

梨小食心虫卵黄原蛋白基因的鉴定及表达分析

霍楠¹, 胡军¹, 孙江¹, 吕品¹, 王苑馨¹, 杨军¹, 罗进仓², 贾栋^{1,2}

(1. 山西农业大学植物保护学院, 山西太谷 030801; 2. 甘肃省农业科学院植物保护研究所, 甘肃兰州 730070)

摘要:为明确重要果树害虫梨小食心虫(*Grapholita molesta*)卵黄原蛋白(Vitellogenin, Vg)基因功能及其生殖调控机制,为*GmVg*基因功能的深入研究奠定理论基础,克隆鉴定了梨小食心虫卵黄原蛋白基因(*GmVg*)并进行生物信息学分析,通过qRT-PCR分析*GmVg*在梨小食心虫不同发育时期、不同性别和不同组织的表达模式。结果表明,*GmVg*基因全长5 573 bp,开放阅读框(ORF)5 364 bp,编码1 787个氨基酸,信号肽长度为15个氨基酸,分子式为C₉₀₄₁H₁₄₀₉₀N₂₅₄₄O₂₇₄₃S₅₇;氨基酸组成中丙氨酸(Ala)、谷氨酸(Gln)和丝氨酸(Ser)占比最大,分别为8.2%、7.9%和7.8%,酸性残基的数量(Asp+Glu)为187个,碱性残基的数量(Arg+Lys)为204个,预测蛋白质分子质量和等电点分别为204.1 ku和8.79,具有Vitellogenin-N、DUF1943和VWD共3个典型保守结构域。*GmVg*成虫期的表达量显著高于卵、幼虫和蛹期,且羽化后24 h时达到峰值。*GmVg*的表达具有性别特异性,在雄虫中表达量极低。*GmVg*在雌成虫头部、卵巢和脂肪体中的表达呈现组织特异性,其中脂肪体显著高表达,分别是头部和卵巢表达量的21.49倍和16.4倍。

关键词:梨小食心虫;卵黄原蛋白;基因克隆;发育时期表达;组织表达

中图分类号:S436.612.2 文献标识码:A 文章编号:1002-2481(2024)02-0058-07

Identification and Expression Analysis of *Vitellogenin* Gene in *Grapholita molesta*

HUO Nan¹, HU Jun¹, SUN Jiang¹, LÜ Pin¹, WANG Yuanxin¹, YANG Jun¹, LUO Jincang², JIA Dong^{1,2}

(1. College of Plant Protection, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, China;

2. Institute of Plant Protection, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China)

Abstract: To elucidate the function and reproductive regulation mechanism of the *Vitellogenin*(*GmVg*) gene in *Grapholita molesta*, a significant pest of fruit trees, and to provide a theoretical basis for further research on the function of the *GmVg* gene, in this study, *GmVg* was cloned and identified and a comprehensive bioinformatics analysis was performed. The expression patterns of *GmVg* at various developmental stages, across sexes, and in different tissues were examined using quantitative reverse transcription PCR(qRT-PCR). The results revealed that the full-length of *GmVg* gene spanned 5 573 base pairs(bp), with an open reading frame(ORF) of 5 364 bp that encoded 1 787 amino acids. The signal peptide consisted of 15 amino acids, and the molecular formula was C₉₀₄₁H₁₄₀₉₀N₂₅₄₄O₂₇₄₃S₅₇. The percentage of the amino acids alanine(Ala), glutamine(Gln), and serine(Ser) was large and they comprised 8.2%, 7.9%, and 7.8% of the protein, respectively. The protein contained 187 acidic residues(Asp+Glu) and 204 basic residues(Arg+Lys). Bioinformatics predictions indicated that the molecular weight of the *GmVg* protein was 204.1 ku, with an isoelectric point of 8.79, and it featured three characteristic conserved domains: Vitellogenin-N, DUF1943, and VWD. The expression of *GmVg* was markedly higher in adults compared to that in eggs, larvae, and pupae, reaching its peak 24 h post-emergence. The gene displayed sex-specific expression, with negligible levels in males. Within female adults, tissue-specific patterns were noted in head, ovary, and fat body; the expression in the fat body was substantially higher than in the head and ovary—21.49-fold and 16.4-fold greater, respectively.

Key words: *Grapholita molesta*; vitellogenin; gene cloning; developmental stage expression; tissue expression

梨小食心虫(*Grapholita molesta*)属鳞翅目(Lepidoptera)卷蛾科(Tortricidae),是一种全球性的重要果树害虫^[1],可严重危害桃、梨、苹果等多种

经济果树^[2]。强大的生殖潜力是该虫暴发和扩张的重要原因,目前国内外对梨小食心虫生殖生理的研究主要集中在生殖系统解剖和卵巢发育分级上^[3],生

收稿日期:2023-05-23

基金项目:国家重点研发计划项目(2021YFD1400200);山西省基础研究计划自然科学面上项目(20210302123375);山西省自然科学基金(20210302123386);晋中国家农高区植物保护教授、博士工作站项目(JZNGQBSGZZ001)

作者简介:霍楠(1998-),男,山西晋中人,在读硕士,研究方向:生物安全与生物防治。

通信作者:贾栋(1980-),男,山西平鲁人,教授,主要从事外来种生态适应与风险评估等研究工作。

殖相关基因的研究较少。卵黄原蛋白(Vitellogenin, Vg)是昆虫一类重要的生殖蛋白,大部分昆虫的Vg在脂肪体产生,进入血淋巴后被卵母细胞表面的卵黄原蛋白受体(Vitellogenin receptor, VgR)捕获,通过胞吞作用进入到细胞内,经过进一步的加工和修饰,最后以晶体的形式在卵内沉积为卵黄蛋白,为胚胎的发育提供营养,这一过程被称为卵黄发生^[4]。

自1954年Telfer在惜古比天蚕蛾(*Halophora cecropia*)中发现第1个Vg蛋白以来^[5],人们对Vg的研究逐渐增多,内容涵盖分子特性、生理功能与调控通路等。Vg基因的序列全长一般为6~7 kb,编码蛋白分子质量约为200 ku,属于载脂蛋白超家族^[6],最显著的特征是在N末端存在聚丝氨酸区,此区域附近通常含有切割位点R/KXXK/R,是一些内源蛋白酶的识别位点^[7],此外还有CL/ICG基序、数量不等的半胱氨酸残基等保守结构域。Vg基因具有性别、发育时期和组织表达特异性,大部分昆虫的Vg在雌虫脂肪体特异表达,少部分在昆虫其余部位也有表达,比如意大利蜜蜂(*Apis mellifera*)的卵巢及雄峰和工蜂的脂肪体^[8-9]、草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)的表皮^[10]。Vg的表达合成与卵黄发生紧密相关,所以一般昆虫的Vg在卵巢发育的透明期和卵黄沉积期开始表达,成熟期达到高峰,到产卵末期开始下降,区别在于达到峰值的时间不同。目前,Vg被证明除了为昆虫卵巢和胚胎的发育提供营养外,在一些社会性昆虫中还有信息传递^[11]、调节行为^[12]和介导免疫^[13-14]等功能。

Vg的合成与沉积是昆虫生殖活动中的关键环节,直接影响到昆虫的卵巢发育和卵子发生^[15-16],目

前,Vg基因已成为害虫控制的重要潜在靶标,但梨小食心虫未见相关研究报道。本研究克隆鉴定了梨小食心虫Vg全长序列并进行生物信息学分析,利用qRT-PCR分析Vg基因在梨小食心虫不同发育阶段、性别和组织中的表达模式,旨在为该基因功能的深入研究奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

供试梨小食心虫来自山西农业大学植物保护学院生物安全与生物防治实验室,饲养条件为温度26℃、光周期L:D=16 h:8 h、相对湿度60%~80%。幼虫以人工饲料喂养,成虫用10%的蜂蜜水浸润棉花球饲喂。

1.2 试验方法

1.2.1 RNA提取和cDNA合成 在液氮中,用电动研磨棒快速研磨梨小食心虫各个时期的样品至粉末,采用Trizol(TaKaRa, Dalian, China)按步骤提取总RNA。通过琼脂糖凝胶电泳和超微量蛋白核酸分析仪(BioDrop, Cambridge, UK)检测总RNA的质量和浓度。使用HiScript[®] III 1stStrand cDNA Synthesis Kit(+gDNA wiper)反转录试剂盒(Vazyme, Nanjing, China)按说明书步骤反转录获得cDNA,于-20℃保存备用。

1.2.2 梨小食心虫Vg的克隆 根据实验室已获得梨小转录组数据,以NCBI其他已报道昆虫Vg蛋白序列建立本地BLAST数据库,比对筛出预测序列,利用Primer Premier 5软件设计扩增引物,分3段进行扩增(图1)。

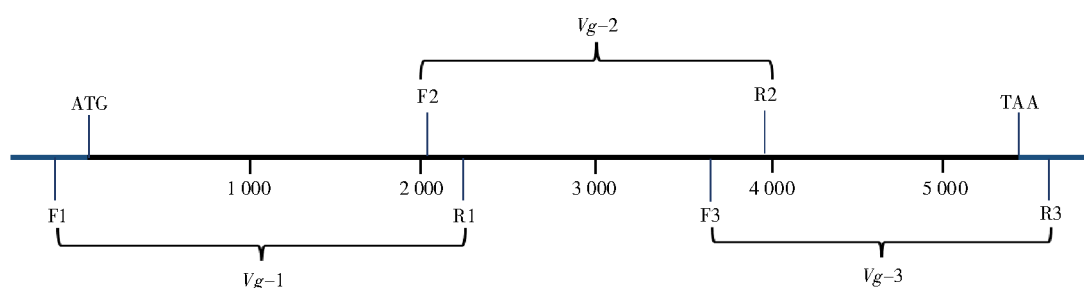


图1 梨小食心虫Vg基因扩增策略
Fig.1 Strategy of *GmVg* gene amplification in *Grapholita molesta*

利用Beacon Designer 7软件设计特异性定量引物,所有引物均由上海生工生物工程有限公司合成(表1)。PCR反应程序如下:95℃预变性5 min;95℃变性15 s,50℃退火15 s,72℃延伸2 min,35

个循环;72℃终延伸5 min。用1%琼脂糖凝胶电泳分离,经胶回收和连接转化后筛选阳性克隆,送于上海生工生物工程有限公司测序,测序正确后拼接序列。

表 1 基因克隆及 qPCR 引物信息
Tab.1 Primer information of gene cloning and qPCR

引物 Primers	引物序列(5'-3') Primer sequence(5'-3')	扩增基因片段长度/bp Amplified gene fragment length
F1	TCGGCGACTTGGGTACATCACACT	2 291
R1	AGCGGCAGATTGTATGCTTTCCTT	
F2	GCATCTCCAACCTACCTGCGTGCTC	1 904
R2	CTGAATGTTTCCGTTTTTCTGACC	
F3	ATCAGAAGGAATCCGAAGCTCCAG	2 020
R3	ACATAGCTACATATATATAGAATA	
Qper-F	CCTACCAGCCTCAATATCA	79
Qper-R	TCGTCTGAAGAGTCCATC	
β -tubullin-F	AGTCGTTCCATTTTACCCTA	228
β -tubullin-R	AGCAAGACAGTGGTAAGCAT	

1.2.3 梨小食心虫 *Vg* 生物信息学分析 利用 NCBI 的 BLAST 功能将其与数据库其他物种 *Vg* 序列进行同源性序列比对。通过在线工具 ProtParam (<http://web.expasy.org/protparam/>) 预测其理论分子量、等电点、氨基酸组成等。采用 NCBI 的 CDD (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Structure/cdd/wrpsb.cgi>) 在线程序进行保守结构域分析。采用 SignalP 4.1 Server (<http://www.cbs.dtu.dk/services/SignalP/>) 对蛋白质的信号肽进行预测。使用 MEGA 7.0 软件以邻接法 (Neighbor-Joining) 对 4 个目 (鳞翅目、鞘翅目、半翅目和双翅目) 16 个物种的 *Vg* 蛋白质序列构建系统进化树, 重复 1 000 次^[17]。

1.2.4 梨小食心虫 *Vg* 的时空表达分析 利用 qRT-PCR 技术检测梨小食心虫 *GmVg* 在不同时期 (卵、幼虫、蛹和成虫) 以及成虫不同性别和组织 (头、脂肪体和卵巢) 的表达情况。具体取样时期如下: 卵, 1~3 d 混样; 幼虫和蛹均为整个龄期的混样; 成虫, 羽化后 24、48、72、120 h 的雌虫。组织中的头部、脂肪体和卵巢均来自羽化一天内未交配的雌虫; 雄虫样品为同一批羽化的整头雄成虫。所有样品均设置 3 个生物学重复。

以 β -tubulin 为内参, 使用 ABI 7500 实时荧光定量 PCR 仪 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA) 完成 qRT-PCR 反应。反应体系为: 2×ChamQ Universal SYBR qPCR Master Mix 10 μ L, 上下游引物各 0.8 μ L, 10×cDNA 1 μ L, ddH₂O 补至 20 μ L。反应程序为: 95 $^{\circ}$ C 3 min; 95 $^{\circ}$ C 15 s, 50 $^{\circ}$ C 30 s, 72 $^{\circ}$ C 30 s, 40 次循环; 熔解曲线程序: 95 $^{\circ}$ C 15 s; 60 $^{\circ}$ C 60 s, 95 $^{\circ}$ C 30 s, 60 $^{\circ}$ C 15 s。设置 3 个技术重复。

1.3 数据分析

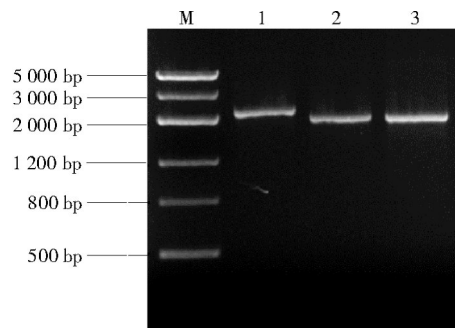
采用 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算基因的相对表达量, 使用 SPSS.26.0 软件对试验数据进行单因素方差分析,

应用 Tukey's HSD 法进行差异显著性检验 ($P < 0.05$), 通过 GraphPad Prism 8 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 *GmVg* 基因克隆

以梨小食心虫雌成虫腹部 cDNA 模板, 分 3 个部分进行 PCR 扩增, 经琼脂糖凝胶电泳检测, 3 个部分均得到预期大小条带 (图 2), 分别为 2 291、1 904、2 020 bp。测序正确后进行拼接, 命名为 *GmVg*。



1~3 分别代表 *Vg*-1、*Vg*-2、*Vg*-3
Lanes 1 to 3. *Vg*-1, *Vg*-2, *Vg*-3

图 2 *GmVg* 基因扩增
Fig.2 PCR amplification of the *GmVg*

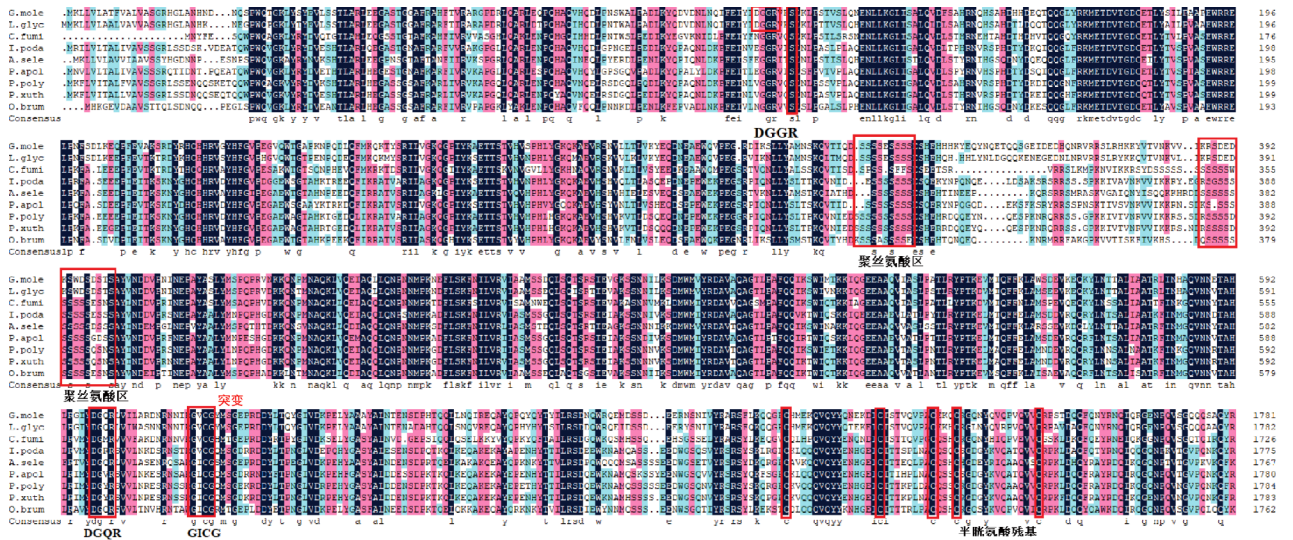
2.2 *GmVg* 序列分析

克隆获得 *GmVg* 序列全长为 5 573 bp (Gen Bank 登录号为 OQ545589), 开放阅读框 (ORF) 为 5 364 bp, 编码 1 787 个氨基酸, 预测蛋白质分子质量为 204.1 ku, 预测等电点为 8.79, 信号肽长度为 15 个氨基酸, 具体序列为 MKLLVLATFVALVAS, 分子式为 C₉₀₄₁H₁₄₀₉₀N₂₅₄₄O₂₇₄₃S₅₇, 氨基酸组成中丙氨酸 (Ala)、谷氨酸 (Gln) 和丝氨酸 (Ser) 占比最大, 分别为 8.2%、7.9% 和 7.8%。酸性残基的数量 (Asp+Glu) 为 187 个, 碱性残基的数量 (Arg+Lys) 为 204 个。

将 *GmVg* 与其他鳞翅目昆虫, 包括大豆食心虫

(*Leguminivora glycinivorella*)、云杉卷叶蛾 (*Choristoneura fumiferana*)、旃凤蝶 (*Iphiclides podalirius*)、月形天蚕蛾 (*Actias selene*)、阿波罗蝶 (*Parnassius apollo*)、玉带凤蝶 (*Papilio polytes*)、柑橘凤蝶 (*Papilio xuthus*) 和冬尺蠖蛾 (*Operophtera brumata*) 的

Vg氨基酸序列进行比对,结果显示,梨小食心虫与大豆食心虫的Vg蛋白序列相似度最高,为84.76%,与其余昆虫Vg蛋白序列相似度均在55%~58% (图3)。此外,DGXR、半胱氨酸残基和聚丝氨酸基序在这些鳞翅目昆虫中高度保守。



L.glyc. 大豆食心虫; C.fumi. 云杉卷叶蛾; I.poda. 旃凤蝶; A.sele. 月形天蚕蛾; P.apol. 阿波罗蝶; P.poly. 玉带凤蝶; P.xuth. 柑橘凤蝶; O.brum. 冬尺蠖蛾

L.glyc. *Leguminivora glycinivorella*; C.fumi. *Choristoneura fumiferana*; I.poda. *Iphiclides podalirius*; A.sele. *Actias selene*; P.apol. *Parnassius apollo*; P.poly. *Papilio polytes*; P.xuth. *Papilio xuthus*; O.brum. *Operophtera brumata*

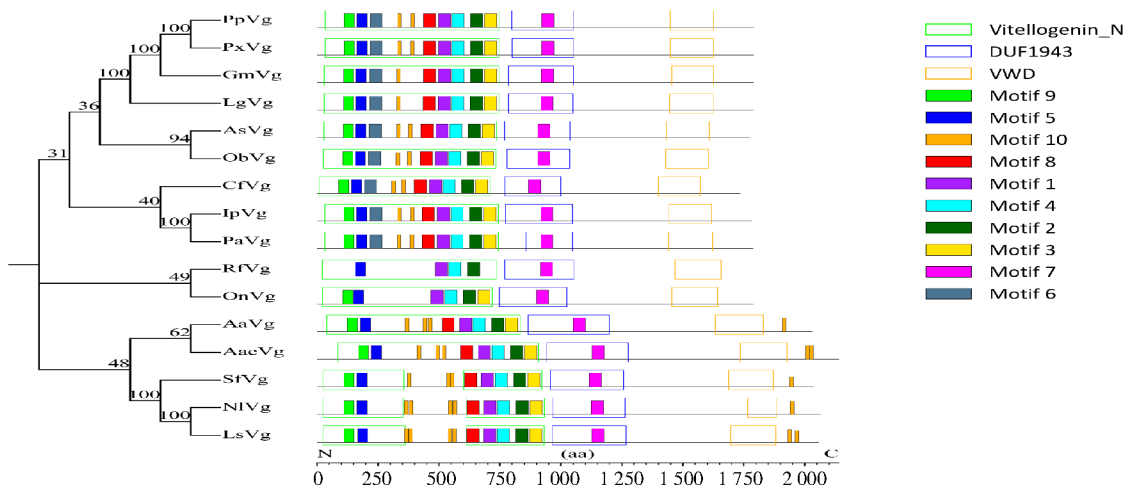
图3 梨小食心虫与其他鳞翅目昆虫的卵黄原蛋白部分氨基酸序列比对

Fig.3 Alignment of partial amino acid sequence of *GmVg* in *Grapholita molesta* with other insect *Vg* sequences

2.3 系统发育分析

和保守结构域分析结果如图4所示。

*GmVg*与其他物种 *Vg*氨基酸序列的系统发育



LgVg. 大豆食心虫, XP_048000409.1; CfVg. 云杉卷叶蛾, KAI8425598.1; IpVg. 旃凤蝶, CAH2060949.1; AsVg. 月形天蚕蛾, ABP63663.1; PaVg. 阿波罗蝶, CAG5058253.1; PpVg. 玉带凤蝶, XP_013148766.1; PxVg. 柑橘凤蝶, XP_013168895.1; ObVg. 冬尺蠖蛾, KOB78233.1; RfVg. 锈色棕桐象, ALN38803.1; OnVg. 水椰八角铁甲, AKR04341.1; SfuVg. 白背飞虱, QIQ19558; NIVg. 褐飞虱, BAF75351; LsVg. 灰飞虱, AGJ26478; AaeVg. 埃及伊蚊, AAA18221.1; AaVg. 白端按蚊, AAV31933.1

LgVg. *Leguminivora glycinivorella*, XP_048000409.1; CfVg. *Choristoneura fumiferana*, KAI8425598.1; IpVg. *Iphiclides podalirius*, CAH2060-949.1; AsVg. *Actias selene*, ABP63663.1; PaVg. *Parnassius apollo*, CAG5058253.1; PpVg. *Papilio polytes*, XP_013148766.1; PxVg. *Papilio xuthus*, XP_013168895.1; ObVg. *Operophtera brumata*, KOB78233.1; RfVg. *Rhynchophorus ferrugineus*, ALN38803.1; OnVg. *Octodonta nipae*, AKR04341.1; SfuVg. *Sogatella furcifera*, QIQ19558; NIVg. *Nilaparvata lugens*, BAF75351; LsVg. *Laodelphax striatella*, AGJ26478; AaeVg. *Aedes aegypti*, AAA18221.1; AaVg. *Anopheles albimanus*, AAV31933.1

图4 *GmVg*与其他物种 *Vg*氨基酸序列的系统发育和保守结构域分析

Fig.4 Phylogenetic and conserved domain analysis of *GmVg* and *Vg* from other different species

通过 NCBI 的 CDD 在线工具分析发现,梨小食心虫 Vg 蛋白序列中存在 3 个相对保守的结构域,N 末端存在 Vitellogenin-N(30—746 位氨基酸)结构域,DUF1943 结构域(787—1 050 位氨基酸),C 末端存在 VWD(Von Willebrand factor type D domain)结构域(1 455—1 625 位氨基酸)(图 4)。16 种昆虫的 Vg 保守基序分析发现,Motif 1~Motif 5 最保守,Motif 6 在鳞翅目昆虫中高度保守,Motif 10 在不同物种中数目差异较大(图 4)。

利用软件 MEGA 7.0,采用 NJ 法构建系统发育树,结果表明(图 4),梨小食心虫 Vg 与其他鳞翅目昆虫聚为一支,其中与小卷蛾亚科(Olethreutinae)的大豆食心虫 Vg 亲缘关系最近,与多序列比对结果相同。所得到的系统发育树与传统分类学结果一致,这在一定程度上反映了梨小食心虫 Vg 在物种中的进化位置和亲缘关系。

2.4 GmVg 在梨小食心虫不同发育阶段的表达模式

GmVg 在成虫期的表达量显著高于卵期、幼虫期和蛹期的表达量,且卵期和幼虫期的表达水平极低。从蛹期开始,GmVg 表达量开始升高,羽化后 24 h GmVg 的表达量达到峰值,之后 4 d 内 GmVg 表达量与羽化后 24 h GmVg 的表达量相比显著降低,但依旧维持在较高的水平(图 5)。

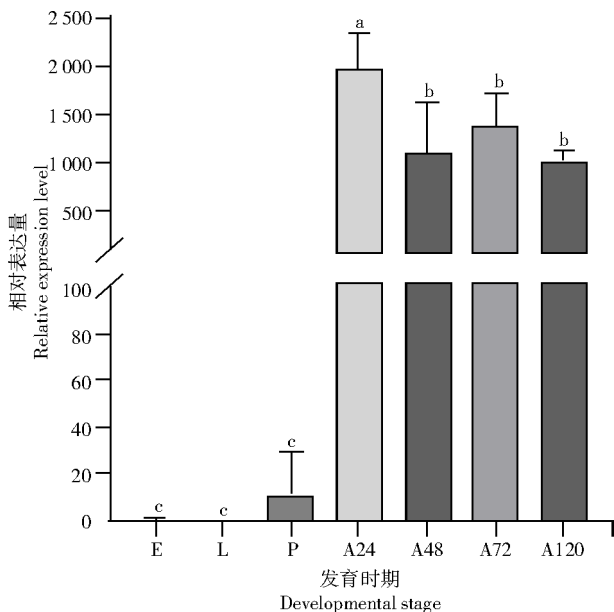


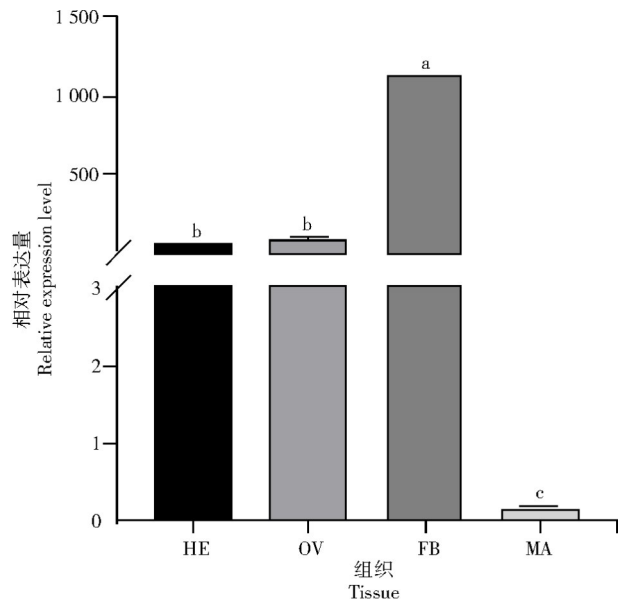
图 5 GmVg 在不同发育时期的表达情况
Fig.5 The relative expression of GmVg in different t developmental stages

E. 卵; L. 幼虫; P. 蛹; A24. 羽化后 24 h 成虫; A48. 羽化后 48 h 成虫; A72. 成虫后 72 h 羽化; A120. 羽化后 120 h 成虫。柱上标有不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。图 6 同

E. egg; L. larvae; P. pupa; A24. adult(24 h); A48. adult(48 h); A72. adult(72 h); A120. adult(120 h). Different lowercases on the columns indicated significant difference ($P < 0.05$). The same as Fig.6

2.5 GmVg 在梨小食心虫不同组织和性别中的表达模式

GmVg 在梨小食心虫雌虫的头部、卵巢和脂肪体中表达具有组织特异性,GmVg 在雌虫脂肪体显著高表达,其表达量分别是头部和卵巢表达量的 21.49 倍和 16.4 倍(图 6)。同时 GmVg 的表达具有性别特异性,在雄成虫中表达量极低(图 6)。



HE. 头; OV. 卵巢; FB. 脂肪体; MA. 雄性成虫

HE. head; OV. ovary; FB. fat body; MA. male adult

图 6 GmVg 在不同组织和性别中的表达情况
Fig.6 The relative expression of GmVg in different tissues and genders

3 结论与讨论

卵黄原蛋白为大部分卵生生物胚胎的发育提供营养,其正确合成与沉积是种群繁衍的基础^[18]。本研究克隆鉴定了梨小食心虫 GmVg 全长序列,序列分析发现信号肽长度为 15,与草地贪夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)^[10]一致,斜纹夜蛾(*Spodoptera litura*) Vg 信号肽长度为 17^[19],烟粉虱(*Bemisia tabaci*)为 28^[20]。保守结构域分析发现,发现所有昆虫 Vg 均含有 Vitellogenin-N、DUF1943 和 VWD 共 3 个保守结构域。不同目的昆虫 Vg 保守基序数目不同,其中,Motif 6(YGHCHHRVDYHFGVPEGAEW TGTAHKPEEDQFIK RATVSRILAGKQGPIY)在鳞翅目中高度保守,在其他目昆虫中未见该基序。Motif 10(SSSSSSSSSSSSSES)为连续的丝氨酸,CHEN 等^[21]研究表明,此区域进化速率较快。本研究发现,梨小食心虫和 大豆食心虫 Vg 中只含有 1 个 Motif 10,其他鳞翅目昆虫均存在 2 个,半翅目与双

翅目昆虫 Vg 序列 C 端也发现此基序,但是数量不一,而鞘翅目中不存在 Motif 10。DGXR 和半胱氨酸残基对 Vg 蛋白寡聚化反应是必需的^[22],在鳞翅目昆虫中高度保守,与本研究结果一致。此外发现,GICG 基序在梨小食心虫中突变为 GVCG,与小菜蛾突变情况一致^[23],其原因和影响有待进一步探讨。

GmVg 在梨小食心虫成虫期的表达量显著高于其他发育时期,亚洲玉米螟(*Ostrinia furnacalis*)^[24]、草地贪夜蛾^[10]和大眼长蝽(*Geocoris pallidipennis*)^[25]等昆虫 Vg 基因的表达量也均在成虫期最高,区别在于表达高峰期不同,梨小食心虫 Vg 表达高峰为羽化后第 1 天;与亚洲玉米螟相同,草地贪夜蛾为羽化后第 4 天;大眼长蝽在羽化后第 22 天达到高峰,推测这可能与昆虫卵黄发生的时期不同有关。众多研究表明,昆虫的 Vg 在雌虫脂肪体特异性高表达^[23-26],本研究结果为与上述结论一致。本研究发现,*GmVg* 除在雌虫中表达外,其在整头雄虫中也可被检测到,但相关研究报道较少,*GmVg* 在雄虫中的功能还有待进一步研究。卵黄发生是昆虫生殖活动中最重要的一环,而 Vg 是其中的关键因子,可作为害虫生殖调控的靶标基因。向杏仁蛾(*Cadra cautella*)注射 Vg-dsRNA 后,Vg 表达量下调,产卵量显著降低,且由于卵黄沉积受到影响,大量的卵不能正常孵化^[26]。小菜蛾注射 Vg-dsRNA 后,羽化 5 d 内的总产卵量也显著下降^[23]。此外,它还是一个多效性蛋白,将工蜂(*Apis mellifera*)的 Vg 干扰后,改变了其生命周期,使其提前进行觅食活动,并伴随其他一些行为和生理变化^[27]。在梨小食心虫中 Vg 是否具有这些功能,还需进一步利用如 RNAi 等技术进行验证。

本研究克隆鉴定了梨小食心虫 *GmVg* 基因,明确了 *GmVg* 在梨小食心虫不同发育时期、性别和不同组织的表达模式,为梨小食心虫 *GmVg* 功能的深入研究及作为害虫防治潜在靶点的开发奠定了一定理论基础。

参考文献:

- [1] ROTHSCHILD G H L, VICKERS R A. Biology ecology and control of the oriental fruit moth[M]. Tortricid Pests: their Biology, natural enemies and control 1991, 389-412, Elsevier Science Publication.
- [2] IL'ICHEV A L. Could mating disruption border treatments and barriers protect stone fruit blocks from invasion of oriental fruit moth *Grapholita molesta* Busck (Lepidoptera, Tortricidae)[C]// 28 Annual Meeting of the International Society of Chemical Ecology, 2012.
- [3] ZHANG Z W, MEN L N, PENG Y F, et al. Morphological differences of the reproductive system could be used to predict the optimum *Grapholita molesta* (Busck) control period[J]. Scientific Reports, 2017, 7: 8198.
- [4] TUFAIL M, TAKEDA M. Molecular characteristics of insect vitellogenins[J]. Journal of Insect Physiology, 2008, 54 (12): 1447-1458.
- [5] PAN M L, BELL W J, TELFER W H. Vitellogenic blood protein synthesis by insect fat body[J]. Science, 1969, 165 (3891): 393-394.
- [6] AVARRE J C, LUBZENS E, BABIN P J. Apolipoprotein, formerly vitellogenin, is the major egg yolk precursor protein in decapod crustaceans and is homologous to insect apolipoprotein II/I and vertebrate apolipoprotein B[J]. BMC Evolutionary Biology, 2007, 7: 3.
- [7] TUFAIL M, RAIKHEL A S, TAKEDA M. Biosynthesis and processing of insect vitellogenins[M]// ADIYODI, K G, JAMIESON, B G M. Reproductive biology of invertebrates. New Jersey, USA: Wiley 2005.
- [8] GUIDUGLI K R, PIULACHS M D, BELLÈS X, et al. Vitellogenin expression in queen ovaries and in larvae of both sexes of *Apis mellifera*[J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2005, 59(4): 211-218.
- [9] PIULACHS M D, GUIDUGLI K R, BARCHUK A R, et al. The vitellogenin of the honey bee, *Apis mellifera*: structural analysis of the cDNA and expression studies[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2003, 33(4): 459-465.
- [10] 赵静, 邱之雨, 肖留斌, 等. 草地贪夜蛾卵黄原蛋白基因分子特征及表达特性[J]. 植物保护学报, 2021, 48(4): 798-805.
- [11] ZHAO J, QIU Z Y, XIAO L B, et al. Molecular and expression characteristics of vitellogenin gene in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*[J]. Journal of Plant Protection, 2021, 48 (4): 798-805.
- [12] NELSON C M, IHLE K E, FONDRK M K, et al. The gene vitellogenin has multiple coordinating effects on social organization[J]. PLoS Biology, 2007, 5(3): e62.
- [13] MÜNCH D, IHLE K E, SALMELA H, et al. Vitellogenin in the honey bee brain: Atypical localization of a reproductive protein that promotes longevity[J]. Experimental Gerontology, 2015, 71: 103-108.
- [14] HARWOOD G, AMDAM G, FREITAK D. The role of Vitellogenin in the transfer of immune elicitors from gut to hypopharyngeal glands in honey bees (*Apis mellifera*) [J]. Journal of Insect Physiology, 2019, 112: 90-100.
- [15] HAVUKAINEN H, HALSKAU Ø, SKJAERVEN L, et al. Deconstructing honeybee vitellogenin: novel 40 kDa fragment assigned to its N terminus[J]. The Journal of Experimental Biology, 2011, 214(Pt4): 582-592.
- [16] AMDAM G V, PAGE R E Jr, FONDRK M K, et al. Hormone response to bidirectional selection on social behavior[J]. Evolution & Development, 2010, 12(5): 428-436.
- [17] LIN Y, MENG Y, WANG Y X, et al. Vitellogenin receptor mutation leads to the oogenesis mutant phenotype "scanty vitellin" of the silkworm, *Bombyx mori*[J]. The Journal of Biologi-

- cal Chemistry, 2013, 288(19): 13345-13355.
- [17] 张焯达, 王星, 王丽萍, 等. 辣椒 WOX 转录因子家族的鉴定、进化与表达分析[J]. 河南农业科学, 2023, 52(5): 130-141. ZHANG Y D, WANG X, WANG L P, et al. Identification, evolution and expression analysis of WOX Gene family in *Cap-sicum annuum*[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2023, 52(5): 130-141.
- [18] LIU C, MAO J, ZENG F. *Chrysopa septempunctata* (Neuroptera: Chrysopidae) vitellogenin functions through effects on egg production and hatching[J]. Journal of Economic Entomology, 2015, 108(6): 2779-2788.
- [19] SHU Y H, ZHOU J L, TANG W C, et al. Molecular characterization and expression pattern of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) vitellogenin, and its response to lead stress[J]. Journal of Insect Physiology, 2009, 55(7): 608-616.
- [20] UPADHYAY S K, SINGH H, DIXIT S, et al. Molecular characterization of vitellogenin and vitellogenin receptor of *Bemisia tabaci*[J]. PLoS One, 2016, 11(5): e0155306.
- [21] CHEN J S, SAPPINGTON T W, RAIKHEL A S. Extensive sequence conservation among insect, nematode, and vertebrate vitellogenins reveals ancient common ancestry[J]. Journal of Molecular Evolution, 1997, 44(4): 440-451.
- [22] TUFAIL M, LEE J M, HATAKEYAMA M, et al. Cloning of vitellogenin cDNA of the American cockroach, *Periplaneta americana* (Dictyoptera), and its structural and expression analyses[J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2000, 45(1): 37-46.
- [23] 邹明民. 小菜蛾卵黄原蛋白基因的克隆、表达模式与功能分析[D]. 福州: 福建农林大学, 2015. ZOU M M. Molecular cloning, expression profiling and function analysis of vitellogenin gene in the diamondback moth, *Plutella xylostella*[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2015.
- [24] 刘芳, 孟建玉, 杨昌利, 等. 亚洲玉米螟卵黄原蛋白基因的克隆、表达谱及对 UV-A 胁迫的响应[J]. 昆虫学报, 2020, 63(3): 255-265. LIU F, MENG J Y, YANG C L, et al. Cloning and expression profiling of vitellogenin gene and its response to UV-a stress in *Ostrinia furnacalis* (Lepidoptera: Crambidae)[J]. Acta Entomologica Sinica, 2020, 63(3): 255-265.
- [25] 梁慧芳, 曾凡荣, 毛建军. 大眼长蝽卵黄原蛋白基因克隆、序列分析及表达研究[J]. 生物技术通报, 2015, 31(10): 149-156. LIANG H F, ZENG F R, MAO J J. Gene cloning, sequence analysis and expression studies of vitellogenin gene in *Geocoris pallidipennis*[J]. Biotechnology Bulletin, 2015, 31(10): 149-156.
- [26] HUSAIN M, RASOOL K G, TUFAIL M, et al. RNAi-mediated silencing of vitellogenin gene curtails oogenesis in the almond moth *Cadra cautella*[J]. PLoS One, 2021, 16(2): e0245928.
- [27] SANTOS MARCO ANTONIO D, GUIDUGLI-LAZZARINI K R, DO NASCIMENTO A M, et al. RNAi-mediated silencing of vitellogenin gene function turns honeybee (*Apis mellifera*) workers into extremely precocious foragers[J]. Naturwissenschaften, 2008, 95(10): 953-961.

著作权使用说明

本刊已许可中国知网以数字化方式复制、汇编、发行、信息网络传播本刊全文。本刊支付的稿酬已包含中国知网著作权使用费, 所有署名作者向本刊提交文章发表之行为视为同意上述声明。如有异议, 请在投稿时说明, 本刊将按作者说明处理。

《山西农业科学》编辑部