



稻纵卷叶螟 ABCG3 转运蛋白的 分子特性与基因表达谱分析*

吕柯^{1,2**} 何晓婵^{3**} 徐红星¹ 吕仲贤^{1***} 杨亚军^{1***}

(1. 农产品质量安全危害因子与风险防控国家重点实验室, 农业农村部植保生物技术重点实验室, 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 杭州 310021; 2. 南京农业大学植物保护学院, 南京 210095; 3. 金华市农业科学研究院, 金华 321000)

摘要 【目的】三磷酸腺苷结合盒转运子(ATP-binding cassette transporters, ABC 转运蛋白)是广泛存在于各生物体内的一类跨膜蛋白, 参与生物体内营养物质及外源毒物的转运。明确稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* ABCG3 的分子特性与表达谱特征, 是开展该基因功能研究的基础。【方法】利用生物信息学方法分析稻纵卷叶螟 ABCG3 转运蛋白的分子特性, 利用定量 PCR 技术分析了其时空表达谱。【结果】稻纵卷叶螟 ABCG3 含有一个跨膜结构域(TMD)和核酸结合结构域(NBD), 属于半转运蛋白, 包含 1 055 个氨基酸, 分子量和等电点分别为 118.95 ku 和 8.78, 表达位置位于内质网。稻纵卷叶螟 ABCG3 蛋白包含 43.51%的 α -螺旋、7.01%的 β -转角、18.29%的片层和 31.18%的无规则卷。通过建立稻纵卷叶螟 ABCG3 与其他 5 种鳞翅目昆虫的 ABCG 亚家族系统发育进化树, 发现稻纵卷叶螟 ABCG3 与黑脉金斑蝶 *Danaus plexippu* 亲缘关系最为接近。稻纵卷叶螟 ABCG3 基因在各龄期中及在前肠、中肠、后肠、血淋巴和脂肪体中均有表达, 其中在 5 龄幼虫中的表达量高于其他龄期, 血淋巴和脂肪体中的表达量较高。【结论】本研究明确了稻纵卷叶螟 ABCG3 蛋白的结构特征及时空表达特征。这对于阐明稻纵卷叶螟 ABC 转运蛋白家族的结构特征和表达模式具有重要意义, 为今后稻纵卷叶螟 ABC 转运蛋白的功能研究奠定基础。**关键词** 稻纵卷叶螟; ABC 转运蛋白; 蛋白结构; 表达分析

Molecular characteristics and gene expression of the *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée) ABCG3 transporter protein

LÜ Ke^{1,2**} HE Xiao-Chan^{3**} XU Hong-Xing¹ LÜ Zhong-Xian^{1***} YANG Ya-Jun^{1***}

(1. State Key Laboratory Breeding Base for Zhejiang Sustainable Pest and Disease Control; Key Laboratory of Biotechnology in Plant Protection, Ministry of Agriculture and Rural Affairs; Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; 2. College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 3. Jinhua Academy of Agricultural Sciences, Jinhua 321000, China)

Abstract 【Objectives】To improve understanding of the characteristics and expression profile of the *Cnaphalocrocis medinalis* ABCG3 protein, one of the ATP-binding cassette transporter (ABC transporter) transmembrane proteins found in many organisms that is involved in the transport of nutrients and exogenous toxins. 【Methods】We used bioinformatics to investigate the molecular properties of the *C. medinalis* ABCG3 transporter protein, and RT-qPCR to determine its expression patterns in different larval instars and tissues. 【Results】*C. medinalis* ABCG3 is a half-transporter protein with 1 055 amino acids, a molecular weight of 118.95 ku and an isoelectric point of 8.78. It has a transmembrane domain (TMD) and a nucleic acid binding domain (NBD). The protein is predicted to be located in the endoplasmic reticulum, and has a 43.51% α -helix, a 7.01% β -angle, a 18.29% lamellae and a 31.18% irregular roll. A phylogenetic tree of *C. medinalis* ABCG3 and that of five

*资助项目 Supported projects: 国家水稻产业技术体系(CARS-01); 浙江省自然科学基金(Y20C140011)

**共同第一作者 Co-first authors, E-mail: 942812097@qq.com; 164607454@163.com

***共同通讯作者 Co-corresponding authors, E-mail: luzxmh@163.com; yargiuneyon@163.com

收稿日期 Received: 2022-06-23; 接受日期 Accepted: 2022-08-19

other lepidopteran species suggests that *C. medinalis* ABCG3 is most closely related to that of the monarch butterfly (*Danaus plexippus*). The ABCG3 gene was found to be expressed in all larval instars and tissues that were investigated. Expression was higher in fifth instar larvae than in other instars, and higher in the hemolymph and fat body than in other tissues. **[Conclusion]** These findings clarify the structural properties and expression patterns of the ABC transporter family in *C. medinalis*, and thereby provide a platform for further investigation of the function of ABC transporters in this species.

Key words *Cnaphalocrocis medinalis* (Guenée); ABCG transporter; protein structure; expression analysis

ABC 转运蛋白 (ATP-binding cassette transporters, ABC 转运蛋白), 又名三磷酸腺苷结合盒转运子, 是生物体内一类重要的跨膜蛋白 (Theodoulou and Kerr, 2015; Lewinson and Livnat-Levano, 2017)。典型的具有功能的 ABC 转运蛋白由两类高保守的区域组成: 负责结合和水解 ATP 的细胞质基质核酸结合结构域 (Nucleotide-binding domains, NBDs); 负责底物的识别和转运的疏水性跨膜结构域 (Transmembrane domains, TMDs) (Srikant, 2020; Choi and Ford, 2021)。完整的 ABC 转运蛋白含有 2 组 NBD 和 TMD, 称为全转运蛋白 (Fulltransporters, FTs), 含有一组 NBD 和 TMD 的 ABC 转运蛋白为半转运蛋白 (Halftransporters, HTs) (Srikant, 2020; Dahuja *et al.*, 2021)。NBD 包含若干个高度保守的核苷酸结合序列, 如 Walker A 基序、Walker B 基序、A-loop、D-loop 以及 ABC signature 等, 其中 Walker A 和 Walker B 基序普遍存在于核苷酸结合蛋白中, 而 ABC signature 仅存在于 ABC 转运蛋白中; TMD 一般由 5-6 个 α 螺旋构成跨膜通道 (Walker *et al.*, 1982; Hung *et al.*, 1998; Gaudet and Wiley, 2001; Ambudkar *et al.*, 2006)。

ABC 转运蛋白功能多样, 可介导各类化合物的运输代谢, 转运的物质包括维生素、脂质、氨基酸、机体的代谢产物以及外源化学物质等, 也可参与 DNA 修复、蛋白质翻译等生物活动 (Dean *et al.*, 2001; Davidson *et al.*, 2008; Ford and Beis, 2019)。在昆虫中, ABC 转运蛋白还在化学杀虫剂及 Bt 蛋白等外源物质的运输代谢中发挥重要作用 (Gott *et al.*, 2017; He *et al.*, 2019; Wu *et al.*, 2019; Heckel, 2021)。ABCG 转运蛋白是 ABC 蛋白家族中非常重要的一类蛋白, 参与多种昆虫的生理活动 (Davidson *et al.*,

2008)。例如, 果蝇 *Drosophila melanogaster* 的 ABCG 基因 (*white*、*scarlet* 和 *brown*) 在色素前体转运至色素细胞中具有重要的作用 (Sullivan *et al.*, 1974; Mackenzie *et al.*, 1999); 赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 和家蚕 *Bombyx mori* 的 ABCG 蛋白也与眼睛色素形成有关 (Kômoto *et al.*, 2009; Broehan *et al.*, 2013); 家蚕中 ABCG 亚家族参与了表皮中尿酸的运输 (Wang *et al.*, 2013)。ABCG 转运蛋白也在昆虫对杀虫剂或 Bt 蛋白的抗性中发挥重要功能。使用维拉帕米 (Verapamil) 对小菜蛾 *Plutella xylostella* 的 15 个 ABCG 亚家族基因进行表达抑制, 可显著提升小菜蛾对氯虫苯甲酰胺的敏感性, 基因沉默证实 ABCG6、ABCG9 和 ABCG14 可能与对氯虫苯甲酰胺的抗性有关 (Shan *et al.*, 2021)。中华按蚊 *Anopheles sinensis* AsABCG28 在拟除虫菊酯解毒过程中发挥重要作用 (He *et al.*, 2019)。PxABCG1 (也称 Pxwhite) 是小菜蛾 Bt Cry1Ac 毒素的功能受体基因, 该基因启动子区域顺式作用突变被证实与小菜蛾对 Cry1Ac 的抗性相关 (Qin *et al.*, 2021)。ABCG4 基因敲除可导致亚洲玉米螟 *Ostrinia furnacalis* 对 Cry1 蛋白产生抗性 (Gao *et al.*, 2022)。

稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 属于鳞翅目 Lepidoptera 草螟科 Crambidae, 是我国水稻上的重要的迁飞性害虫之一 (杨亚军等, 2015)。该虫主要以幼虫危害, 幼虫会将水稻叶片由两侧叶缘向中央开始纵卷, 形成虫苞后藏匿其中取食叶肉, 使水稻形成白色条斑, 从而影响光合作用, 可造成水稻减产 (吕仲贤等, 2017)。目前, 化学防治仍是防治稻纵卷叶螟的主要方法, 农药的长期不合理使用, 会增加稻纵卷叶螟对化学杀虫剂的抗性风险 (林秀秀等, 2012)。鉴于 ABC 转运蛋白的重要作用, 开展稻纵卷叶

螟 ABC 转运蛋白的研究至关重要,而弄清稻纵卷叶螟 ABC 转运蛋白的分子特性及表达谱是开展 ABC 转运蛋白的研究的基础。本文以稻纵卷叶螟 ABCG3 转运蛋白为研究对象,利用生物信息学、分子生物学等方法,系统分析了稻纵卷叶螟 ABCG3 转运蛋白的分子特性,构建了 ABCG3 基因在稻纵卷叶螟不同龄期 and 不同组织中的表达谱,为进一步明确稻纵卷叶螟 ABC 转运蛋白的生理功能,以及稻纵卷叶螟新型防治方法的研究奠定基础。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

供试稻纵卷叶螟为实验室长期饲养种群,饲养过程中未接触任何杀虫剂。饲养方法参考朱阿秀等(2015)在人工气候室中使用小麦饲喂,饲养条件温度为(26±1)℃,相对湿度为 50%-60%,光周期为 L14:D10。

1.2 稻纵卷叶螟 ABCG3 转运蛋白分子特性分析

使用 Expasy 的 ProtParam 工具(<https://web.expasy.org/protparam/>)预测蛋白的理化性质,使用 PSORTII(<https://www.genscript.com/tools/psort>)预测各蛋白在细胞中的表达位置。利用 TOPCONS(<https://topcons.cbr.su.se/>)和 PROSITE(<https://prosite.expasy.org/prosite.html>)在线分析软件预测稻纵卷叶螟 ABCG3 转运蛋白保守域结构,蛋白结构域示意图使用 IBS 软件(Illustrator for Biological Sequences, <http://ibs.biocuckoo.org/>)绘制。利用 SOPMA 分析稻纵卷叶螟 ABCG3 的二级结构特征(https://npsa-prabi.ibcp.fr/cgi-bin/npsa_automat.pl?page=npsa_sopma.html)(Geourjon

and Deléage, 1995)。

1.3 稻纵卷叶螟 ABCG3 蛋白与其他鳞翅目昆虫 ABCG 的系统发育树的构建

从 GenBank 等公共数据库中下载家蚕、烟草天蛾 *Manduca sexta*、小菜蛾、红带袖蝶 *Heliconius melpomene* 和黑脉金斑蝶 *Danaus plexippus* 共 5 种鳞翅目昆虫的 ABCG 亚家族氨基酸序列,利用 MEGA7 软件的邻位相接法(Neighbor-Joining, NJ)进行 1 000 次重复分析构建系统发育树。

1.4 稻纵卷叶螟各龄期及各组织 ABCG3 转运蛋白基因的表达分析

分别测定稻纵卷叶螟不同龄期(1-5 龄幼虫)和不同组织(4 龄幼虫前肠、中肠、后肠、血淋巴和脂肪体)中,ABCG3 转运蛋白基因的相对表达量。每个样品设置 3 个重复,1-2 龄期幼虫每个重复取 50 头,3-5 龄幼虫每个重复取 15 头,组织样品每个重复取自 15 头幼虫。以 Trizol 法提取各个样品 RNA,使用超微量分光光度计测定各 RNA 纯度。以样品 RNA 为模板,参照 cDNA 合成试剂盒说明,合成样品 cDNA。根据稻纵卷叶螟 ABCG3 的基因序列,使用 Primer3.0(<http://primer3.ut.ee>)设计定量 PCR 引物,以稻纵卷叶螟泛醇细胞色素-c 还原酶(Ubiquinol-cytochrome-c reductase, UCCR)基因作为内参基因(表 1)。荧光定量 PCR 采用 20 μL 体系,包括 SYBR Green I qPCR Mix 10 μL,上、下游引物各 0.8 μL, cDNA 模板 1 μL,加 ddH₂O 补足 20 μL,以 ddH₂O 代替 cDNA 作为空白对照。每个处理进行 3 个生物学重复,每个生物学重复内再进行 2 个机械重复,荧光定量 PCR 反应条

表 1 定量 PCR 中所用引物序列信息
Table 1 Information of primer sequences used in qPCR

引物名称 Primers	序列信息(5'-3') Sequence information (5'-3')	引物长度 Length of primer	产物长度(bp) Length of product (bp)
<i>CmUCCR-F</i>	ACAGTCGCCTTCAAAGCTGGT	21	165
<i>CmUCCR-R</i>	CCAATCTGTGCCAACTTGCGT	21	
<i>CmABCG3-F</i>	GGACGTCGTTGAATTTGCCGT	21	96
<i>CmABCG3-R</i>	TGGCTTCTGTGGGTTTGCAA	20	

的 ABCG 亚家族系统发育进化树, 发现稻纵卷叶螟 ABCG3 与黑脉金斑蝶 (DpOGS202910-PA) 的 ABCG 亲缘关系最为接近 (图 3)。

2.2 不同龄期稻纵卷叶螟幼虫 ABCG3 转运蛋白基因的表达谱

比较了稻纵卷叶螟不同龄期幼虫中 ABCG3 基因的相对表达量, 结果显示 ABCG3 基因在稻纵卷叶螟各龄期均有表达, 且相对表达量差异显著。稻纵卷叶螟 5 龄幼虫体内的 ABCG3 的表达量最高。稻纵卷叶螟 5 龄幼虫 ABCG3 基因的表

达量与 4 龄幼虫 ABCG3 基因的表达量相比无显著差异, 但要显著高于与其他龄期幼虫; 同时 4 龄幼虫 ABCG3 基因的表达量与 1-3 龄幼虫间无显著差异 (图 4)。

2.3 稻纵卷叶螟不同组织 ABCG3 转运蛋白基因的表达谱

比较分析了稻纵卷叶螟前肠、中肠、后肠、脂肪体和血淋巴等组织中 ABCG3 基因的相对表达量。结果表明, 稻纵卷叶螟 ABCG3 基因在以上各组织中均有表达, 且相对表达量差异显著。

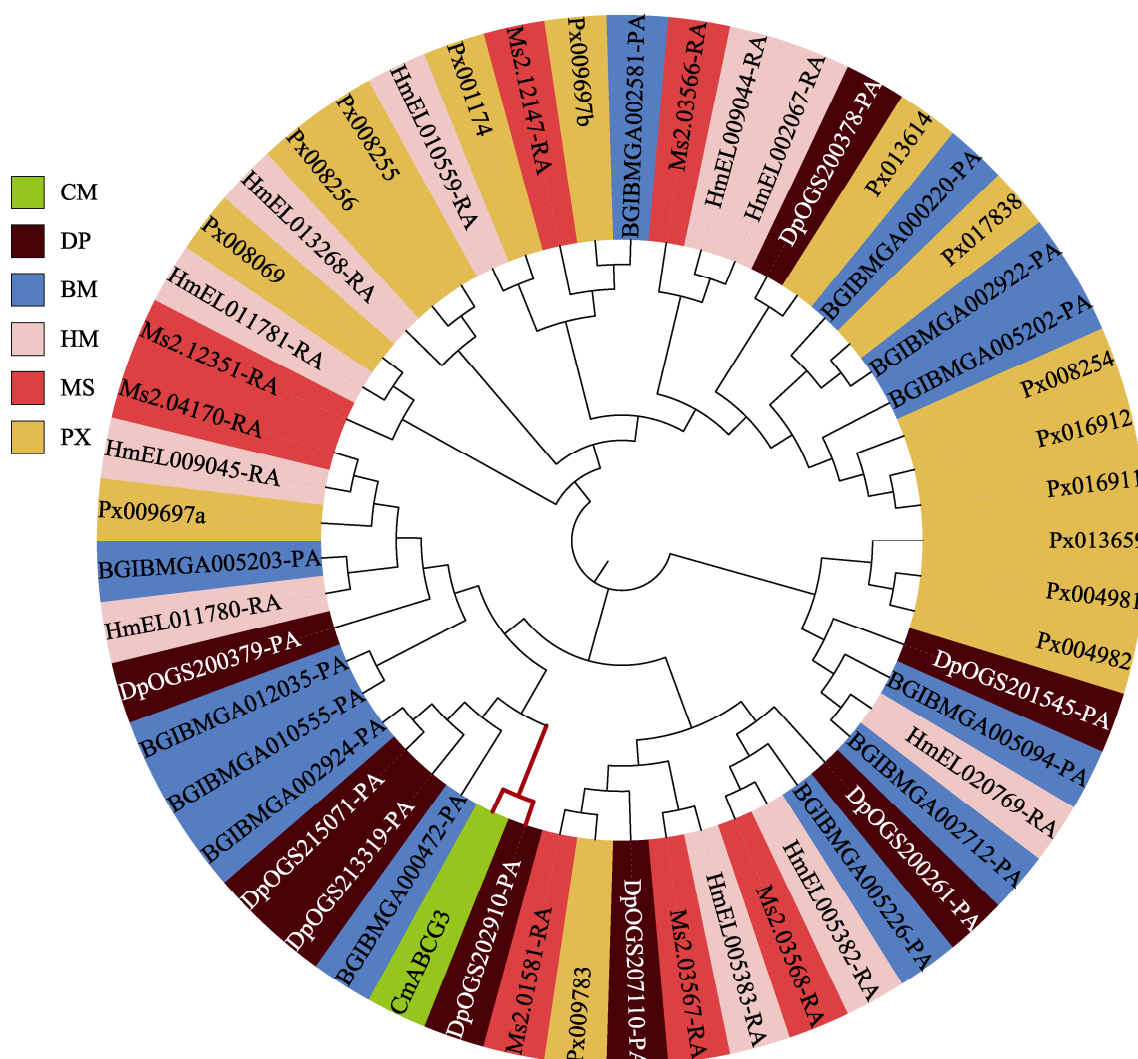
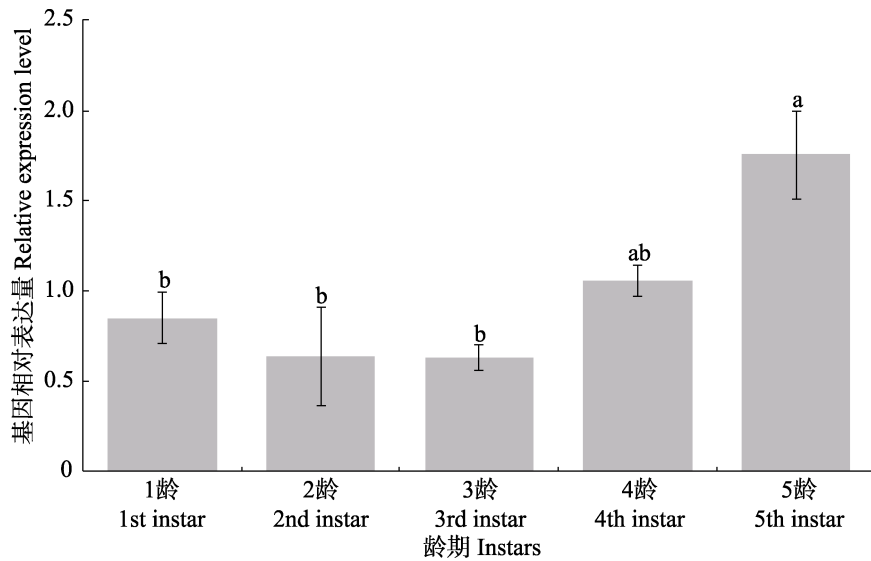


图 3 稻纵卷叶螟 ABCG3 与其他 5 种鳞翅目昆虫 ABCG 亚家族蛋白序列的系统进化树

Fig. 3 Phylogenetic tree of ABCG3 of *Cnaphalocrocis medinalis* and the ABCG transporters from other 5 lepidopteron species

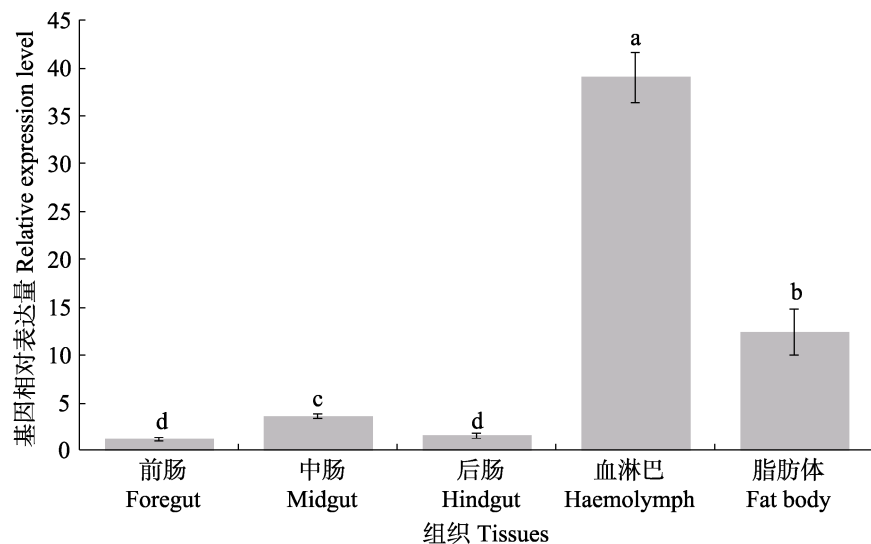
CM: 稻纵卷叶螟; DP: 黑脉金斑蝶; BM: 家蚕; HM: 红带袖蝶; MS: 烟草天蛾; PX: 小菜蛾。

CM: *Cnaphalocrocis medinalis*; DP: *Danaus plexippus*; BM: *Bombyx mori*; HM: *Heliconius melpomene*; MS: *Manduca sexta*; PX: *Plutella xylostella*.

图 4 不同龄期稻纵卷叶螟幼虫 *ABCG3* 的相对表达量Fig. 4 Relative expression level of *ABCG3* gene from different instars *Cnaphalocrocis medinalis*

柱上标有不同小写字母表示两者之间具有显著差异 ($P < 0.05$)。下图同。

Histograms with different lowercases indicate significant differences ($P < 0.05$). The same below.

图 5 稻纵卷叶螟不同组织中 *ABCG3* 转运蛋白的相对表达量Fig. 5 Relative expression level of *ABCG3* gene from different tissues of *Cnaphalocrocis medinalis*

稻纵卷叶螟血淋巴中 *ABCG3* 的相对表达量最高, 且显著高于其他各组织 ($P < 0.05$); 脂肪体中 *ABCG3* 的相对表达量显著高于肠道组织 ($P < 0.05$); 中肠 *ABCG3* 的相对表达量显著高于前肠和后肠 ($P < 0.05$) (图 5)。

3 讨论

ABC 转运蛋白是一类重要的蛋白家族, 在

包括人类在内的多种生物中广泛存在, 其在生物体内主要参与营养物质和外源物质的转运, 在多个生物进程中发挥重要作用 (Choi and Ford, 2021)。蛋白的结构特征是决定其功能的重要因素。本文以稻纵卷叶螟 *ABCG3* 为研究对象, 分析了稻纵卷叶螟 *ABCG3* 转运蛋白的理化性质和结构特征, 发现稻纵卷叶螟 *ABCG3* 具有一个 NBD 和一个 TMD。完整的 ABC 转运蛋白含有 2

个 NBD 和 2 个 TMD, 称为全转运蛋白(Choi and Ford, 2021), 而稻纵卷叶螟 ABCG3 具有半转运蛋白的结构特点。稻纵卷叶螟 ABCG3 跨膜区域包括 6 个 α -螺旋跨膜通道, 且 α -螺旋在蛋白二级结构中占比高达 43.51%。半转运蛋白发挥其转运功能以同源或异源二聚体的形式完成(Davidson *et al.*, 2008), 稻纵卷叶螟 ABCG3 可能也需以二聚体的形式发挥转运功能。除此之外, 稻纵卷叶螟 ABCG3 还具有 DnaJ 和 Thioredoxin 结构域。与已知的几种鳞翅目昆虫 ABCG 蛋白构建系统发育树, 发现稻纵卷叶螟 ABCG3 与黑脉金斑蝶(DpOGS202910-PA)的 ABCG 亲缘关系最为接近。

本文分析比较了不同龄期的稻纵卷叶螟 ABCG3 基因的表达量, 发现各龄期稻纵卷叶螟均可表达 ABCG3, 其中 5 龄幼虫体内 ABCG3 基因的表达量要显著高于 1-3 龄幼虫。稻纵卷叶螟的 ABCG1 在蛹期的表达量要明显高于其他各龄期, 而 ABCG4 在蛹期和成虫期显著高于其他龄期(Yu *et al.*, 2017)。其他昆虫中 ABCG 基因表达在不同发育阶段也具有一定的差异性。例如, 不同发育阶段小菜蛾 ABCG2 mRNA 相对表达量在雄性成虫中最高, 明显高于其他几个发育阶段, 分别是 3 龄的 5.63 倍、4 龄的 3.67 倍、蛹期的 7.36 倍和雌虫的 3.51 倍(朱航等, 2015); *Nl ABCG* 转录本在褐飞虱的所有发育阶段都有表达, 在 1 龄若虫中表达量最低, 随着生长发育表达量逐渐升高(阚雯俊等, 2014)。本文还分析比较了稻纵卷叶螟不同组织中 ABCG3 基因的表达量, 发现稻纵卷叶螟 ABCG3 基因表达具有组织差异性, 其中血淋巴中的表达量最高, 脂肪体次之, 且均要显著高于其他肠道组织。Yu 等(2017)比较了稻纵卷叶螟表皮、头部、中肠、血淋巴和脂肪体中 *CmABCG1* 基因的表达量, 也发现血淋巴中的表达量要显著高于其他组织。褐飞虱 *Nl ABCG* 转录本在中肠中表达量高于唾液腺、脂肪体、表皮、腿和头部等组织器官中的表达量(阚雯俊等, 2014), 小菜蛾 4 龄幼虫的 ABCG2 mRNA 在中肠中的表达量最高, 分别是马氏管、精巢、残余体的 3.12 倍、

8.96 倍和 7.33 倍(朱航等, 2015)。血淋巴作为昆虫循环系统的主要构成之一, 其功能包含免疫防御、创伤愈合和凝血等(Clark, 2020), 而昆虫脂肪体作为负责生物合成和代谢的器官之一(Law and Wells, 1989), 能合成大量血淋巴蛋白和循环代谢产物, 如脂质蛋白和卵黄原蛋白等(Keeley, 1985)。昆虫的大部分中间代谢都发生在该器官, 包括脂类和碳水化合物代谢、蛋白质合成和氮素代谢等代谢与脂肪体有关(Arrese and Soulages, 2010)。家蚕的 ABCG 亚家族发生突变后, 会无法正常运输尿酸到表皮, 致使出现表皮半透明的个体(Wang *et al.*, 2013)。本文系统分析了稻纵卷叶螟 *CmABCG3* 转运蛋白特性, 构建了该基因在稻纵卷叶螟不同龄期及不同组织中的表达谱, 为进一步明确稻纵卷叶螟 ABC 转运蛋白的生理功能奠定基础。ABCG 还与昆虫的抗药性相关(Yang *et al.*, 2019), 加强稻纵卷叶螟 ABCG 蛋白功能的研究将有助于新型农药的开发。

参考文献 (References)

- Ambudkar SV, Kim IW, Xia D, Sauna ZE, 2006. The A-loop, a novel conserved aromatic acid subdomain upstream of the Walker A motif in ABC transporters, is critical for ATP binding. *FEBS Letters*, 580(4): 1049–1055.
- Arrese EL, Soulages JL, 2010. Insect fat body: Energy, metabolism, and regulation. *Annual Review of Entomology*, 55: 207–225.
- Broehan G, Kroeger T, Lorenzen M, Merzendorfer H, 2013. Functional analysis of the ATP-binding cassette (ABC) transporter gene family of *Tribolium castaneum*. *BMC Genomics*, 14(1): 6–25.
- Choi CC, Ford RC, 2021. ATP binding cassette importers in eukaryotic organisms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 96(4): 1318–1330.
- Clark KD, 2020. Insect hemolymph immune complexes/Hoeger U, Harris JR (ed.). *Vertebrate and Invertebrate Respiratory Proteins, Lipoproteins and other Body Fluid Proteins*. Subcellular Biochemistry. Cham: Springer. 123–161.
- Dahuja A, Kumar RR, Sakhare A, Watts A, Singh B, Goswami S, Sachdev A, Praveen S, 2021. Role of ATP-binding cassette transporters in maintaining plant homeostasis under abiotic and biotic stresses. *Physiologia Plantarum*, 171(4): 785–801.
- Davidson AL, Dassa E, Orelle C, Chen J, 2008. Structure, function, and evolution of bacterial ATP-binding cassette systems.

- Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 72(2): 317–364.
- Dean M, Hamon Y, Chimini G, 2001. The human ATP-binding cassette (ABC) transporter superfamily. *The Journal of Lipid Research*, 42(7): 1007–1017.
- Ford RC, Beis K, 2019. Learning the ABCs one at a time: Structure and mechanism of ABC transporters. *Biochemical Society Transactions*, 47(1): 23–36.
- Gao Q, Lin YL, Wang XP, Jing DP, Wang ZY, He KL, Bai SX, Zhang YJ, Zhang TT, 2022. Knockout of ABC transporter *ABCG4* gene confers resistance to Cry1 proteins in *Ostrinia furnacalis*. *Toxins (Basel)*, 14(1): 52.
- Gaudet R, Wiley DC, 2001. Structure of the ABC ATPase domain of human TAP1, the transporter associated with antigen processing. *EMBO Journal*, 20(17): 4964–4972.
- Geourjon C, Deléage G, 1995. SOPMA: Significant improvements in protein secondary structure prediction by consensus prediction from multiple alignments. *Computer Applications in the Biosciences*, 11(6): 681–684.
- Gott RC, Kunkel GR, Zobel ES, Lovett BR, Hawthorne DJ, 2017. Implicating ABC transporters in insecticide resistance: Research strategies and a decision framework. *Journal of Economic Entomology*, 110(2): 667–677.
- He C, Liang JJ, Liu SN, Wang SL, Wu QJ, Xie W, Zhang YJ, 2019. Changes in the expression of four ABC transporter genes in response to imidacloprid in *Bemisia tabaci* Q (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 153: 136–143.
- Heckel DG, 2021. The essential and enigmatic role of ABC transporters in Bt resistance of noctuids and other insect pests of agriculture. *Insects*, 12(5): 389.
- Hung LW, Wang IX, Nikaido K, Liu PQ, Ames GFL, Kim SH, 1998. Crystal structure of the ATP-binding subunit of an ABC transporter. *Nature*, 396(6712): 703–707.
- Keeley LL, 1985. Physiology and biochemistry of the fat body//Kerkut GA, Gilbert LI(eds.). *Integument, Respiration and Circulation*. Oxford: Pergamon Press. 211–248.
- Kômoto N, Quan GX, Sezutsu H, Tamura T, 2009. A single-base deletion in an ABC transporter gene causes white eyes, white eggs, and translucent larval skin in the silkworm w-3(oe) mutant. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 39(2): 152–156.
- Law JH, Wells MA, 1989. Insects as biochemical models. *Journal of Biological Chemistry*, 264(28): 16335–16338.
- Lewinson O, Livnat-Levanon N, 2017. Mechanism of action of ABC importers: Conservation, divergence, and physiological adaptations. *Journal of Molecular Cell Biology*, 429(5): 606–619.
- Lin XX, Jin DC, Chen XS, 2012. Research advances on resistance of *Cnaphalocrocis medialis* to chemical insecticide. *Hubei Agricultural Sciences*, 51(3): 437–440. [林秀秀, 金道超, 陈祥盛, 2012. 稻纵卷叶螟抗药性研究进展. 湖北农业科学, 51(3): 437–440.]
- Lü ZX, 2017. Pictorial Handbook on Sustainable Management of Rice Leafroller. Beijing: China Agricultural Press. 11–18. [吕仲贤, 2017. 稻纵卷叶螟绿色防控彩色图谱. 北京: 中国农业出版社. 11–18.]
- MacKenzie SM, Brooker MR, Gill TR, Cox GB, Howells AJ, Ewart GD, 1999. Mutations in the white gene of *Drosophila melanogaster* affecting ABC transporters that determine eye colouration. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1419(2): 173–185.
- Pfaffl MW, 2001. A new mathematical model for relative quantification in real-time RT-PCR. *Nucleic Acids Research*, 29(9): e45.
- Qin JY, Ye F, Xu LZ, Zhou XG, Crickmore N, Zhou XM, Zhang YJ, Guo ZJ, 2021. A cis-acting mutation in the *PxABCG1* promoter is associated with Cry1Ac resistance in *Plutella xylostella* (L.). *International Journal of Molecular Sciences*, 22(11): 6106.
- Shan JQ, Sun X, Li R, Zhu B, Liang P, Gao XW, 2021. Identification of ABCG transporter genes associated with chlorantraniliprole resistance in *Plutella xylostella* (L.). *Pest Management Science*, 77(7): 3491–3499.
- Srikant S, 2020. Evolutionary history of ATP-binding cassette proteins. *FEBS Letters*, 594(23): 3882–3897.
- Sullivan DT, Grillo SL, Kito RJ, 1974. Subcellular localization of the first three enzymes of the ommochrome synthetic pathway in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Zoology*, 188(2): 225–233.
- Theodoulou FL, Kerr ID, 2015. ABC transporter research: Going strong 40 years on. *Biochemical Society Transactions*, 43(5): 1033–1040.
- Walker JE, Saraste M, Runswick MJ, Gay NJ, 1982. Distantly related sequences in the alpha- and beta-subunits of ATP synthase, myosin, kinases and other ATP-requiring enzymes and a common nucleotide binding fold. *EMBO Journal*, 1(8): 945–951.
- Wang LY, Kiuchi T, Fujii T, Daimon T, Li MW, Banno Y, Kikuta S, Kikawada T, Katsuma S, Shimada T, 2013. Mutation of a novel ABC transporter gene is responsible for the failure to incorporate uric acid in the epidermis of ok mutants of the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 43(7): 562–571.
- Wu C, Chakrabarty S, Jin MH, Liu KY, Xiao YT, 2019. Insect

- ATP-binding cassette (ABC) transporters: Roles in xenobiotic detoxification and Bt insecticidal activity. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(11): 2829.
- Yang H, Zhou C, Yang XB, Long GY, Jin DC, 2019. Effects of insecticide stress on expression of *NIABCG* transporter gene in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Insects*, 10(10): 334.
- Yang YJ, Xu HX, Zheng XS, Tian JC, Lu YH, Lü ZX, 2015. Progresses in management technology of rice leafhoppers in China. *Journal of Plant Protection*, 42(5): 691–701. [杨亚军, 徐红星, 郑许松, 田俊策, 鲁艳辉, 吕仲贤, 2015. 中国水稻纵卷叶螟防控技术进展. 植物保护学报, 42(5): 691–701.]
- Yu HZ, Xu JP, Wang XY, Ma Y, Yu D, Fei DQ, Zhang SZ, Wang WL, 2017. Identification of four ATP-binding cassette transporter genes in *Cnaphalocrocis medinalis* and their expression in response to insecticide treatment. *Journal of Insect Science*, 17(2): 44.
- Zha WJ, Wang FF, Li SH, Hu G, Chen ZJ, Liu K, Zhou L, Yang GC, You AQ, 2014. Gene cloning and expression of *ABCG* in *Nilaparvata lugens* Stål. *Hubei Agricultural Sciences*, 53(23): 5871–5874. [阚雯俊, 王芳芳, 李三和, 胡刚, 陈志军, 刘凯, 周雷, 杨国才, 游艾青, 2014. 褐飞虱 *ABCG* 基因的克隆与表达分析. 湖北农业科学, 53(23): 5871–5874.]
- Zhu AX, Qian Q, Liu XD, 2015. A method for rearing the rice leaf folder (*Cnaphalocrocis medinalis*) using wheat seedlings. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 52(4): 883–889. [朱阿秀, 钱秋, 刘向东, 2015. 利用小麦苗饲养稻纵卷叶螟的方法. 应用昆虫学报, 52(4): 883–889.]
- Zhu H, Wang YF, Zhou XM, 2015. Characteristics of mRNA relative expression of *ABCG2* in *Plutella xylostella* and the effect of indoxacarb on its expression. *Plant Protection*, 41(6): 117–121. [朱航, 王雅菲, 周小毛, 2015. 小菜蛾 *ABCG2* mRNA 表达特征及茚虫威对其表达量的影响. 植物保护, 41(6): 117–121.]