–587.
- Futahashi R, Kawahara-Miki R, Kinoshita M, Yoshitake K, Yajima S, Arikawa K, Fukatsu T, 2015. Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragonflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(11): E1247–E1256.
- Guignard Q, Allison JD, Slippers B, 2022. The evolution of insect visual opsin genes with specific consideration of the influence of ocelli and life history traits. *BMC Ecology and Evolution*, 22(1): 2.
- Guo F, 2020. Study on green prevention and control technology of *Bactrocera dorsalis* Hendel. Master dissertation. Guiyang: Guizhou University. [郭峰, 2020. 桔小实蝇绿色防控技术研究. 硕士学位论文. 贵阳: 贵州大学.]
- Henze MJ, Oakley TH, 2015. The dynamic evolutionary history of pancrustacean eyes and opsins. *Integrative and Comparative Biology*, 55(5): 830–842.
- Hironaka M, Kamura T, Osada M, Sasaki R, Shinoda K, Hariyama T, Miyatake T, 2017. Adults of *Lasioderma serricorne* and *Stegobium paniceum* (Anobiidae: Coleoptera) are attracted to ultraviolet (UV) over blue light LEDs. *Journal of Economic Entomology*, 110(4): 1911–1915.
- Jackowska M, Bao RY, Liu ZY, McDonald EC, Cook TA, Friedrich M, 2007. 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*. *Frontiers in Zoology*, 4: 24.
- Jumper J, Evans R, Pritzel A, Green T, Figurnov M, Ronneberger O, Tunyasuvunakool K, Bates R, Ž ídek A, Potapenko A, Bridgland A, Meyer C, Kohl S, J. Ballard A, Cowie A, Romera-Paredes B, Nikolov S, Jain R, Adler J, Back T, Petersen S, Reiman D, Clancy E, Zielinski M, Hassabis D, 2021. Highly accurate protein structure prediction with AlphaFold. *Nature*, 596(7873): 583–589.
- Jiang YL, Duan Y, Li T, Miao J, Gong ZJ, Wu YQ, Guo YY, 2016. Progress in research of compound eyes morphological structure and photosensitive mechanism in insects. *Journal of Environmental Entomology*, 38(5): 1038–1043. [蒋月丽, 段云, 李彤, 苗进, 巩中军, 武予清, 郭予元, 2016. 昆虫复眼形态结构及感光机制研究进展. 环境昆虫学报, 38(5): 1038–1043.]
- Kaya M, Sargin I, Al-Jaf I, Erdogan S, Arslan G, 2016. Characteristics of corneal lens chitin in dragonfly compound eyes. *International Journal of Biological Macromolecules*, 89: 54–61.
- Kong LJ, Yu Y, Wang LH, Huang J, 2024. Evaluation of novel spectral-reflective insect traps with multi-wavelength illumination for controlling *Phyllotreta striolata*. *Journal of Changjiang Vegetables*, 2024(16): 69–72. [孔令娟, 俞艳, 王连华, 黄俭, 2024. 不同灯光新型光谱反射诱虫设备诱杀黄曲条跳甲效果研究. 长江蔬菜, 2024(16): 69–72.]
- Koyanagi M, Terakita A, 2014. Diversity of animal opsin-based pigments and their optogenetic potential. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1837(5): 710–716.
- Kumar JP, Ready DF, 1995. Rhodopsin plays an essential structural role in *Drosophila photoreceptor* development. *Development*, 121(12): 4359–4370.
- Lebhardt F, Desplan C, 2017. Retinal perception and ecological significance of color vision in insects. *Current Opinion in Insect Science*, 24: 75–83.
- Li NN, 2010. Study of the superposition compound eye optical system. Doctor dissertation. Changchun: Changchun University of Science and Technology. [李娜娜, 2010. 重叠型复眼光学系统的研究. 博士学位论文. 长春: 长春理工大学.]
- Li SL, Deng WL, Gu XH, Xiao XW, Chen YK, Jin TL, 2019. Studies of key technology on trapping and killing *Phyllotreta striolata* Fabricius by yellow board. *Journal of Environmental Entomology*, 41(2): 427–431. [李慎磊, 邓伟林, 谷小红, 肖喜伍, 陈玉坤, 金铁林, 2019. 黄板诱杀黄曲条跳甲的关键技术研究. 环境昆虫学报, 41(2): 427–431.]
- Li ZY, Xiao Y, Feng X, 2020. Research progress in integrated management of vegetable pests in Guangdong. *Guangdong Agricultural Sciences*, 47(12): 90–97. [李振宇, 肖勇, 冯夏, 2020. 广东蔬菜害虫综合治理研究进展. 广东农业科学, 47(12): 90–97.]
- Liénard MA, Valencia-Montoya WA, Pierce NE, 2022. Molecular advances to study the function, evolution and spectral tuning of arthropod visual opsins. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1862): 20210279.
- Liu B, Xu JZ, Tian CY, Xu ZP, 2021. Attraction effects of different colored traps and lures on *Phyllotreta striolata*. *China Plant Protection*, 41(3): 54–56, 62. [刘彬, 徐嘉政, 田椿燕, 须志平, 2021. 不同色板及诱芯对黄曲条跳甲的诱集效果. 中国植保导刊, 41(3): 54–56, 62.]
- Liu Q, Gao HH, Liu S, Zhai YF, Wei GS, Yu Y, 2019. A comparative study on the phototaxis behaviors of *Drosophila suzukii* and *D. melanogaster*. *Journal of Plant Protection*, 46(2): 499–500. [刘倩, 高欢欢, 刘莎, 翟一凡, 魏国树, 于毅, 2019. 光谱对斑翅果蝇和黑腹果蝇成虫趋光行为的影响. 植物保护学报, 46(2): 499–500.]
- Liu SM, Wang YQ, Tang JR, Zhang YJ, Fu XW, Liang GM, 2023. Effects of different wavelengths of light on the phototactic behavior and opsin expression in *Spodoptera frugiperda* adults. *Plant Protection*, 49(2): 176–183. [刘思敏, 汪永乾, 汤金荣, 张永军, 付晓伟, 梁革梅, 2023. 不同波长光照对草地贪夜蛾成虫趋光行为及视蛋白表达量的影响. 植物保护, 49(2): 176–183.]
- McCulloch KJ, Macias-Muñoz A, Briscoe AD, 2022. Insect opsins and evo-Devo: What have we learned in 25 years? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1862): 20210288.
- Palecanda S, Iwanicki T, Steck M, Porter ML, 2022. Crustacean conundrums: A review of opsin diversity and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 377(1862): 20210289.
- Pichaud F, Briscoe A, Desplan C, 1999. Evolution of color vision. *Current Opinion in Neurobiology*, 9(5): 622–627.
- Porter ML, Blasic JR, Bok MJ, Cameron EG, Pringle T, Cronin TW, Robinson PR, 2012. Shedding new light on opsin evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1726): 3–14.
- Provencio I, Jiang G, De Grip WJ, Hayes WP, Rollag MD, 1998. Melanopsin: An opsin in melanophores, brain, and eye. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(1): 340–345.
- Sahai A, Sahai RK, 2013. Pineal gland: A structural and functional Enigma. *Journal of the Anatomical Society of India*, 62(2): 170–177.
- Sang W, Huang QY, Wang XP, Guo SH, Lei CL, 2019. Progress in

- research on insect phototaxis and future prospects for pest light-trap technology in China. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(5): 907–916. [桑文, 黄求应, 王小平, 郭堃濠, 雷朝亮, 2019. 中国昆虫趋光性及灯光诱虫技术的发展、成就与展望. 应用昆虫学报, 56(5): 907–916.]
- Sharkey CR, Stanley Fujimoto M, Lord NP, Shin S, McKenna DD, Suvorov A, Martin GJ, Bybee SM, 2017. Overcoming the loss of blue sensitivity through opsin duplication in the largest animal group, beetles. *Scientific Reports*, 7(1): 8.
- Tang YH, Bi SY, Wang XD, Ma DF, Yang NW, Guo JY, Lü ZC, Liu WX, 2023. Visual system and opsin in insect. *Chinese Journal of Biological Control*, 39(3): 718–730. [唐艳红, 毕思言, 王晓迪, 马东方, 杨念婉, 郭建洋, 吕志创, 刘万学, 2023. 昆虫视觉系统和视觉蛋白现状及展望. 中国生物防治学报, 39(3): 718–730.]
- Velarde RA, Sauer CD, Walden KKO, Fahrbach SE, Robertson HM, 2005. Pteropsin: A vertebrate-like non-visual opsin expressed in the honey bee brain. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 35(12): 1367–1377.
- Wang FQ, Zhang Q, Zheng YL, Qiu X, Li Q, 2025. Effects of wavelength and light intensity on the phototaxis of the striped flea beetle, *Phyllotreta striolata* (Coleoptera: Chrysomelidae). *International Journal of Pest Management*, 2025: 1–8.
- Wang GY, Liu B, Zhou AN, Lu JY, Zhu LL, Wang LH, Chen SL, 2018. Comparative experiment on the effect of different materials of yellow plate to kill *Phyllotreta striolata*. *Shanghai Agricultural Science and Technology*, 2018(5): 117–118, 120. [王桂英, 刘彬, 周安尼, 陆鋈赉, 朱玲玲, 王林辉, 陈世亮, 2018. 不同材质黄板诱杀黄曲条跳甲效果比较试验. 上海农业科技, 2018(5): 117–118, 120.]
- Wen C, Ma T, Wang C, Wen JB, Ji YC, Wen XJ, 2019. Progress in research on the compound eye structure and visual navigation of insects. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 56(1): 28–36. [文超, 马涛, 王偲, 温俊宝, 季英超, 温秀军, 2019. 昆虫复眼结构及视觉导航研究进展. 应用昆虫学报, 56(1): 28–36.]
- Wen C, Pan ZJ, Liang SP, Shen LM, Wen XJ, Wang C, 2022. Fine structure of the visual system of *Arge similis* (Hymenoptera, Argidae). *Insects*, 13(2): 152.
- Xiao Y, Wu YH, Jing XF, Zhang J, Li ZY, 2023. Advances in integrated management of the striped flea beetle *Phyllotreta striolata* (Fabricius). *Journal of Plant Protection*, 49(2): 22–31, 64. [肖勇, 吴雨洪, 靖湘峰, 张杰, 李振宇, 2023. 我国黄曲条跳甲综合治理研究进展. 植物保护, 49(2): 22–31, 64.]
- Xu PJ, Lu B, Chao JT, Holdbrook R, Liang GM, Lu YH, 2021. The evolution of opsin genes in five species of mirid bugs: Duplication of long-wavelength opsins and loss of blue-sensitive opsins. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1): 66.
- Yang EC, Lee DW, Wu WY, 2003. Action spectra of phototactic responses of the flea beetle, *Phyllotreta striolata*. *Physiological Entomology*, 28(4): 362–368.
- Yang XM, Lu YH, Liang GM, 2020. Insect phototaxis behavior and light trapping technology. *China Illuminating Engineering Journal*, 31(5): 22–31. [杨现明, 陆宴辉, 梁革梅, 2020. 昆虫趋光行为及灯光诱杀技术. 照明工程学报, 31(5): 22–31.]
- Zeng XJ, 2023. The structure of silkworm eyes and the identification and analysis of opsin. Master dissertation. Chongqing: Southwest University. [曾小静, 2023. 家蚕眼睛的结构及视蛋白的鉴定与分析. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学.]