



亚洲玉米螟卵黄原蛋白受体基因的克隆及在 UV-A 胁迫下的表达分析*

刘芳^{1**} 孟建玉² 苏丽¹ 张长禹^{1***}

(1. 贵州大学昆虫研究所, 贵州省山地农业病虫害重点实验室, 贵阳 550025; 2. 贵州省烟草科学研究院, 贵阳 550081)

摘要 【目的】 本文旨在克隆亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 卵黄原蛋白受体 (*VgR*) 基因, 分析其表达模式, 探索 UV-A 胁迫对亚洲玉米螟 *VgR* 基因表达的影响。【方法】 利用 RT-PCR 与 RACE 技术克隆亚洲玉米螟 *VgR* 基因的全长序列; 运用生物信息学方法分析该基因特征; 采用 RT-qPCR 技术检测不同发育阶段 (卵、1-5 龄幼虫、蛹、成虫)、雌成虫不同组织 (头、足、表皮、卵巢、中肠、脂肪体)、雌成虫不同时长 (0、0.5、1、1.5、2、2.5、3、3.5、4 和 4.5 h) UV-A 胁迫下该基因的相对表达量。【结果】 克隆获得了亚洲玉米螟 *VgR* 基因, 命名为 *OfVgR* (GenBank 登录号: MN058042), 其全长 6 289 bp, 开放阅读框 (ORF) 5 490 bp, 编码 1 829 个氨基酸, 预测蛋白分子量为 205.27 ku, N 端前 31 个氨基酸为信号肽。序列分析显示, *OfVgR* 具有 2 个配体结合域 (LBD)、2 个表皮生长因子前体同源域 (EGFP)、跨膜域 (TMD) 和胞质尾域。系统发育树分析表明, *OfVgR* 与鳞翅目昆虫 *VgR* 聚为一支, 亲缘关系较近。RT-qPCR 检测结果表明, *OfVgR* 在亚洲玉米螟各发育阶段均有表达, 其中在卵和雌成虫中高表达, 并在雌成虫羽化 24 h 时表达量达到最高; 雌成虫不同组织中, *OfVgR* 在卵巢中表达量最高; *OfVgR* 表达量随着 UV-A 照射时间的延长呈先下降后上升再下降的趋势, 在 3.0 h 达到最高值。【结论】 亚洲玉米螟 *OfVgR* 在不同发育阶段, 雌成虫不同组织和 UV-A 胁迫不同时间的雌成虫中差异表达, 对探索 UV-A 胁迫对亚洲玉米螟生殖的分子机制影响奠定基础。

关键词 亚洲玉米螟; 卵黄原蛋白受体; UV-A 胁迫; RT-qPCR

Cloning of the vitellogenin receptor gene and its expression under UV-A stress in *Ostrinia furnacalis*

LIU Fang^{1**} MENG Jian-Yu² SU Li¹ ZHANG Chang-Yu^{1***}

(1. Guizhou Provincial Key Laboratory for Agricultural Pest Management of the Mountainous Region, Institute of Entomology, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Guizhou Tobacco Science Research Institute, Guiyang 550081, China)

Abstract 【Objectives】 To explore the effects of UV-A stress on the expression of the vitellogenin receptor (*VgR*) gene in the Asian corn borer *Ostrinia furnacalis*. 【Methods】 The full-length sequence of the *VgR* gene was cloned from *O. furnacalis* with reverse transcription PCR (RT-PCR) and the rapid amplification of cDNA ends (RACE) technique and its characteristics analyzed using bioinformatics methods. Real-time quantitative PCR (RT-qPCR) technology was used to detect the expression of the *VgR* gene in different developmental stages (eggs, 1st-5th instar larvae, pupae and adults), different tissues of female adults (head, foot, cuticle, ovary, midgut and fat body), and in female adults exposed to UV-A for different periods of time (0, 0.5, 1, 1.5, 2, 2.5, 3, 3.5, 4 and 4.5 h). 【Results】 The complete *VgR* gene was cloned from *O. furnacalis* and named *OfVgR* (GenBank login number: MN058042). Its full-length cDNA was 6 289 bp in length with a 5 490 bp open reading frame (ORF)

*资助项目 Supported projects: 国家重点研发计划 (2017YFD0200900); 国家自然科学基金项目 (31401754); 中国烟草总公司贵州省公司科技项目 (201919)

**第一作者 First author, E-mail: 1769740370@qq.com

***通讯作者 Corresponding author, E-mail: zcy1121@aliyun.com

收稿日期 Received: 2020-01-06; 接受日期 Accepted: 2020-06-06

encoding a 205.27 ku protein with 1 829 amino acids, including a putative 31-amino-acid signal peptide at the N-terminus. OfVgR contains conserved domains, including two ligand-binding domains (LBD), two EGF-precursor homology domains (EGFP), a transmembrane domain (TMD) and a cytoplasmic domain. A phylogenetic tree indicates that the protein is closely related to the VgR proteins of other Lepidoptera. RT-qPCR results revealed that *OfVgR* is expressed in all developmental stages of *O. furnacalis*, with higher expression in eggs and female adults. Expression was highest in female adults 24 h after eclosion. Expression of *OfVgR* in different adult female tissues was highest in ovary. *OfVgR* expression first decreased, increased, then decreased with increased duration of UV-A exposure, with peak expression occurring after 3.0 h exposure. **[Conclusion]** Expression of *OfVgR* differs in different developmental stages and adult female tissues and expression in female adults is affected by the duration of exposure to UV-A. These findings lay a foundation for investigating the molecular effects of UV-A stress on the reproduction of *O. furnacalis*.

Key words *Ostrinia furnacalis*; vitellogenin receptor; UV-A stress; RT-qPCR

卵黄原蛋白受体 (Vitellogenin receptor, VgR) 是卵生动物雌性所特有的一种蛋白, 属于低密度脂蛋白受体 (Low density lipoprotein receptor, LDLR) 家族 (Tufail and Takeda, 2009)。昆虫作为卵生动物, 卵黄发生是其生殖调控中心, 主要依靠 VgR 通过胞吞作用与卵黄原蛋白 (Vitellogenin, Vg) 特异性结合, 形成受体-配体复合物, 将 Vg 转运至卵母细胞内合成卵黄蛋白 (Yolk protein, YP), 为胚胎发育提供营养物质 (Amdam *et al.*, 2010; 戈林泉和吴进才, 2010)。大量研究证实了 VgR 是非社会性昆虫雌性卵巢中特有的一种蛋白, 如家蚕 *Bombyx mori* 及褐飞虱 *Nilaparvata lugens* VgR 基因只在雌虫卵巢中检测到 (Lin *et al.*, 2013; Lu *et al.*, 2015)。然而在野桑蚕 *Bombyx mandarina* 及桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 中发现 VgR 基因不仅在雌性卵巢中表达, 在脂肪体、头部、中肠等组织和雄性昆虫中也少量表达 (Lin *et al.*, 2015; Qian *et al.*, 2015)。VgR 在昆虫卵巢成熟过程中起着至关重要的作用, 同时也是病原微生物经卵传播的关键因子, 黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 体内的 VgR 突变能有效抑制其体内共生菌 *Spiroplasma poulsonii* 进入卵巢, 灰飞虱 *Laodelphax striatellus* 体内的 VgR 在胞吞过程中可传播水稻条纹病毒 (RSV) (Herren *et al.*, 2013; Huo *et al.*, 2014)。卵生动物 VgR 的功能与环境息息相关, 环境胁迫因子包括药剂胁迫、重金属胁迫、紫外光胁迫等, 近期有研究显示甲氰菊酯对朱砂叶螨 *Tetranychus cinnabarinus* 产生抗性后生殖力增强, VgR 基因含量较高 (Liu *et al.*,

2016)。苯甲酸甲胺处理 48 h 抑制荔枝蒂蛀虫 *Conopomorpha sinensis* VgR 介导的转运功能和表达转录水平 (Yao *et al.*, 2018)。

趋光性是夜行性昆虫典型的特征。昆虫趋向的主要有紫外光 (UV)、绿光和蓝光, 其中以 UV 最为普遍 (Kuhlmann and Mülle, 2010; Kim *et al.*, 2018; 桑文等, 2019)。UV 分为 3 个波段, 分别是 UV-A (320-400 nm)、UV-B (280-320 nm) 和 UV-C (200-280 nm) (张丽, 2013)。鳞翅目、半翅目、鞘翅目等大多农业害虫对 UV-A 非常敏感 (魏国树等, 2002; 郭虹等, 2012; 王林聪等, 2016; 徐练, 2016)。以 UV-A 为主要波段的诱虫灯被广泛运用于农、林业害虫的预测预报与绿色防控。另一方面, UV-A 也是一种重要的环境胁迫因子, 会影响趋光性昆虫的生殖、寿命及种群结构 (Morrow *et al.*, 2004; Prieto-Ruiz *et al.*, 2019)。如棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 成虫在一定时长 UV-A 胁迫下能增强生殖力、促进种群繁殖 (Zhang *et al.*, 2011); UV-A 照射下, 粘虫 *Mythimna separata* F₁ 代的累积存活率下降, 且 F₁ 代幼虫的发育周期明显延长 (Ali *et al.*, 2016); 朱亮等 (2016) 发现有 UV 存在时桃蚜 *Myzus persicae*、西花蓟马 *Frankliniella occidentalis*、烟粉虱 *Bemisia tabaci* 种群数量明显增长。

亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 俗称钻心虫, 是玉米上的主要害虫, 严重威胁我国玉米的生产 (王振营等, 2000)。杨智勇等 (1998) 利用复眼视网膜电图对光刺激的反应特性研究证实了亚洲玉米螟对 UV-A 十分敏感。因此, UV-A 诱

虫灯被普遍用于亚洲玉米螟的田间种群监测和绿色防治(张长禹等, 2017; 谢燕芬和张云苍, 2018)。近期的研究表明 UV-A 照射亚洲玉米螟后, 其体内与信号转导、传输功能、细胞应激、代谢和细胞骨架组织相关的多种蛋白表达发生了显著变化(Zhang and Meng, 2018)。而 UV-A 对亚洲玉米螟繁殖方面的影响尚不清楚。本研究通过克隆亚洲玉米螟 *VgR* 基因并分析序列特征, 检测该基因的时空表达模式和 UV-A 照射后的表达变化, 为进一步研究 UV-A 胁迫影响亚洲玉米螟生殖的分子机制奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试材料及处理

亚洲玉米螟采自贵州大学周边玉米田, 经多代饲养, 幼虫以人工饲料喂养(乔利等, 2008), 成虫以 10% 蜂蜜水喂养, 饲养条件: 温度 (27 ± 1) °C、相对湿度 $70\% \pm 5\%$ 、光周期 14 L : 10 D (光期: 6:00-20:00; 暗期: 20:00-次日 6:00)。

实验处理如下: (1) 发育阶段: 卵、1-5 龄幼虫、雌/雄蛹 (均为蜕皮后 2 d)、羽化 0、12、24、36、48 h 和 3 d 雄成虫和羽化 0、12、24、36、48 h 及 3、4 和 5 d 雌成虫。各发育阶段设 3 个生物学重复, 每个生物学重复: 卵 50 粒, 1 龄 30 头, 2 龄 15 头, 3-5 龄、蛹和成虫各 8 头。

(2) 不同组织: 羽化 24 h 雌虫的足、头、表皮、脂肪体、中肠和卵巢, 各组织样品设 3 个生物学重复, 每个生物学重复各约 1.0 g。(3) UV-A 处理: 羽化 24 h 雌虫经 2 h 暗适应, 用 UV-A (320-400 nm) 灯管进行照射 0 (CK)、0.5、1、1.5、2、2.5、3、3.5、4 和 4.5 h, 强度为 $300 \mu\text{W}/\text{cm}^2$, 共 10 个处理样品, 每个处理各设 3 个生物学重复, 每个生物学重复 8 头, 处理期间条件和饲养条件一致。所有样品处理后用液氮速冻, 放于 -80 °C 冰箱备用。

1.2 主要试剂

RNA 提取试剂盒 Eastep Super 试剂盒(购自上海普洛麦格生物产品有限公司); SanPrep 柱式 DNA 胶回收试剂盒(购自天根生化科技有限公

司); HiFiScript cDNA 第一链合成试剂盒(购自北京康为世纪生物科技有限公司); Premix Taq 酶、pMD19-T Vector 试剂盒、*Escherichia coli* DH5 α 、SMARTer RACE 5'/3' Kit user Manual 试剂盒及 TB Green Premix DimerEraser 荧光试剂盒(购自大连宝生物工程有限公司); 合成的所有引物(生工生物工程股份有限公司)。

1.3 RNA 的提取和第 1 链 cDNA 的合成

1.1 节供试亚洲玉米螟发育阶段、雌虫组织和 UV-A 照射样品总 RNA 提取根据 Eastep Super 试剂盒说明书进行。利用 1.0% 琼脂糖凝胶电泳检测总 RNA 的质量, 分光光度仪检测总 RNA 浓度。根据 HiFiScript cDNA 第一链合成试剂说明书, 合成 cDNA 第 1 链, -20 °C 条件下保存。

1.4 亚洲玉米螟 *VgR* 基因中间片段的克隆

根据 NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) 数据库中已有的昆虫 *VgR* 基因序列保守区域, 用软件 DNAMAN 6.0 设计简并引物 VgR-F 和 VgR-R (表 1), 以合成的 cDNA 为模板, 完成 *VgR* 基因片段扩增。体系 25 μL : Premix Taq 酶 ($1 \times$) 12.5 μL , ddH₂O 7.5 μL , cDNA 模板 ($300 \text{ ng}/\mu\text{L}$) 3 μL , 上下游引物 ($10 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 各 1 μL 。条件: 95 °C 预变性 3 min; 然后 95 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 1.5 min, 共 34 个循环; 72 °C 总延伸 5 min。PCR 产物经 1.0% 琼脂糖凝胶分离检测, 纯化并回收目的片段, 以 pMD-19T 载体进行连接后转化至 DH5 α 感受态细胞, 经蓝白斑筛选后挑取阳性单菌落, 克隆 PCR 检验正确后将菌液送公司测序。

1.5 亚洲玉米螟 *VgR* 基因全长序列的获取

用 1.4 节所获得亚洲玉米螟 *VgR* 基因片段序列分别设计 5' 和 3' 特异性引物 (GSP) 和嵌套基因特异性 (NGSP) (表 1)。利用 SMARTer RACE 5'/3' Kit user Manual 试剂盒合成 5' RACE 和 3' RACE cDNA, 并以 $10 \times$ Universal Primer A Mix (UPM) 引物和自己设计的特异性引物 (GSP) 进行 5' 和 3' RACE 的第 1 轮 Touchdown PCR。

条件: 94 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 2 min, 共 28 个循环。以第 1 轮反应产物稀释 50 倍为模板, 用 Universal Primer short 引物和自己设计的嵌套基因特异性 (NGSP) 进行 5' 和 3' RACE 的第 2 轮巢氏 PCR。条件: 94 °C 变性 30 s, 55 °C 退火 30 s, 72 °C 延伸 2 min, 共 28 个循环。将 PCR 产物跑电泳检测, 经纯化回收、连接、转化、克隆后送测序。根据所获得的 3' 端序列再往后设计引物 GSP1 和 NGSP1 (表 1), 克隆步骤同上。将所获取序列用软件 DNAMAN 6.0 进行拼接, 获得亚洲玉米螟 *VgR* 基因全长序列。

1.6 亚洲玉米螟 *VgR* 基因序列分析

利用 ORF Finder (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/projects/gorf/>) 分析出亚洲玉米螟 *VgR* 基因的开放阅读框; 应用在线预测网站 SignalP-5.0 (<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP/>) 预测亚洲玉米螟 *VgR* 的信号肽; 利用 SMART ([http://](http://smart.embl-heidelberg.de/)

smart.embl-heidelberg.de/) 对 *VgR* 蛋白的保守结构域进行在线分析; 使用 ProtParam (<http://www.expasy.org/tools/protparam.html>) 预测其蛋白质的理化性质; 应用软件 MEGA 6.0 以邻接法 (Neighbour-Joining, NJ) 构建 23 个物种的 *VgR* 氨基酸序列系统发育树。

1.7 亚洲玉米螟 *VgR* 基因的表达量分析

以亚洲玉米螟 *VgR* 基因序列设计荧光引物进行表达量分析。参考刘宁等 (2017) 选用 β -actin 基因 (登录号: XM_028313197.1) 作为内参 (表 1)。应用 RT-qPCR 技术检测 1.3 节中所保存的亚洲玉米螟不同发育阶段、不同组织及不同时长 UV-A 照射雌成虫样品中 *VgR* 基因的表达情况。体系 20 μ L: ddH₂O 7 μ L, cDNA 模板 (300 ng/ μ L) 和上下游引物 (10 mmol·L⁻¹) 各 1 μ L, TB Green Premix (2 $\times$) 10 μ L。条件: 95 °C 30 s; 95 °C 5 s, 60 °C 30 s, 72 °C 30 s, 进行 40 个循环; 65 °C 5 s。每一生物学重复进行 3 次技术重复。

表 1 本实验中用于克隆 *VgR* 基因的引物
Table 1 Primers used to clone *VgR* gene in this experiment

引物 Primers	引物序列 (5'→3') Primer sequences	引物用途 Primer use
VgR-F VgR-R	AAGCTCACGGTGTATCTTACG GGGGTGGGATGTACGACAAG	<i>VgR</i> 基因中间片段扩增 Amplification of the intermediate fragment of <i>VgR</i>
VgR-5' GSP VgR-5' NGSP	GGCTGTTTCGCGTTAGTGTG CGTAAGATACACCGTGAGCTT	5' RACE
VgR-3' GSP VgR-3' NGSP	ACGACTCCGAAATGGACGTG CTTGTCGTACATCCCACCCC	3' RACE
VgR-3' GSP1 VgR-3' NGSP1	GACTGATGGAGCCAAGTCT ATACATGGCGATCCCCGAAGT	3' RACE
qVgR-F qVgR-R	TGGTGGGAGGAGGGTCTTTCTT GTGATGCCGAGCGTGAAGTCA	实时荧光定量 PCR 检测目的基因 Target gene amplification in qPCR
qActin-F qActin-R	CCACACAGAACAGATGTATAAG ATTCAGTCCAGCTTCATT	实时荧光定量 PCR 检测内参基因 Reference gene amplification in qPCR

1.8 数据分析

采用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法 (Livak and Schmittgen, 2001) 对 *VgR* 基因的相对表达量进行计算。 $\Delta\Delta C_t = (\Delta C_t \text{ 目的} - \Delta C_t \text{ actin})_{\text{处理组}} - (\Delta C_t \text{ 目的} - \Delta C_t \text{ actin})_{\text{对照组}}$ 。通过 SPSS 17.0 对所得数据进行统计分析, 以 Duncan's 多重氏方法进行差异显著性检验, 图中

数值表示平均值 $\pm$ 标准误。

2 结果与分析

2.1 亚洲玉米螟 *VgR* 基因序列及蛋白结构分析

以亚洲玉米螟第 1 链 cDNA 为模板, 利用 RT-PCR 与 RACE 技术, 用表 1 中引物扩增 *VgR*

基因片段,扩增产物通过纯化、克隆及测序,获得亚洲玉米螟 *VgR* 基因全长序列 6 289 bp (GenBank 登录号: MN058042)。ORF Finder 在线分析其开放阅读框为 5 490 bp,共编码 1 829 个氨基酸,3' UTR 端具有典型的加尾信号 AATAAA 和 poly A 结构(图 1)。

利用 ProtParam 工具在线预测显示亚洲玉米螟 *VgR* 蛋白分子量为 205.27 ku,等电点为 6.77,总平均疏水指数为 -0.389。负电荷氨基酸残基(Asp + Glu)总数为 248,正电荷氨基酸残基(Arg + Lys)总数为 175,具有 71 个糖基化位点。通过 SignalP 5.0 Server 在线预测显示,*OfVgR* 在 N 端包含一条长为 31 个氨基酸残基(MISNYGEKRRKWRFNKMAAVIIMAAVLLPSSA)的信号肽。经 SMART 保守结构域分析得到 *OfVgR* 蛋白具有两个配体结合域(Ligand-binding domain, LBD),分别位于 43-232 aa 和 962-1310 aa,前者由 4 个 class A 重复区构成,后者为 7 个;具有两个表皮生长因子前体同源域(EGF-precursor homology domain, EGFP),分别位于 280-958 aa 和 1307-1625 aa,前者包括 3 个 class B 重复基序和 7 个 YXTD 基序集群,后者则由 2 个 class B 重复基序和 3 个 YXTD 构成;且该蛋白 1712-1734 aa 处有 23 个氨基酸残基(AIATVITGVLLVLTMYLIIFLYY)构成的跨膜域(Transmembrane domain, TMD),属于跨膜蛋白,其后有胞质尾域(Cytoplasmic domain)(图 1)。

2.2 *OfVgR* 系统发育树构建

在 NCBI 中比对并下载 22 个物种的 *VgR* 氨基酸序列,以脊椎动物非洲爪蟾 *Xenopus laevis* 的 *VgR* 为外群,构建系统发育树。结果发现亚洲玉米螟与鳞翅目豆莢螟 *Maruca vitrata*、棉铃虫、粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni*、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 和斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* 聚为一支,膜翅目、蜚蠊目、鞘翅目和双翅目昆虫的 *VgR* 各为一支,表明 *OfVgR* 与鳞翅目昆虫 *VgR* 亲缘关系较近,与非鳞翅目昆虫 *VgR* 的亲缘关系较远(图 2)。

2.3 *OfVgR* 基因的表达模式

2.3.1 *OfVgR* 基因的时空表达 *OfVgR* 基因在亚洲玉米螟各个发育阶段均有表达,其中在雌成虫和卵中高表达,在幼虫、蛹及雄成虫中低表达;且随着雌成虫羽化时间延长,*OfVgR* 基因表达量先升高后降低,在羽化 24 h 时达到最高(图 3)。在雌成虫不同组织中 *OfVgR* 基因表达量差异显著,在卵巢中表达量最高,其他组织中少量表达(图 4)。

2.3.2 UV-A 胁迫后 *OfVgR* 基因的表达量变化

不同时长 UV-A 照射下雌成虫体内 *OfVgR* 基因表达量差异显著,随照射时间的延长,呈先下降后升高、再下降的趋势;与 CK 相比,UV-A 照射 0.5、1、1.5、2、4 和 4.5 h 时,*OfVgR* 基因表达量均显著降低,照射 2.5、3 和 3.5 h 时 *OfVgR* 基因表达量升高,且在 3 h 表达量达到最高(图 5)。

3 讨论

本研究利用 RT-PCR 和 RACE 技术成功克隆出亚洲玉米螟 *VgR* 基因的全长,命名为 *OfVgR* (GenBank 登录号: MN058042),其编码蛋白的序列与其他昆虫 *VgR* 大小基本一致,其结构具有 LDLR 家族的其中 4 个保守功能域:2 个 LBD、2 个 EGFP、TMD 和 C 端胞质尾域。这与黑腹果蝇和火红蚁 *Solenopsis invicta* 体内 *VgR* 蛋白缺失 O-糖链结构域(OLSD)的结果相同(Schonbaum *et al.*, 1995; Chen *et al.*, 2004)。OLSD 的缺失对配体结合、胞吞作用及降解均没有影响(Davis *et al.*, 1986)。以 *VgR* 蛋白序列构建的系统发育树中发现,亚洲玉米螟 *VgR* 与其他鳞翅目昆虫 *VgR* 聚为一支,亲缘关系较近,而非鳞翅目昆虫 *VgR* 各自以目为单元聚为一支。表明 *VgR* 在同一个目昆虫中具有相对保守的进化关系。这和柑桔蚜 *Aphis citricidus* (Shang *et al.*, 2018)、大猿叶甲 *Colaphellus bowringi* (Liu *et al.*, 2019)等昆虫 *VgR* 的进化关系一致。

VgR 是 *Vg* 的专一性受体蛋白,在卵黄发生的过程中起着非常重要的作用(王加伟等,

CTTTCTAACCAGCCTTTCTATCGGGGACGCTTTGTGGGTCTTTTGGTTTCGCACTCAGATCAAGTTGGAAGAATTTTACACTATTTAGT
TACAAATATTTTTGTGATATTCCGTTTTTAGTGTTGTCTGAGACTTTTTAGTTTCAAATGATTTCAAATATATGGAGAAAAACGAAATGG
CGCTTCAACAAGATGGCGGCCGTCATCATCATGGCGGCCGTCCTCTCGCGAGCTCGGCACAGCTGCTAGACGAGCTGGATGCTTTGGAG
R F N K M A A V I I M A A V L L P S S A Q L L D E L D A L E
GCGGAGTCATCGGCGAGGACAAGTTCCAATGTCTGGAGGCGATGTCATCCCCAGGATGCGTACTGTACGGGAAGATGCTGCTCCG
A E C I G E D K F Q C L E G S C I P Q D A Y C D G K I D C P
GAGGGCAGCGATGAGAATTTTTGTCCGACCCACCTCCAGACCCGGAATTTCTGCAACAAAACCCACCCTTCTTGTGCAACGACAAGCTG
E G S D E N F C P H H L P D P E F C N K T H H F L C N D K L
AAGTGCATCCCGTTGTCGTGGATTGTGAACAACGATACTGATTGCAACGATGGCAGCGACGAGGTTAACTGCACCGATGCTACGAATCAT
K C I P L S W I C N N D T D C N D G S D E V N C T D A T N H
TCAACTAATAAACTTGAAGGATTTCTCATGCGACGAAGCAAGACCTGTATATCAACGCTATGGATGTGCGACGGGTTTACGATTGC
S T N K T C K G F S C D E G K T C I S T L W M C D G F Y D C
CAAGACAAAACCGACGAGATCATAGAAGAAATGTCAACCACAAATACCGGAACCATCATGCAGGACCCGCTGTATTGCTTGAGCGAG
Q D K T D E I I E E N C H H K Y R N H I M Q D P L Y C L S E
TTGAGCACAGGCGAGCAGCACCCTACTGCTCAGATTGCTCTACTGCTGCGGGGTGATATGATGTGCGATGGCATTCCCGACTGCGCG
L S T G E Q H H Y C S S Y C L P G D M M C D G I P D C R
GATGGCAGTGAGGGGACCTTGTGTGCTAATTGGACCAACAATGTGTACTGCGAGAAAAAACCCATGCGTAGAAAAACAAAGGATGC
D G S D E G P F C A N W T T M C T A E K N P C V E N I T R C
TTCCAGACCGCCACGGTCCCACTTGCATGTGCGAGAGTTTCGCCAACGAGAAGAAATTAACATACGAGAAGAAATTTGCGAAGACGTA
F P D R N G P T C M C E S F A N E K K F N Y E K K I C E D V
GATGAGTCGCGACAACCTCAAGCCTCACTGCTCGCAGCTGCGAGAATGCAGAAGGAAGGTACATTTGCGAGTGGCAGGAGGTACACC
D E C A Q L K P H C S H Y C E N A E G R Y I C S C D E G G Y T
ACAGACCCATTCACTTACCTCTGCTATGCTACTGGACCTGAAGCCTGATATTCTTACCACGGCAGACAAAGATAGCTTTGGTGAATA
T D P F S Y L C Y A T G P E G L I F F T T A D K I A L V K I
AAGAGCAAACTAACTCATATAGCGCAAGATATAAACAAGCTACCGGTGTATCTTACGACGGTACATATGTGATCGGTGGTACGACG
K S K H K L I I A Q D I K Q A H G V S Y D G T Y V Y W V Q T
GAGCAGGGACCAAGCTATCATGCGGGCGCAGCTGGAGGACTTTGCGAAGACCAAGCAAGTGCTAGTGAGCATTTGGCTTGAAGACCCG
E Q G H A I M R A Q L E D F A K T K Q V L V I G L E D P
GGCGACATCGCCATAGACTGGCTGGGGGACACCTGTACTTCAGTGACGTGGAAGGGGAGCCATCTCCGCTCTGTCGCACTGACGGCTCC
G D I A I D W L G G H L Y F S D V E R G A I S V C R T D G S
ATGTGCACTAAGTTCACACTAAGCGAAACAGCCAGATTCGTCACCTTGTATGTTAAGAACGGGACCATGTACTGGGACGATTGGGCAC
M C T N L H T N A K Q P R F V T L D V K N G T M Y W A D W H
CACAGCCCTCATCATGGCTCGTATGGACGGCTCCAGCCCGAGGTCCTCATCGACAGCTTACACCTTCGCCACAGGATGACGC
H R P L I M M A R M D G S Q P E V L I D S L H T F A T G L A
CTGGATCCCTAAGCGGACGGCTGTACTACGTGGACAAGCATCAAGGTGTTCAAACCTGGACAGCAGGCGAGGTTACTCACTCTTCGAG
L D I P N G R L Y Y V D K T I K V F K L D S R L D S R L F E
GAGCCATTCCACCATCCGTACGCCATCGCGGTGTTTCGAGAACCACATCTTCTGGAGCGACTGGACGTCCAACAGCATCCAGACCATAGAC
E P F H H P Y A I A V F E N T I F W S D W T S N S I Q T I D
AAGTCGACGGCCCTCCTCAAGAGGTCTATGCTCATCACTCTGGACACTCCGATCTGATGATATGATATACCAACAGTGTGTAC
K L H G P S S K R S M L I T L D T P I Y D M H I Y H P V L Y
GCGAATATACACAACCCATCGGCCAACCGACCTGTTCCTCCACCTGTGTCTTAGGGTCACCAACACCCCGTGACTTGGCGCTGCCCCACC
A N I H N P C A N A T C S H L C T L R V T N T C A C P T
GGCATGGTGCTCATGGGAACAATTGCGAAGCTTAAGAAGATTACCACCCCTTTACCTAGTGGTGGGAGGAGGCTTTCTCTTCGCGC
G M V L H G N N C E L K E D Y H P L Y L V V G G G S F F S R
CTGGACTACAACCGCTGGGAAACCCGAGGTCCACACCGCATCTTTGATATAGGACGAGTTCAAGGATGGCTTATGATAATACAAGA
L D Y N S L G N P E V H T T H F D I G R V Q A M A Y A D N T R
GACACTGTATACCTACGACGGCCGCAAGACCTCACTCACTCAACATGAGTGACTTCACGCTCGGCATACGACCATGCTGCTCTG
D T L Y I Y D G Q R K T I N Y I N M S D F T L G I T H L F L
CTGAAAGGCTGGAGGACATTTGATATGGACTACGATACGTCATGATTCCTTATACCTGGTGGACGCTGGACGGCATCTCATCGAG
L K G L E D I V D M D Y D Y V T D S L Y L V D A G R H F I E
GTGGTTTCCCTCCGACCCAGCAGAGGGCGCTGCTGTTACAGTTTCGCGGAAGACGAGACACCCGTCAGCATCTGCGTCATGCCGATTAT
V V S L R T Q Q R A L L F R F A E D E T P V S I C V M P D Y
GGGAAGAAATGCTTTGGCAATAATGGTAAACGAGGAAACAAAATCTTCTGCATCGACAGCATTGGTCTGAGCGGACAGACAG GAGC
G K M L V A I M V N E E N K I F C I D S I G L D G Q D R E H
CTCATTAGGACTGACATAAGAGGGCCGAGGATCCGGCTGGGCTACGACTCCGAAATGGACGTGGTGTACATGGCCGATGACGGAACCGG
L I R T I R G P R I R L G Y D S E M D V V Y Y M A D D G N G
CTCATCGACCTCATGATCCTGAGGGCACTGGCAGAGACCTTCAGGATGTCTCCACACAGTAACACGATGGAGGTGACGACATCC
L I D L M H P E G T G R E T F R H V S T V T S M E V T D S
TACCTGTCTGACGGACCGGAAGGCGAGGTTATGCTGCTCAACGCTGCACGAGGCTCGCACAAATATTAGGAGTTTGTAGTTTACGATG
Y L F W T D R K A R L L Y W S N V H E A S H N I R S F E F T M
TTCCCCGAAAACACTCAGCTGCACATCCAAGCGACATCTCTCCCCGACCCCTAAACCCCTCCTTAACACAGCTGTGCTGATATCC
F P E N T Q L H I Q A T Y S P P D P L N P L L N H T C R T S
CACCCCTGCTCCACATTTGCGTCCAAACCCCGACGCTCCCTTCTACCCACCGCTCTCGCAAAACAGTACCCAGAAAGTTTAGGG
H P C S H I C V Q T P H A P L S T H R S R K T S T P E S L G
TACAGGTGCTTTTGTCCCCCGGCTCTCTCTGTCGAGGGGACCTGTACCTGCTAGCTACATGTAAGCGAAAGAGTTGTACTGCCAT
Y R C F C P P G L L L V E G G T C T L L A T C K A K E L L Y C H
ATAAGAACGAGTGCGTCCCAATGGAAGTACTGCGATGGAGTAAAGGACTGTAAGGATGGTGAAGATGAATATGATTGTAAGGAAAGC
I S N E C V P N G K Y C D G V K D C K D G E D E Y D C K E S
TCGAACAAAACCTCCAAAAGTCGGCACTTTGTGCGTGTGAGGCGAGATTCCTTGCAATGGCGTTTGTCATTCAACAAAACGAACTTGCAT
S N K T P K V G T L C V S G Q I P C N G V C I H Q N E T C T
GAAAAAATAATAGTACCAGCAGTAATAAAACAGGTCCAAATTTGCGCAAGCACAGAATACCAGGTATTGTGACGACCTCCAGAGTTTGC
E K N N S T S S N K T G P I C A S T E Y Q V L C S T S R V C
TTGGAACCGCGCAGATGTGCGATGGGCACCTGGACTGCTACTGAGAACACGACGAGAAACCGAAAGTGTGCGATTCCTGGTGTGTCAG
L E R A Q M C D G H L D C P T E N D E K P K V C D S L V C Q
GACCATGAGTAGAGGTGCCACAGGCTTGTATTTACAAACCTTTGTGTCGATGGCGAGCCAGCTGCTCGGAGCTGGTGGAGGAA
D H E Y R C A T G S C I Y K A N F V C D G E P D C S D W S D E
GTGAATTCGACTAAGTCTGTGTTGTTTCTACCGGTGCCGACGAAGATGTATGAACTGAAGAAACGCTGCGATGGAAACAG
V N C T K S C G L G F Y R C R S K E C I E L K K R C D G K Q
GATTGTCTTGACCGTTGATGAGGAGGACTGTGAGGAACCATCTCGGAGTTTGAAGTGGGAACCTGCCAGTGTGCACTGAACATGAG
D C L D R S D E E D C E E P S S E F E V G N L P V C T E H E
CACACATCGGAAGTGAATAGGAGCATTTGCATACCGCTTACAGCAGCGTGTAAACAAGGTCGAATGTCCGGGGGTACAGTAATC
H T C E L N R S I C I P L T A G R C N N K V E C P G G T D E I

图 1 亚洲玉米螟 *VgR* 基因序列及翻译的氨基酸序列

The start codon ATG and stop codon TGA are underlined; A signal peptide is shown in boxes; Glycosylation sites are wave underlined; The shaded area is the transmembrane domain; Tailing signal is double-underlined.

的表达高峰期不同, 如 *VgR* 基因表达量在甜菜夜蛾雌成虫羽化 48 h 时达到最高; 在烟粉虱 MEAM1 隐种雌成虫羽化 7 d 时达到最高; 在黑尾叶蝉 *Nephotettix cincticeps* 雌成虫羽化 16 d 时达到最高 (程璐等, 2013; 陈利鹏等, 2016; Zhao *et al.*, 2018)。这为害虫防治提供有利依据。雌成虫各组织中, *OfVgR* 基因在卵巢中的表达量最高, 脂肪体等其他组织中低表达。这与 *VgR* 基因在红斑尼葬甲 *Nicrophorus vespilloides* 卵巢中高表达、脂肪体中低表达结果一致 (Roy-Zokan *et al.*, 2015)。 *OfVgR* 基因在不同发育阶段和

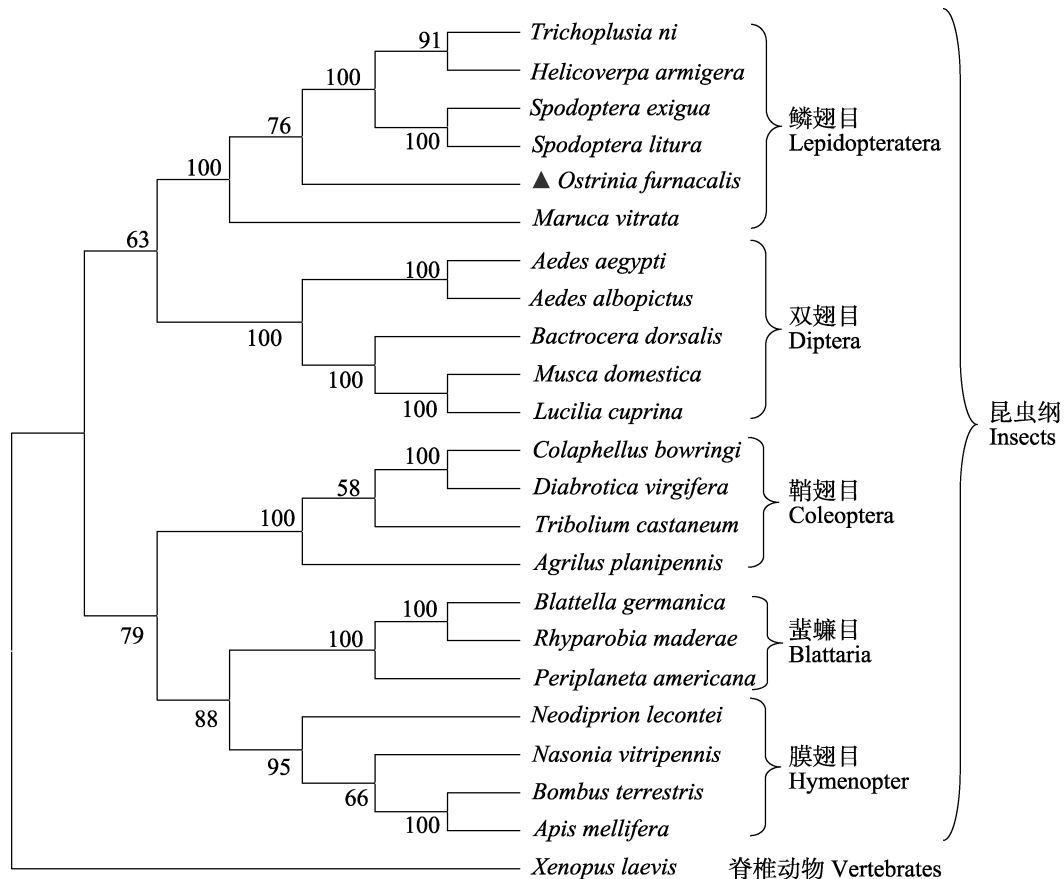


图 2 采用邻接法构建昆虫 VgR 序列的系统进化树

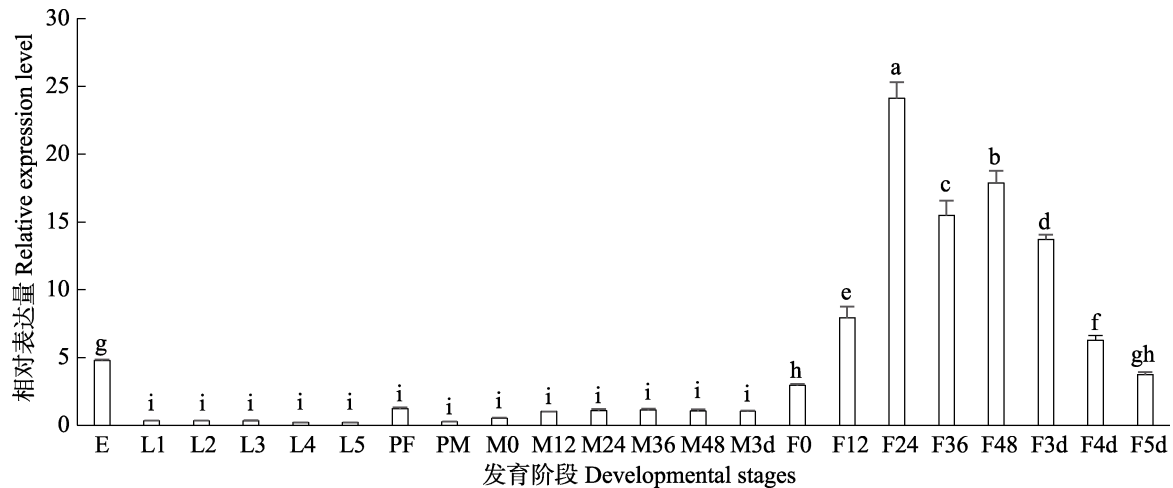
Fig. 2 Phylogenetic tree of insect VgR sequences constructed by Neighbor-Joining method

VgR 来源物种及 GenBank 登录号: 粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* (XP-026728462.1); 棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (AGF33811.2); 甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (AOX13593.1); 斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (ADK94033.1); 亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* (MN058042); 豆荚螟 *Maruca vitrata* (AXY55007.1); 埃及伊蚊 *Aedes aegypti* (AAC28497.1); 白纹伊蚊 *Aedes albopictus* (XP-019562857.1); 桔小食蝇 *Bactrocera dorsalis* (AGE83235.1); 家蝇 *Musca domestica* (XP-01a9894781.1); 铜绿蝇 *Lucilia cuprina* (XP-023294296.1); 大猿叶甲 *Colaphellus bowringi* (AZN28756.1); 玉米根叶甲 *Diabrotica virgifera* (AQS83398.1); 赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* (XP-015837722.1); 白蜡窄吉丁 *Agrilus planipennis* (XP-025835220.1); 德国小蠊 *Blattella germanica* (CAJ19121.1); 马德拉蜚蠊 *Rhyparobia maderae* (BAE93218.1); 美洲大蠊 *Periplaneta americana* (BAC02725.2); 松叶峰 *Neodiprion lecontei* (XP-015509591.1); 金小蜂 *Nasonia vitripennis* (XP-008217630.1); 蜜蜂 *Apis mellifera* (XP-026295652.1); 欧洲熊蜂 *Bombus terrestris* (XP-020723551.1); 非洲爪蟾 *Xenopus laevis* (BAA22145.1)。采用 MAGA 6.0 软件的邻接法 (NJ) 生成系统进化树, 利用 Bootstrap 检测进化树分支置信度 (1 000 次计算), 分支上的数值表示置信度。Origin species of VgRs and their GenBank accession numbers. The phylogenetic tree was generated by MEGA 6.0 using the Neighbor-Joining method. The topology was tested using bootstrap analyses (1 000 replicates). Numbers at nodes are bootstrap values.

雌成虫不同组织中的特异性表达, 表明 VgR 在亚洲玉米螟卵期和雌成虫生殖发育中发挥重要作用。

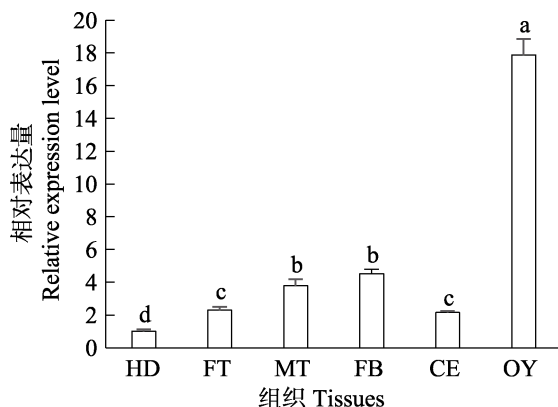
本研究显示, *OfVgR* 基因表达量在 UV-A 照射 0.5、1 和 1.5 h 后明显比对照低, 可能是因为 UV-A 对亚洲玉米螟造成了胁迫, 为保护自身免

受 UV 胁迫带来的损伤, 不断增强防御系统抵抗胁迫 (Meng *et al.*, 2009), 从而消耗体内能量导致 *OfVgR* 基因表达量下降。在 UV-A 照射 2.5、3 和 3.5 h 后, *OfVgR* 表达量相比对照显著升高, 且在 3 h 时表达量达到最高, 表明亚洲玉米螟适应一段时间, 在自身防御范围内, UV-A 照射可

图3 亚洲玉米螟 *VgR* 基因在不同发育阶段中的表达模式Fig. 3 The expression pattern of *VgR* gene in different developmental stages of *Ostrinia furnacalis*

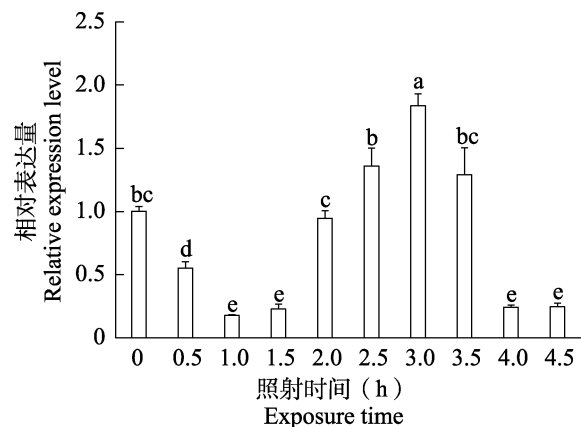
E: 卵; L1-L5: 1-5 龄幼虫; PF/M: 雌/雄蛹; M0-M48: 羽化 0-48 h 的雄虫; M3d: 羽化 3 d 的雄虫; F0-48: 羽化 0-48 h 的雌虫; F3d-F5d: 羽化 3-5 d 的雌虫。以 M3d 中表达量为基准。图中数据为平均值±标准误, 不同字母表示不同发育阶段间的表达量存在显著性差异 ($P < 0.05$, Duncan's 多重比较)。下图同。

E: Egg; L1-L5: 1st-5th instar larvae; PF/M: Female/male pupae; M0-M48: 0-48 hour-old copulatory male adults after eclosion; M3d: 3 day-old male adults eclosion; F0-F48: 0-48 hour-old female adults after eclosion; F3d-5d: 3-5 day-old female adults eclosion. The expression levels of *VgR* gene were normalized to that in 3 day-old male adults. Data in the figure are mean $\pm$ SE, and histograms with different letters indicate significant difference in expression levels at different stages of development ($P < 0.05$, Duncan's multiple range test). The same below.

图4 亚洲玉米螟 *VgR* 基因在雌成虫不同组织中的表达模式Fig. 4 The expression pattern of *VgR* gene in different tissues female adults of *Ostrinia furnacalis*

HD: 头; FT: 足; MT: 中肠; FB: 脂肪体; CE: 表皮; OY: 卵巢。以 HD 中表达量为基准。
HD: Head; FT: Foot; MT: Midgut; FB: Fat body; CE: Cuticle; OY: Ovary. The expression levels of *VgR* gene were normalized to that in the head of female adults.

以诱导 *OfVgR* 基因的表达。这与 UV-A 照射能诱导棉铃虫体内应激基因 HSPs、JNK 的表达, 并增加产卵量的结果相符 (张长禹, 2010; 王智健

图5 亚洲玉米螟雌成虫在不同时长 UV-A 胁迫下的 *VgR* 基因表达模式Fig. 5 The expression pattern of *VgR* gene in female adults of *Ostrinia furnacalis* exposed to UV-A for different time

以照射时间为 0 h (CK) 的表达量为基准。

The expression levels of *VgR* gene were normalized to that at 0 h (CK).

和牛长缨, 2014; 刘小飞等, 2019)。在 UV-A 照射 4 h 和 4.5 h 后, *OfVgR* 表达量显著下降。这可能是因为长时间 UV-A 胁迫对虫体造成的损

伤超过了其体内应激基因的保护作用 (Wang *et al.*, 2014), 导致了 *OvVgR* 基因表达量降低。该结果与棉铃虫在受到较长时间的 UV-A 胁迫后, 抗氧化能力和生殖力均下降的结论一致 (Meng *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2011)。结果表明 UV-A 辐射对 *OvVgR* 基因的表达有重要影响, 并与应激和防御反应密切相关 (Sang *et al.*, 2012; Zhou *et al.*, 2018)。

亚洲玉米螟 *OvVgR* 在卵和雌成虫卵巢中特异性表达, 一定时间的 UV-A 照射能诱导 *OvVgR* 表达, 长时间则抑制其表达。该结果进一步为揭示 UV-A 胁迫影响亚洲玉米螟生殖的分子机制奠定了基础。

参考文献 (References)

- Ali A, Rashid MA, Huang QY, Lei CL, 2016. Effect of UV-A radiation as an environmental stress on the development, longevity, and reproduction of the oriental armyworm, *Mythimna separate* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Science and Pollution Research*, 23(17): 17002–17007.
- Amdam GV, Page RE, Fondrk MK, Brent CS, 2010. Hormone response to bidirectional selection on social behavior. *Evolution Development*, 12(5): 428–436.
- Chen LP, Du YP, Fang Q, Yao HW, Ye GY, 2016. Molecular cloning, sequence analysis and expression profiling of vitellogenin receptor gene in the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps*. *Acta Entomologica Sinica*, 59(9): 925–937. [陈利鹏, 杜玉萍, 方琦, 姚洪渭, 叶恭银, 2016. 黑尾叶蝉卵黄原蛋白受体基因 cDNA 的克隆、序列分析及表达模式. 昆虫学报, 59(9): 925–937.]
- Chen ME, Lewis DK, Keeley LL, Pietrantonio PV, 2004. cDNA cloning and transcriptional regulation of the vitellogenin receptor from the imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Molecular Biology*, 13(2): 195–204.
- Cheng L, Guo JY, Liu SS, Ye GY, 2013. Molecular cloning, sequence analysis and developmental expression profile of vitellogenin receptor gene in the whitefly *Bemisia tabaci* Middle East-Asia Minor 1. *Acta Entomologica Sinica*, 56(6): 584–593. [程璐, 郭建洋, 刘树生, 叶恭银, 2013. 烟粉虱 MEAM1 隐种卵黄原蛋白受体基因 cDNA 的克隆、序列分析及在不同发育时期的表达. 昆虫学报, 56(6): 584–593.]
- Davis CG, Elhammer A, Russell DW, Schneider WJ, Kornfeld S, Brown MS, Goldstein JL, 1986. Deletion of clustered O-linked carbohydrates does not impair function of low density lipoprotein receptor in transfected fibroblasts. *The Journal of Biological Chemistry*, 261(6): 2828–2838.
- Ge LQ, Wu JC, 2010. Research progress in insect vitellin and its hormone regulation. *Chinese Bulletin of Entomology*, 47(2): 236–246. [戈林泉, 吴进才, 2010. 昆虫卵黄蛋白及其激素调控的研究进展. 昆虫知识, 47(2): 236–246.]
- Guo H, Han XH, Xu ZC, 2012. Effect comparison of different wavelengths insecticidal lamps in lepidopteran pests trapping. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 40(2): 146–149. [郭虹, 韩献华, 许志春, 2012. 不同波长杀虫灯对鳞翅目害虫的诱杀效果. 山西农业科学, 40(2): 146–149.]
- Herren JK, Paredes JC, Schüpfer F, Lemaitre B, 2013. Vertical transmission of a *Drosophila* endosymbiont via cooption of the yolk transport and internalization machinery. *mBio*, 4(2): e00532.
- Huo Y, Liu WW, Zhang FJ, Chen XY, Li L, Liu QF, Zhou YJ, Wei TY, Fang RX, Wang XF, 2014. Transovarial transmission of a plant virus is mediated by vitellogenin of its insect vector. *PLoS Pathogens*, 10(3): e1003949.
- Kim KN, Yun CN, Sin UC, Huang ZJ, Huang QY, Lei CL, 2018. Green light and light stress in moth: Influence on antioxidant enzymes in the oriental armyworm, *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Science and Pollution Research*, 25(35): 35176–35183.
- Kuhlmann F, Mülle C, 2010. Impacts of Ultraviolet Radiation on Interactions Between Plants and Herbivorous Insects: A Chemo-Ecological Perspective. *Progress in Botany*. Berlin: Springer Press. 305–347.
- Lin WJ, Chien CY, Tsai CL, Chen ME, 2015. A nonovary-specific vitellogenin receptor from the oriental fruit fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 90(4): 169–180.
- Lin Y, Meng Y, Wang YX, Luo J, Katsuma S, Yang CW, Banno Y, Kusakabe T, Shimada T, Xia QY, 2013. Vitellogenin receptor mutation leads to the oogenesis mutant phenotype “scanty vitellin” of the silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Biological Chemistry*, 288(19): 13345–13355.
- Liu N, Zhang TS, Li ZZ, Duan LJ, Li SQ, Dong H, Cong B, 2017. Selection of the reference genes in *Ostrinia furnacalis* (Guenée) under diapause and different insect states. *Journal of Environmental Entomology*, 39(3): 611–617. [刘宁, 张统书, 李忠洲, 段立佳, 李帅强, 董辉, 丛斌, 2017. 滞育及不同虫态下亚洲玉米螟内参基因的筛选. 环境昆虫学报, 39(3): 611–617.]
- Liu W, Guo S, Sun D, Zhu L, Zhu F, Lei CL, Sheng L, Phelps B, Wang XP, 2019. Molecular characterization and juvenile hormone-regulated transcription of the vitellogenin receptor in the cabbage beetle *Colaphellus bowringi*. *Comparative*

- Biochemistry and Physiology Part A*, doi: 10.1016/j.cbpa.2018.12.004.
- Liu X, Shen GM, Xu HR, He L, 2016. The fenprothrin resistant *Tetranychus cinnabarinus* showed increased fecundity with high content of vitellogenin and vitellogenin receptor. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, doi: 10.1016/j.pestbp.2016.04.010
- Liu XF, Meng JY, Zhao XC, Zhang CY, 2019. cDNA cloning and expression profiling of the c-Jun N-terminal kinase gene and its response to UV-A stress in *Helicoverpa armigera*. *Acta Entomologica Sinica*, 62(4): 407–417. [刘小飞, 孟建玉, 赵晓超, 张长禹, 2019. 棉铃虫 c-Jun 氨基末端激酶基因的克隆、表达谱及对 UV-A 胁迫的响应. 昆虫学报, 62(4): 407–417.]
- Livak KJ, Schmittgen TD, 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C_t}$ method. *Methods*, 25(4): 402–408.
- Lu K, Shu Y, Zhou J, Zhang X, Zhang X, Chen M, Yao Q, Zhou Q, Zhang W, 2015. Molecular characterization and RNA interference analysis of vitellogenin receptor from *Nilaparvata lugens* (Stål). *Journal of Insect Physiology*, doi: 10.1016/j.jinsphys.2015.01.007.
- Meng JY, Zhang CY, Zhu F, Wang XP, Lei CL, 2009. Ultraviolet light-induced oxidative stress: Effects on antioxidant response of *Helicoverpa armigera* adults. *Journal of Insect Physiology*, 55(6): 588–592.
- Morrow G, Samson M, Michaud S, Tanguay RM, 2004. Overexpression of the small mitochondrial Hsp22 extends *Drosophila* life span and increases resistance to oxidative stress. *FASEB Journal*, 18(3): 598–592.
- Prieto-Ruiz I, Garzo E, Moreno A, Dáder B, Medina P, Viñuela E, Fereres A, 2019. Supplementary UV radiation on eggplants indirectly deters *Bemisia tabaci* settlement without altering the predatory orientation of their biological control agents *Nesidiocoris tenuis* and *Sphaerophoria rueppellii*. *Journal of Pest Science*, 92(3): 1057–1070.
- Qian C, Fu WW, Wei GQ, Wang L, Liu QN, Dai LS, Sun Y, Zhu BJ, Liu CL, 2015. Identification and expression analysis of vitellogenin receptor from the wild silkworm, *Bombyx mandarina*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 89(4): 181–192.
- Qian RG, 1982. Preliminary report on ovarian anatomy and application of corn borer. *Entomological Knowledge*, 19(5): 15–17. [钱仁贵, 1982. 玉米螟卵巢解剖及应用初报. 昆虫知识, 19(5): 15–17.]
- Qiao L, Zheng JW, Cheng WN, Li YP, 2008. Impact of 4 different artificial fodders on life span of asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée). *Journal of Northwest A&F University (Nat. Sci. Ed.)*, 36(5): 109–112. [乔利, 郑坚武, 成卫宁, 李怡萍, 2008. 不同饲料配方对亚洲玉米螟生长发育和繁殖的影响. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 36(5): 109–112.]
- Roy-Zokan EM, Cunningham CB, Hebb LE, McKinney EC, Moore AJ, 2015. Vitellogenin and vitellogenin receptor gene expression is associated with male and female parenting in a subsocial insect. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1809): 201–209.
- 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, 郭墅濠, 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.]
- Sang W, Ma WH, Qiu L, Zhu ZH, Lei CL, 2012. The involvement of heat shock protein and cytochrome P450 genes in response to UV-A exposure in the beetle *Tribolium castaneum*. *Journal of Insect Physiology*, 58(6): 830–836.
- Schonbaum CP, Lee S, Mahowald AP, 1995. The *Drosophila* yolkless gene encodes a vitellogenin receptor belonging to the low density lipoprotein receptor superfamily. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92(5): 1485–1489.
- Shang F, Niu JZ, Ding BY, Zhang Q, Ye C, Zhang W, Smagghe G, Wang JJ, 2018. Vitellogenin and its receptor play essential roles in the development and reproduction of the brown citrus aphid, *Aphis (Toxoptera) citricidus*. *Insect Molecular Biology*, 27(2): 221–233.
- Tufail M, Takeda M, 2009. Insect vitellogenin/lipophorin receptors: molecular structures, role in oogenesis, and regulatory mechanisms. *Journal of Insect Physiology*, 55(2): 88–104.
- Wang JW, 2016. Molecular cloning and expression profiling of vitellogenin receptor gene in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. Master dissertation. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University. [王加伟, 2016. 小菜蛾卵黄原蛋白受体基因的克隆与表达模式分析. 硕士学位论文. 福州: 福建农林大学.]
- Wang JW, Peng L, Zou MM, Yang YF, Wang L, You MS, 2016. A review of insect vitellogenin receptors (VgRs) and their fundamental functions. *Journal of Environmental Entomology*, 38(4): 831–842. [王加伟, 彭露, 邹明民, 杨一帆, 汪蕾, 尤民生, 2016. 昆虫卵黄原蛋白受体(VgRs)及其主要功能综述. 环境昆虫学报, 38(4): 831–842.]
- Wang LC, Li ZG, Li J, Han SC, 2016. Trapping effect of the trap lamp with different wavelengths on the pest in mangrove forest. *Journal of Environmental Entomology*, 38(5): 1028–1031. [王林聪, 李志刚, 李军, 韩诗畴, 2016. 不同波长诱虫灯对红树林主要害虫的诱集作用. 环境昆虫学报, 38(5): 1028–1031.]

- Wang LJ, Zhou LJ, Zhu ZH, Ma WH, Lei CL, 2014. Differential temporal expression profiles of heat shock protein genes in *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) under ultraviolet A radiation stress. *Environmental Entomology*, 43(5): 1427–1434.
- Wang ZJ, Niu CY, 2014. Effect of UV irradiation on egg laying quantity, HMG-Co A reductase and vitellogenin gene expression in *Helicoverpa armigera*. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 33(2): 46–50. [王智健, 牛长纓, 2014. UV 照射对棉铃虫产卵量及 HMG-Co A 还原酶和卵黄原蛋白基因表达量的影响. 华中农业大学学报, 33(2): 46–50.]
- Wang ZY, Lu X, He KL, Zhou DR, 2000. Review of history, present situation and prospect of the Asian maize borer research in China. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 31(5): 402–412. [王振营, 鲁新, 何康来, 周大荣, 2000. 我国研究亚洲玉米螟历史、现状与展望. 沈阳农业大学学报, 31(5): 402–412.]
- Wei GS, Zhang QW, Zhou MZ, Wu WG, 2002. Characteristic response of the compound eyes of *Helicoverpa armigera* to light. *Acta Entomologica Sinica*, 45(3): 323–328. [魏国树, 张青文, 周明群, 吴卫国, 2002. 棉铃虫复眼光反应特性. 昆虫学报, 45(3): 323–328.]
- Xie YF, Zhang YC, 2018. Occurrence characteristics and comprehensive control techniques of corn borer in Ruili city, Yunnan province. *Agricultural Engineering Technology*, 38(32): 28–29. [谢燕芬, 张云苍, 2018. 云南瑞丽市玉米螟的发生特点及综合防治技术. 农业工程技术, 38(32): 28–29.]
- Xu L, 2016. Research on the phototaxis of *Harmonia axyridis*, *Ostrinia furnacalis* and *Bemisia tabaci*. Master dissertation. Changsha: Hunan Agricultural University. [徐练, 2016. 异色瓢虫、玉米螟和烟粉虱的趋光性研究. 硕士学位论文. 长沙: 湖南农业大学.]
- Yang ZY, Wu WG, Feng HP, Wu W, 1998. Cotton bollworm and corn borer adult eye reaction characteristics of comparative study. *Acta Biophysica Sinica*, 14(4): 713–718. [杨智勇, 吴卫国, 冯汉平, 吴炜, 1998. 棉铃虫和玉米螟成虫复眼光反应特性的比较研究. 生物物理学报, 14(4): 713–718.]
- Yao Q, Xu S, Dong YZ, Que YL, Quan LF, Chen BX, 2018. Characterization of vitellogenin and vitellogenin receptor of *Conopomorpha sinensis* Bradley and their responses to sublethal concentrations of insecticide. *Frontiers in Physiology*, doi: 10.3389/fphys.2018.01250.
- Zhang CY, 2010. Study on the reproductive compensation of *Helicoverpa armigera* under UV stress and cloning and expression of *Hsps* genes. Doctoral dissertation. Wuhan: Huazhong Agricultural University. [张长禹, 2010. UV 胁迫下棉铃虫生殖补偿研究及 *Hsps* 基因的克隆与表达. 博士学位论文. 武汉: 华中农业大学.]
- Zhang CY, Meng JY, 2018. Identification of differentially expressed proteins in *Ostrinia furnacalis* adults after exposure to ultraviolet A. *Environmental Science and Pollution Research*, 25(25): 25071–25079.
- Zhang CY, Meng JY, Wang XP, Zhu F, Lei CL, 2011. Effects of UV-A exposures on longevity and reproduction in *Helicoverpa armigera*, and on the development of its F_1 generation. *Insect Science*, 18(6): 697–702.
- Zhang CY, Meng JY, Yang KX, 2017. Population dynamics of light-trap collection of *Ostrinia furnacalis* in Guizhou province. *Guizhou Agricultural Sciences*, 45(2): 77–80. [张长禹, 孟建玉, 杨开霞, 2017. 贵州省亚洲玉米螟的种群发生动态. 贵州农业科学, 45(2): 77–80.]
- Zhang L, 2013. The effects of long-term different intensity of UV-B radiation on the ecological parameters and feeding behavior of *Sitobion avenae* (Fabricius) (Hemiptera: Aphididae). Master dissertation. Yangling: Northwest A&F University. [张丽, 2013. 不同强度 UV-B 长期胁迫对麦长管蚜种群生态学参数和取食行为的影响. 硕士学位论文. 杨凌: 西北农林科技大学.]
- Zhao J, Sun Y, Xiao LB, Tan YA, Jiang YP, Bai LX, 2018. Vitellogenin and vitellogenin receptor gene expression profiles in *Spodoptera exigua* are related to host plant suitability. *Pest Management Science*, 74(4): 950–958.
- Zhou LJ, Dong YC, Liu ZX, Ma WH, Zhu ZH, Lei CL, 2018. Deep sequencing reveals new insights into the transcriptomic response to UVA radiation in the heads of *Drosophila melanogaster* meigen, 1830 (Diptera: Drosophilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 120(1): 211–226.
- Zhu L, Wang ZH, Gong YJ, Reng ZH, Jin GH, Chen JC, Wei SJ, 2016. Efficiency of UV-absorbing film in the management of pest insects and its effects on the growth and quality of eggplants. *Acta Entomologica Sinica*, 59(2): 227–238. [朱亮, 王泽华, 宫亚军, 任忠虎, 金桂华, 陈金翠, 魏书军, 2016. 紫外线阻断膜防控茄子害虫效果及对植株生长和果实品质的影响. 昆虫学报, 59(2): 227–238.]