



昆虫副肌球蛋白研究进展

李 晓¹, 黄晓磊^{1,2*}

(1. 农林生物安全全国重点实验室, 福建农林大学植物保护学院, 福州 350002; 2. 福建省昆虫生态学重点实验室, 福州 350002)

摘要：昆虫通过肌肉系统进行各项生命活动, 副肌球蛋白 (Paramyosin) 是昆虫肌肉的重要组成蛋白质, 是粗肌丝的主要结构成分之一, 能够调节昆虫肌肉的主动张力, 并且蛋白质磷酸化与肌肉的组织 and 功能密切相关。本文从副肌球蛋白的基因特征、蛋白质结构以及部分功能等方面展开综述, 着重介绍该蛋白质基因的表达与调控和对昆虫肌肉组织的影响, 并对昆虫副肌球蛋白未来的研究方向进行了展望。

关键词：昆虫; 肌肉; 粗肌丝; 副肌球蛋白

中图分类号: Q965

文献标识码: A

Research progress on insect paramyosin

LI Xiao¹, HUANG Xiao-Lei^{1,2*} (1. State Key Laboratory of Agricultural and Forestry Biosecurity, College of Plant Protection, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2. Fujian Provincial Key Laboratory of Insect Ecology, Fuzhou 350002, China)

Abstract: Insects perform diverse life activities through their muscle systems. Paramyosin serves as an important structural protein component within insect muscles and is a major constituent of thick myofilaments. It regulates the active tension of insect muscles, and its protein phosphorylation is closely associated with muscle tissue structure and function. This paper reviews the gene characteristics, protein structure, and specific functions of paramyosin, with an emphasis on the expression and regulation of the paramyosin gene and its impact on insect muscle tissue. Future research directions for paramyosin in insects have been also discussed.

Key words: Insect; muscle; thick filament; paramyosin

动物做出积极、主动的运动来应对环境变化, 进行觅食, 躲避天敌以及延续种族。绝大部分动物都会进行肌肉运动, 这种运动由神经支配, 利用体内 ATP 提供能量, 通过肌细胞

基金项目: 福建农林大学科技创新专项基金 (KFB23016); 国家科技基础资源调查专项 (2022FY100500)

作者简介: 李晓, 硕士研究生, 研究方向为资源利用与植物保护, E-mail: 1071443121@qq.com

*通讯作者 Author for correspondence: 黄晓磊, 男, 博士, 教授, 研究方向为昆虫多样性, E-mail: huangxl@fafu.edu.cn

收稿日期 Received: 2024-07-23; 修回日期 Revision received: 2024-10-12; 接受日期 Accepted: 2024-10-14

中粗肌丝（Thick filament）和细肌丝（Thin filament）的相对滑动，致使肌肉产生收缩来实现（张子慧，2003）。动物的类群各异，其肌肉的运动方式也呈现出多元化。虽然脊椎动物和无脊椎动物拥有共同祖先，大多数脊椎动物的肌肉基因和蛋白质都有无脊椎动物的同源物（Hooper and Thuma, 2005），两者的肌肉也具有很多基本的相似之处，但无脊椎动物肌肉与脊椎动物相比仍有较大差异，例如，无脊椎动物通常具有多样性的肌肉特异性蛋白质亚型（Lowy *et al.*, 1964; Baylies and Michelson, 2001; Li *et al.*, 2021）。副肌球蛋白就是无脊椎动物独有的一种肌肉组成蛋白，目前未在脊椎动物中发现（Cervera *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2022）。副肌球蛋白通常存在于各种无脊椎动物物种中，包括节肢动物、软体动物和扁形动物等（Gobert *et al.*, 1997; Zhang *et al.*, 2020; Rastegarpouyani *et al.*, 2024）。Bear 在研究肌肉的小角 X 射线衍射时发现了副肌球蛋白（Bear, 1945）。同年 Hall 利用电子显微镜观察某些软体动物的肌原纤维（Myofibril），结果与 Bear 的小角衍射数据一致，交叉验证了副肌球蛋白的存在（Hall *et al.*, 1945）。软体动物中的副肌球蛋白与节肢动物中的副肌球蛋白在结构、性质和功能等方面具有相同的特点（Yu *et al.*, 2020; Rastegarpouyani *et al.*, 2024）。节肢动物门的昆虫纲是动物界中物种数量最多的类群，主要靠 3 对足和 2 对翅膀进行运动。1967 年 Ikemoto 等人首次报道了节肢动物中存在副肌球蛋白（Ikemoto and Kawaguti, 1967），随后在黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster*、东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 和家蝇 *Musca domestica* 等昆虫中展开研究，并且取得了重要进展（Beinbrech *et al.*, 1985; Royuela *et al.*, 1996）。

副肌球蛋白是昆虫肌肉粗肌丝的主要结构成分，具有 28 个氨基酸残基重复序列的带电中心，这些电荷中心电性相反、交替排列，和肌球蛋白（Myosin）相互作用，共同堆积形成粗肌丝（Vinós *et al.*, 1991; Hoppe and Waterston, 2000）。昆虫的生命活动与其肌肉的正常形态紧密相关，副肌球蛋白在其中发挥了重要作用。副肌球蛋白不仅能够影响昆虫肌肉粗肌丝的尺寸，还调节肌肉形态的正常发育，这对于昆虫觅食、避敌和繁殖等生命活动都具有重要意义。然而，目前对无脊椎动物副肌球蛋白的研究较少，并且现有的研究大多集中在软体动物和扁形动物，而对昆虫副肌球蛋白的研究则更少。因此，本文将主要探讨昆虫副肌球蛋白的基因特征、蛋白质结构以及其部分功能，概述该蛋白在昆虫中的研究进展，以增加我们对昆虫副肌球蛋白的理解，促进对该蛋白的进一步研究。

1 副肌球蛋白的结构

无脊椎动物中副肌球蛋白的分子量大小相近，该蛋白质单体具有两个亚单位，每一个的

分子量在 95~125 kDa 之间 (Kantha *et al.*, 1990)。副肌球蛋白是具有高 α -螺旋含量的杆状分子 (Cohen and Holmes, 1963)，两个蛋白质分子能够聚合成卷曲螺旋的二聚体结构 (杨璞等, 2005)。副肌球蛋白结构可以参考肌球蛋白的部分结构：肌球蛋白含有两条完全相同的长肽链和两对短肽链，长肽链称重链，短肽链称轻链 (舒适等, 1999)。副肌球蛋白与肌球蛋白长肽链的杆状部分非常相似 (Lowey *et al.*, 1963)。先前对黑腹果蝇的副肌球蛋白结构的研究发现：果蝇中的副肌球蛋白结构与其他无脊椎动物的类似，具有一个 α -螺旋卷曲形成的杆状中心，两侧是非 α -螺旋末端区域 (Vinós *et al.*, 1992)，这两个区域非常短，而且要比杆状部分保守很多 (Cervera *et al.*, 2006)。副肌球蛋白螺旋区的氨基酸具有周期性的 28 个残基正负电荷分布 (Vinós *et al.*, 1991)。X 射线衍射检测到副肌球蛋白具有 $5 \times 145 \text{ \AA} = 725 \text{ \AA}$ 条带叠加的致密网络 (Hodge, 1952)，在电子显微镜下该蛋白呈现出规则的几何图案，最明显的特征是每条间隔 145 $\text{\AA}$ 的横纹和具有光纤维间距 5 倍长度的轴线周期 (Hall *et al.*, 1945)。

2 副肌球蛋白的分子特征

2.1 副肌球蛋白基因特征

目前 GenBank 上已收录近 2 千条昆虫副肌球蛋白的核苷酸序列，包括半翅目、蜚蠊目、蜉蝣目、脉翅目、膜翅目、蜻蜓目、虱目、蚤目、缨翅目、直翅目、鞘翅目、鳞翅目、双翅目和竹节虫目等。这些物种的核苷酸序列长度大都在 2 500~4 000 bp 内，也有少部分发生了序列长度变化，例如：俄罗斯小麦蚜虫 *Diuraphis noxia* 核苷酸序列长度为 2 000 bp 左右，草甸褐蝶 *Maniola jurtina* 的序列长度超过了 4 000 bp。GenBank 现已有 1 千多条昆虫副肌球蛋白氨基酸序列，研究发现也有部分昆虫物种的氨基酸位点发生了变化。

研究模式生物黑腹果蝇的副肌球蛋白，发现该蛋白由单一基因编码 (Becker *et al.*, 1992; Vinós *et al.*, 1992)，基因位于第 3 条染色体左臂的 66 D14 区，跨度约为 12.8 kb，至少包含 10 个外显子和 9 个内含子。该基因通过不同的启动子和选择性外显子剪接，分别编码了副肌球蛋白和小副肌球蛋白 (Miniparamyosin)，副肌球蛋白由其中的 9 个外显子编码形成，两种蛋白质共享基因的最后两个外显子 (Becker *et al.*, 1992; Vinós *et al.*, 1992)。不同昆虫中组成副肌球蛋白的外显子和内含子在数量上也有差异，如在家蚕 *Bombyx mori* 中，编码副肌球蛋白和小副肌球蛋白的基因由 17 个外显子和 16 个内含子组成，这两种蛋白质共用最后 6 个外显子 (徐升胜等, 2009)。

2.2 副肌球蛋白的氨基酸组成

副肌球蛋白在进化过程中非常保守，不同物种之间的氨基酸序列十分相似（Royuela *et al.*, 1996）。副肌球蛋白的氨基酸组成相对简单（Cohen and Holmes, 1963）：主要有谷氨酸，其次是精氨酸、异亮氨酸、天冬氨酸、赖氨酸和丙氨酸，半胱氨酸和蛋氨酸的含量较低。由于副肌球蛋白的赖氨酸/精氨酸的比率小于 1.0，所以与其他 α -螺旋蛋白相比，该蛋白的稳定性较低（Kantha *et al.*, 1990）。昆虫副肌球蛋白的氨基酸组成与软体动物和环节动物类似，只是谷氨酸和天冬氨酸的比率较高（Bullard *et al.*, 1973）。位于 α -卷曲螺旋的亮氨酸拉链与半胱氨酸之间的二硫键一起，可以维持副肌球蛋白卷曲螺旋二聚体的稳定性（Vinós *et al.*, 1992）。

2.3 副肌球蛋白基因的表达与调控

昆虫中副肌球蛋白基因的表达具有时空性。例如，副肌球蛋白基因的表达与黑腹果蝇肌肉的分化和生长发育进程相一致（Becker *et al.*, 1992）。副肌球蛋白存在于成熟卵母细胞和早期胚胎中，在囊胚形成期间含量急剧下降（Vinós *et al.*, 1992）。副肌球蛋白像黑腹果蝇其他大多数肌肉蛋白一样在两个不同的发育阶段表达，第一阶段从胚胎晚期到幼虫期，第二阶段从蛹期中期开始，到成虫期含量达到最高，在胚胎期和蛹期结束时有两个表达最大值（Vinós *et al.*, 1992）。已有研究表明在黑腹果蝇所有的肌肉组织中都能检测到副肌球蛋白（Becker *et al.*, 1992）。通过全胚胎的免疫细胞化学和成虫的冷冻切片，观察到副肌球蛋白分布在咽、身体、内脏和特化胸部肌肉组织等肌肉群中。在电子显微镜下，该蛋白分布在黑腹果蝇间接飞行肌（IFM）和转节肌肉 Tergal 感器（TDT）肌节的整个 A 带上（Maroto *et al.*, 1996）；在 IFM 中副肌球蛋白 mRNA 的含量较低，而在 TDT 中的含量较高（Becker *et al.*, 1992）。

黑腹果蝇副肌球蛋白的复杂时空调节依赖于该蛋白 mRNA 转录起始位点上游的启动子（Cervera *et al.*, 2006）。启动子在转录起始位点上游延伸 90~100 个核苷酸的区域，该区域可能对应 RNA 聚合酶复合物结合结构域。副肌球蛋白启动子受到不同程度的调节，在胚胎、幼虫和成虫的肌肉细胞的整个发育过程中都很活跃（Maroto *et al.*, 1995）。由启动子驱动的转基因表达的空间和时间模式取决于副肌球蛋白和小副肌球蛋白起始位点-0.9 和-1.7 kb 之间的区域。果蝇中副肌球蛋白与小副肌球蛋白为同一基因编码，该基因是由编码两种蛋白质的两个重叠转录单位表达的，分别使用两个启动子和不同转录起点以及选择性聚腺苷酸化位点的组合（Maroto *et al.*, 1995）。

除基础启动子之外，副肌球蛋白启动子中的 2 个离散区域已被鉴定（Arredondo *et al.*, 2001）。一个包含 1 组保守的 E-box 区域和另一个具有 MEF2 位点的 MEF2-E 区域（Black and

Olson, 1998), 可能作为远端肌肉的激活剂, 对胚胎、幼虫和成虫肌肉中的副肌球蛋白进行调节 (Cervera *et al.*, 2006)。MEF2-E 调节区域对于副肌球蛋白基因在幼虫中高表达是必需的, 在成虫中缺失后导致该基因在 IFM 中的错误表达和在所有肌肉中的表达量降低 (徐升胜, 2010); 而 E-box 中的突变在胚胎和幼虫肌肉中不产生任何影响。MEF2 位点结合蛋白和 E-box 结合蛋白可以在不同肌肉特异性基因的调节中发挥作用 (Arredondo *et al.*, 2001)。副肌球蛋白启动子在转录起始位点的一定区域内具有保守的 CCAAT 元件, 该元件可以在不同细胞内被不同的转录因子识别, 某些情况下产生转录刺激, 而在其他情况下, 则导致抑制 (Dorn *et al.*, 1987)。

目前已有约 900 bp 的远端肌肉增强子在副肌球蛋白调节区域被鉴定, 该增强子对几乎所有果蝇肌肉基因表达的强激活作用受到位于-1.4 和 0.76 之间的下游序列调节, 而这些下游序列负调节幼虫和成虫肌肉中的 DME 增强子驱动的表达水平 (Marco-Ferreres *et al.*, 2005)。副肌球蛋白 DME 增强子与肌钙蛋白 T (Troponin T) 和肌钙蛋白 I (Troponin I) 的组织 and 结构具有相似性, 能够调节该蛋白在胚胎、幼虫和成虫肌肉的表达 (Marco-Ferreres *et al.*, 2005)。

3 副肌球蛋白的功能

3.1 副肌球蛋白对昆虫肌肉组成和形态的影响

昆虫是无脊椎动物中唯一具有翅膀的一类, 在地球上的繁殖与传播离不开其飞行肌的支持。尽管昆虫的飞行方式不尽相同, 而其飞行肌却有着相似的微观结构。飞行肌由肌细胞构成, 肌细胞有着特化的功能细胞器——肌原纤维。电镜下观察可见肌原纤维由粗肌丝和细肌丝构成 (杨璞等, 2005)。Huxley 的肌丝滑行学说 (Sliding filament theory) 表示粗细肌丝相对滑动导致肌肉收缩 (Powers *et al.*, 2021)。在此过程中粗肌丝起着关键作用, 正是位于粗肌丝表面的肌球蛋白头与细肌丝的肌动蛋白进行循环相互作用, 才导致肌肉收缩 (徐升胜, 2010)。昆虫肌肉粗肌丝是一种由肌球蛋白和包含副肌球蛋白在内的多种非肌球蛋白组成的复合物 (Yeganeh *et al.*, 2023; Li *et al.*, 2024)。这些蛋白质能够决定粗肌丝的整体结构和功能: 肌球蛋白组成肌丝骨架, 非肌球蛋白通过各种机制结合肌球蛋白尾部的不同区域来稳定结构 (Li *et al.*, 2024)。副肌球蛋白和肌球蛋白尾部表面的电荷排列可以调节这两种蛋白质在粗肌丝中的堆积 (Hoppe and Waterston, 2000)。

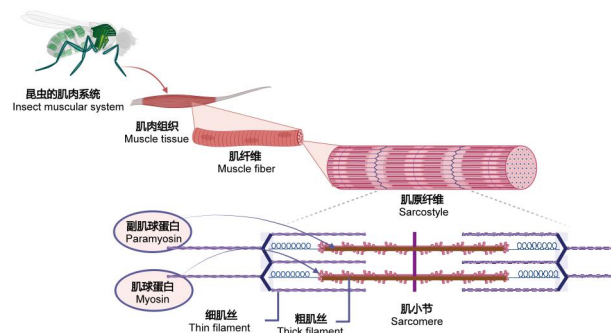


图 1 副肌球蛋白和肌球蛋白在昆虫体内的示意图 (Hu *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2022)

Fig. 1 Schematic representation of paramyosin and myosin in insects

3.1.1 副肌球蛋白构成昆虫肌肉粗肌丝

目前已提出的无脊椎动物粗肌丝的组装模型, 例如 Squire (1975) 的模型, 普遍认为副肌球蛋白和肌球蛋白在肌肉中共同组装成粗肌丝——肌球蛋白装配粗肌丝的外壳, 副肌球蛋白构成其核心, 并且在粗肌丝中央和两端裸露 (周念辉等, 1992; Taylor, 2023)。在软体动物中, 副肌球蛋白是组成其肌肉粗肌丝的主要结构成分 (Vyatchin *et al.*, 2019)。对各种昆虫飞行肌的研究也表明, 副肌球蛋白位于肌肉粗肌丝的核心, 其含量与核心的密度相关 (Li *et al.*, 2022)。Li 等 (2023) 人发现红光熊蜂 *Bombus ignitus* 飞行肌中飞行蛋白 (Flightin) 和肌丝蛋白 (Myofilin) 中某些特殊的结构域与副肌球蛋白核心密切相关。研究果蝇飞行肌粗肌丝中分子间的相互作用也发现了飞行蛋白和肌丝蛋白的保守球状结构域与副肌球蛋白核心密切接触 (Li *et al.*, 2024)。副肌球蛋白和肌球蛋白能够组装成肌丝依赖于杆状结构表面上周期性电荷斑块的相互作用 (Cohen and Parry, 1998)。副肌球蛋白的 C-末端处有一个非极性的保守结构域, 缺乏在卷曲螺旋的其他部位中的电荷周期性变化, 具有相对中性的总电荷。这种结构域分子间的非极性残基与电荷的相互作用影响粗肌丝的组装 (Cohen and Parry, 1998)。

3.1.2 副肌球蛋白对不同类型肌肉粗肌丝的影响

副肌球蛋白和肌球蛋白的比率在不同的无脊椎动物中, 以及在同一动物的不同肌肉类型之间有较大差异 (Beinbrech *et al.*, 1985; Vinós *et al.*, 1991)。Levine 等 (1976) 人根据粗肌丝的长度和能够实现的最大主动张力将无脊椎动物肌肉分为 I、II 和 III 类。I 类肌肉在结构上与脊椎动物横纹肌相似, 具有短的粗肌丝和最低的副肌球蛋白/肌球蛋白比值。II 类肌肉, 结构介于 I 和 III 之间, 具有较长的粗肌丝和较高的比值。I 和 II 类肌肉中有很多含副肌球蛋白的肌丝, 电子显微镜下横截面组织看起来核心中空, 相比之下, III 类肌肉中含有大量副肌球蛋白的肌丝更具有实质核心 (Twarog *et al.*, 1973), 副肌球蛋白和肌球蛋白的

比值也最高。例如东亚飞蝗和欧洲鳃金龟 *Melolontha melolontha* 的飞行肌，以及东亚飞蝗腿节肌肉的肌丝具有实心核心（Beinbrech *et al.*, 1985）。黑腹果蝇的飞行肌是管状肌，管状肌和纤维状肌都属于 I 类肌肉（Beinbrech *et al.*, 1985）。副肌球蛋白在管状肌的含量高于纤维状肌中的含量，管状肌在该类中具有最高的副肌球蛋白/肌球蛋白比值，纤维状肌最低。与副肌球蛋白含量的差异一致，管状肌中的粗肌丝比纤维状肌中的长（Vinós *et al.*, 1991; Cervera *et al.*, 2006）。

在脊椎动物中，不含副肌球蛋白的横纹肌中各个粗肌丝的长度和直径非常相似，而无脊椎动物横纹肌的粗肌丝与脊椎动物横纹肌的粗肌丝不同，两者在蛋白质组成、长度和旋转对称性等方面有很大差异（Li *et al.*, 2022）。无脊椎动物中含有副肌球蛋白的粗肌丝一般比缺乏该蛋白的粗肌丝更长，直径更大，并且不同类型肌肉中的粗肌丝也有明显差异（Millmax and Bennett, 1976; Matsuno *et al.*, 1996）。Mackenzie 等（1980）和 Lehmann（1984）的研究结果表明副肌球蛋白对粗肌丝的生长有促进作用。在不同的肌肉中，副肌球蛋白相较于肌球蛋白的含量变化较大，能够导致粗肌丝的机械性能、稳定性等性质发生改变（Hooper *et al.*, 2008）。

虽然无脊椎动物肌肉中含有副肌球蛋白的粗肌丝较脊椎动物横纹肌的粗肌丝直径更大，但是副肌球蛋白含量与肌丝直径之间不存在明显的线性关系，因为尽管 I 类和 II 类肌肉的粗肌丝直径非常相似，但后者副肌球蛋白含量要比前者高 5~10 倍，而 III 类肌肉的副肌球蛋白含量又比 II 类高很多（Levine *et al.*, 1976）。Hinkel 等人（1990）研究蜜蜂飞行肌发现肌肉肌丝直径为 19~20 nm，与其他昆虫飞行肌一致，但副肌球蛋白的含量较高，这证明副肌球蛋白含量在具有相似直径的不同类型肌肉的粗肌丝中差别可能很大。

3.1.3 副肌球蛋白对粗肌丝和肌肉生长的调节作用

副肌球蛋白丝可以稳定自身以及粗肌丝中的肌球蛋白丝（Schmitz *et al.*, 1994）。位于粗肌丝核心的副肌球蛋白可以调控肌丝的长度。研究表明副肌球蛋白对粗肌丝的生长具有延长作用，并且可能影响昆虫纤维状肌的生长（Bullard *et al.*, 1973）。不同类型肌肉的收缩和生化特性的差异源于编码特定收缩蛋白亚型基因的选择性表达，而控制这些基因表达的机制是高度组织特异性的（Cervera *et al.*, 2006）。Liu 等人（2023）敲除了美洲大蠊 *Periplaneta americana* 末龄若虫的副肌球蛋白基因，导致在若虫到成虫的蜕皮过程中翅膀发生严重卷曲，表明该蛋白在美洲大蠊若虫到成虫过渡期间参与控制翅膀的生长。

3.2 副肌球蛋白调节昆虫肌肉的主动张力

副肌球蛋白调控昆虫肌肉的粗肌丝长度和参与主动张力的产生（Levine *et al.*, 1976）。

粗肌丝长度和肌肉最大主动张力与副肌球蛋白和肌球蛋白的比率相关 (Levine *et al.*, 1976)。粗肌丝的长度增加使得粗肌丝与周围肌丝之间的重叠区域增加, 有研究表明, 如果单个较长的粗肌丝具有与周围肌丝更多的相互作用位点, 那么可以产生比单个较短的粗肌丝更大的张力 (Lowy *et al.*, 1964)。具有较粗长粗肌丝的肌肉一般产生比较细粗肌丝的肌肉更高的张力 (Morrison and Odense, 1974)。副肌球蛋白在昆虫主动张力发展过程中提供额外结构稳定性的机械作用 (Winkelman, 1976; Schmitz *et al.*, 1994)。III 类肌肉具有大而粗的肌丝和较高的副肌球蛋白/肌球蛋白比率, 从而产生很高的肌肉张力, 因为其大大增加的肌丝直径可以提供更高的肌丝强度 (Lowy *et al.*, 1964)。

在没有或者较低含量副肌球蛋白的脊椎动物横纹肌和 I 类肌肉中, 粗肌丝的长度在收缩期间保持不变 (Millmax and Bennett, 1976)。肌丝缩短的原因可能是副肌球蛋白和肌球蛋白之间的相互作用发生改变, 副肌球蛋白在这个过程的含量变化是研究的关键。Bullard 等人 (1973) 提出昆虫飞行肌中存在的副肌球蛋白的含量与翅膀拍打频率成反比。例如, 在田鳖 *Lethocures* 等翅膀拍打频率较低的大型昆虫中, 副肌球蛋白大约是粗肌丝总蛋白含量的 10%, 而在翅膀拍打频率高的小型昆虫中, 只有不到 2% 的含量 (Bullard, 1983)。

3.3 副肌球蛋白磷酸化对昆虫肌肉组织和功能的影响

副肌球蛋白磷酸化在无脊椎动物肌肉力量的形成过程中有十分重要作用 (Sun *et al.*, 2022; Yang *et al.*, 2022)。昆虫副肌球蛋白受磷酸化调节, 在体内体外都可被磷酸化, 非螺旋的 N-末端结构域更容易受到磷酸化调节 (Vinós *et al.*, 1991)。Liu 等人 (2005) 在研究副肌球蛋白磷酸化时, 发现黑腹果蝇副肌球蛋白的 N-末端磷酸化是肌纤维 (Muscle cell) 内的力和振荡功率传导不可缺少的部分, 并且是昆虫间接飞行肌高刚度的关键。副肌球蛋白可以通过磷酸化获得不同的亚型 (Vinós *et al.*, 1991; Maroto *et al.*, 1995), 这些磷酸化亚型的产生可能与飞行能力的获得相关 (Becker *et al.*, 1992)。在黑腹果蝇的成虫体内发现至少有 3 种分子量相似的磷酸化副肌球蛋白亚型, 其中酸性最强的磷酸化副肌球蛋白亚型与飞行肌的组织功能相关 (Maroto *et al.*, 1996)。当副肌球蛋白磷酸化位点遭到损伤后, 会影响黑腹果蝇间接飞行肌的结构和飞行力的产生, 进而使其丧失飞行能力 (Liu *et al.*, 2005)。

4 展望

副肌球蛋白的研究历史曲折而复杂, 开始被明确定义为一种蛋白质, 但之后很长时间内, 许多学者只将其作为结构术语, 用来表示具有 X 射线衍射和电子显微镜特征的细丝, 而忽视其作为蛋白质在肌肉组成中的作用。早期的研究中, 副肌球蛋白纤维被视为是软体动物大

直径粗肌丝的同义词，亦被称为原肌球蛋白 A（Tropomyosin A）和水不溶性原肌球蛋白等（Hooper *et al.*, 2008）。正是由于这种曲折的研究进程，导致在无脊椎动物中副肌球蛋白的研究进展较为缓慢。本文尽可能全面地对昆虫副肌球蛋白的基因特征，结构和功能进行了概述，但由于现有的研究主要集中在黑腹果蝇等少数昆虫上，得出的结论仍需要在更多的昆虫中验证。因此，未来需要对更多昆虫类群的副肌球蛋白进行研究，以加深我们对于该蛋白的结构、进化及功能的理解。副肌球蛋白已知构成昆虫肌肉粗肌丝，但其如何影响昆虫肌肉，进而影响昆虫运动功能的机制尚未完全解析。将副肌球蛋白含量的变化与昆虫肌肉的主动张力变化动态相结合，进一步探讨两者之间的关联，以及深入研究副肌球蛋白在昆虫生长发育期间的变化如何导致肌肉形态改变，如特化附肢的形成，是未来研究的重点。此外，副肌球蛋白基因在不同昆虫类群中的进化规律和选择压力也是值得探索的方向。

参考文献（References）

- Arredondo JJ, Ferreres RM, Maroto M, *et al.* Control of *Drosophila* paramyosin/miniparamyosin gene expression [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2001, 276 (11): 8278-8287.
- Baylies MK, Michelson AM. Invertebrate myogenesis: Looking back to the future of muscle development [J]. *Current Opinion in Genetics & Development*, 2001, 11 (4): 431-439.
- Bear RS. Small-angle X-ray diffraction studies on muscle [J]. *Journal of the American Chemical Society*, 1945, 67 (9): 1625-1626.
- Beinbrech G, Meller U, Sasse W. Paramyosin content and thick filament structure in insect muscles [J]. *Cell and Tissue Research*, 1985, 241 (3): 607-614.
- Black BL, Olson EN. Transcriptional control of muscle development by myocyte enhancer factor-2 (MEF2) proteins [J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 1998, 14 (1): 167-196.
- Bullard B, Luke B, Winkelman L. The paramyosin of insect flight muscle [J]. *Journal of Molecular Biology*, 1973, 75 (2): 359-367.
- Bullard B. Contractile proteins of insect flight muscle [J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 1983, 8 (2): 68-70.
- Cervera M, Arredondo JJ, Ferreres RM. Paramyosin and Miniparamyosin [M]. Boston: Springer US, 2006: 76-85.
- Cohen C, Holmes KC. X-ray diffraction evidence for α -helical coiled-coils in native muscle [J]. *Journal of Molecular Biology*, 1963, 6 (5): 423-432.
- Cohen C, Parry DAD. A conserved c-terminal assembly region in paramyosin and myosin rods [J]. *Journal of Structural Biology*, 1998, 122 (1-2): 180-187.
- David Becker K, O'Donnell PT, Heitz JM, *et al.* Analysis of *Drosophila* paramyosin: Identification of a novel isoform which is restricted to a subset of adult muscles [J]. *The Journal of Cell Biology*, 1992, 116 (3): 669-681.
- Dorn A, Bollekens J, Staub A, *et al.* A multiplicity of ccaat box-binding proteins [J]. *Cell*, 1987, 50 (6): 863-872.
- Gobert GN, Stenzel DJ, Jones MK, *et al.* *Schistosoma japonicum*: Immunolocalization of paramyosin during development [J]. *Parasitology*, 1997, 114 (1): 45-52.
- Hall CE, Jakus MA, Schmitt FO. The structure of certain muscle fibrils as revealed by the use of electron stains [J]. *Journal of Applied Physics*, 1945, 16 (8): 459-465.
- Hinkel AS, Hinkel P, Beinbrech G. Four cross-bridge strands and high paramyosin content in the myosin filaments of honey bee flight muscles [J]. *Experientia*, 1990, 46 (8): 872-874.
- Hodge AJ. A new type of periodic structure obtained by reconstitution of paramyosin from acid solutions [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1952, 38 (10): 850-855.
- Hooper SL, Hobbs KH, Thuma JB. Invertebrate muscles: Thin and thick filament structure; molecular basis of contraction and its regulation, catch and asynchronous muscle [J]. *Progress in Neurobiology*, 2008, 86 (2): 72-127.
- Hooper SL, Thuma JB. Invertebrate muscles: Muscle specific genes and proteins [J]. *Physiological Reviews*, 2005, 85 (3): 1001-1060.
- Hoppe PE, Waterston RH. A region of the myosin rod important for interaction with paramyosin in *Caenorhabditis elegans* striated muscle [J]. *Genetics*, 2000, 156 (2): 631-643.
- Hu ZJ, Taylor DW, Reedy MK, *et al.* Structure of myosin filaments from relaxed *Lethocerus* flight muscle by cryo-EM at 6 Å resolution [J]. *Science Advances*, 2016, 2 (9): 1600058-1600069.

- Ikemoto N, Kawaguti S. Elongating effect of tropomyosin a on the thick myofilaments in the long-sarcomere muscle of the horse-shoe crab [J]. *Proceedings of the Japan Academy*, 1967, 43 (10): 974-979.
- Kantha SS, Watabe S, Hashimoto K. Comparative biochemistry of paramyosin? A review [J]. *Journal of Food Biochemistry*, 1990, 14 (1): 61-88.
- Lehmann K. The developmental profile of paramyosin and other myofibrillar proteins of larval and imaginal thoracic muscles of Lepidoptera [J]. *Journal of Insect Physiology*, 1984, 30 (3): 217-223.
- Levine RJ, Elfvin M, Dewey MM, *et al.* Paramyosin in invertebrate muscles. II. Content in relation to structure and function [J]. *The Journal of Cell Biology*, 1976, 71 (1): 273-279.
- Li H, Li Q, Yu H, *et al.* Characterization of paramyosin protein structure and gene expression during myogenesis in Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B*, 2021, 255: 110594-110603.
- Li J, Yeganeh FA, Rastegarpouyani H, *et al.* Cryo-EM analysis of molecular interactions in the *Drosophila* flight muscle thick filament [J]. *Microscopy and Microanalysis*, 2024, 30 (1): 760-762.
- Li J, Yeganeh FA, Rastegarpouyani H, *et al.* Exploring molecular interactions in the *Drosophila* flight muscle thick filament: Insights into flightin-myosin binding [J]. *Biophysical Journal*, 2024, 123 (3): 466-467.
- Li JW, Rahmani H, Yeganeh FA, *et al.* Structure and arrangement of non-myosin proteins in the flight muscle thick filament from the bumble bee, *Bombus ignitus* by CryoEM [J]. *Microscopy and Microanalysis*, 2023, 29 (1): 917-919.
- Li JW, Rahmani H, Yeganeh FA, *et al.* Structure of the flight muscle thick filament from the bumble bee, *Bombus ignitus*, at 6 Å resolution [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 24 (1): 377-401.
- Liu F, Cui Y, Lu H, *et al.* Myofilaments promote wing expansion and maintain genitalia morphology in the American cockroach, *Periplaneta americana* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2023, 32 (1): 46-55.
- Liu H, Miller MS, Swank DM, *et al.* Paramyosin phosphorylation site disruption affects indirect flight muscle stiffness and power generation in *Drosophila melanogaster* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005, 102 (30): 10522-10527.
- Lowey S, Kucera J, Holtzer A. On the structure of the paramyosin molecule [J]. *Journal of Molecular Biology*, 1963, 7 (3): 234-244.
- Lowy J, Millman BM, Hanson J. Structure and function in smooth tonic muscles of lamellibranch molluscs [J]. *Proceedings of the Royal Society B*, 1964, 160 (981): 525-536.
- Mackenzie JM, Epstein HF. Paramyosin is necessary for determination of nematode thick filament length in vivo [J]. *Cell*, 1980, 22 (3): 747-755.
- Marco-Ferreres R, Vivar J, Arredondo JJ, *et al.* Co-operation between enhancers modulates quantitative expression from the *Drosophila* Paramyosin/miniparamyosin gene in different muscle types [J]. *Mechanisms of Development*, 2005, 122 (5): 681-694.
- Maroto M, Arredondo J, Goulding D, *et al.* *Drosophila* paramyosin/miniparamyosin gene products show a large diversity in quantity, localization, and isoform pattern: A possible role in muscle maturation and function [J]. *Journal of Cell Biology*, 1996, 134 (1): 81-92.
- Maroto M, Arredondo JJ, Román MS, *et al.* Analysis of the paramyosin/miniparamyosin gene [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1995, 270 (9): 4375-4382.
- Matsuno A, Kannda M, Okuda M. Ultrastructural studies on paramyosin core filaments from native thick filaments in catch muscles [J]. *Tissue and Cell*, 1996, 28 (4): 501-505.
- Millman BM, Bennett PM. Structure of the cross-striated adductor muscle of the scallop [J]. *Journal of Molecular Biology*, 1976, 103 (3): 439-467.
- Morrison CM, Odense PH. Ultrastructure of some pelecypod adductor muscles [J]. *Journal of Ultrastructure Research*, 1974, 49 (2): 228-251.
- Powers JD, Malingen SA, Regnier M, *et al.* The sliding filament theory since andrew huxley: Multiscale and multidisciplinary muscle research [J]. *Annual Review of Biophysics*, 2021, 50 (1): 373-400.
- Rastegarpouyani H, Li J, Hojjatian A, *et al.* Near-atomic resolution structure of the *Drosophila melanogaster* flight muscle myosin filament [J]. *Biophysical Journal*, 2024, 123 (3): 50.
- Rastegarpouyani H, Li J, Hojjatian A, *et al.* Two different forms of thick filament in the flight muscle of *Drosophila melanogaster* [J]. *Microscopy and Microanalysis*, 2024, 30 (1): 779-781.
- Royuela M, García-Anchuelo R, Arenas MI, *et al.* Immunocytochemical electron microscopic study and Western blot analysis of paramyosin in different invertebrate muscle cell types of the fruit fly *Drosophila melanogaster*, the earthworm *Eisenia foetida*, and the snail *Helix aspersa* [J]. *The Histochemical Journal*, 1996, 28 (4): 247-255.
- Schmitz H, Ashton FT, Pepe FA, *et al.* Substructures in the core of thick filaments: Arrangement and number in relation to the paramyosin content of insect flight muscles [J]. *Tissue and Cell*, 1994, 26 (1): 83-100.
- Shu S, Liu AX, Liu GQ, *et al.* Research progress of myosin [J]. *The Chemistry of Life*, 1999, 2: 25-28. [舒适, 刘爱校, 刘国琴, 等. 肌球蛋白研究进展 [J]. 生命的化学, 1999, 2: 25-28]
- Squire JM. Muscle filament structure and muscle contraction [J]. *Annual Review of Biophysics and Bioengineering*, 1975, 4 (1): 137-163.

- Sun X, Li L, Zhang T, *et al.* Identification and characterization of phosphoproteins in the striated and smooth adductor muscles of Yesso scallop *Patinopecten yessoensis* [J]. *Food Chemistry*, 2022, 372: 131242-131251.
- Taylor KA. John Squire and the myosin thick filament structure in muscle [J]. *Journal of Muscle Research and Cell Motility*, 2023, 44: 143-152.
- Twarog BM, Dewey MM, Hidaka T. The structure of *Mytilus* smooth muscle and the electrical constants of the resting muscle [J]. *The Journal of General Physiology*, 1973, 61 (2): 207-221.
- Vinós J, Domingo A, Marco R, *et al.* Identification and characterization of *Drosophila melanogaster* paramyosin [J]. *Journal of Molecular Biology*, 1991, 220 (3): 687-700.
- Vinós J, Maroto M, Garesse R, *et al.* *Drosophila melanogaster* paramyosin: developmental pattern, mapping and properties deduced from its complete coding sequence [J]. *Molecular and General Genetics MGG*, 1992, 231 (3): 385-394.
- Vyatchin IG, Shevchenko UV, Shelud'ko NS. Protein composition of thick filaments from molluscan catch muscle and the role of twitchin in the catch-state formation [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2019, 520 (3): 634-639.
- Winkelman L. Comparative studies of paramyosins [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 1976, 55 (3): 391-397.
- Xu SS, Li B, Xu XK, *et al.* CDNA cloning gene is structure of PM/mPM gene from *B. mori* [J]. *Journal of Anhui Agri Sci*, 2009, 37 (18): 8377-8379. [徐升胜, 李兵, 许西奎, 等. 家蚕副肌球蛋白/小副肌球蛋白基因的克隆及进化分析 [J]. 安徽农业科学, 2009, 37 (18): 8377-8379]
- Xu SS. Gene Clone of Thick Filament Gene in *B. mandarina* and *B. mori* [D]. Suzhou: Soochow University, 2010. [徐升胜. 家蚕和野桑蚕粗肌丝结构基因的研究 [D]. 苏州: 苏州大学博士论文, 2010]
- Yang P, Yu HZ, Cheng JA, *et al.* The proteins in flight muscles of insects [J]. *Chinese Bulletin of Entomology*, 2005, 6: 726-731. [杨璞, 余海忠, 程家安, 等. 昆虫飞行肌蛋白质 [J]. 昆虫知识, 2005, 6: 726-731]
- Yang Y, Zhao D, Zhou LQ, *et al.* Molecular characterization and expression pattern of paramyosin in larvae and adults of Yesso Scallop [J]. *Biology*, 2022, 11 (3): 453-469.
- Yeganeh FA, Rastegarpouyani H, Li JW, *et al.* Structure of the *Drosophila melanogaster* flight muscle myosin filament at 4.7 Å resolution reveals new details of non-myosin proteins [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24 (19): 14936-14956.
- Yu C, Gao X, Lin H, *et al.* Purification, characterization, and three-dimensional structure prediction of paramyosin, a novel allergen of *Rapana venosa* [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68 (49): 14632-14642.
- Zhang F, Jiang SS, Feng X, *et al.* Effect of heat treatment on physicochemical state and in vitro digestion of salt-soluble protein from Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) [J]. *LWT*, 2020, 134: 110126-110133.
- Zhang ZH. The movement of animals [J]. *Biological Bulletin*, 2003, 38 (10): 11-13. [张子慧. 动物的运动 [J]. 生物学通报, 2003, 38 (10): 11-13]
- Zhou NH, Wang BH, Chen M. Localization of paramyosin in the indirect flight muscle of *Apis mellifera* [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 1992, 35 (1): 117-118, 131. [周念辉, 王宝华, 陈明. 副肌球蛋白在意大利蜜蜂间接飞翔肌中的定位 [J]. 昆虫学报, 1992, 35 (1): 117-118, 131]