



鲁玉杰, 鲁婷, 苗世远, 王争艳, 杨斌斌. 卵黄原蛋白在昆虫生理猖獗机制中的作用及应用前景 [J]. 环境昆虫学报, 2023, 45 (2): 367–377.

卵黄原蛋白在昆虫生理猖獗机制中的作用及应用前景

鲁玉杰^{1, 2*}, 鲁婷¹, 苗世远¹, 王争艳¹, 杨斌斌¹

(1. 河南工业大学粮食和物资储备学院, 郑州 450001; 2. 江苏科技大学粮食学院, 江苏镇江 212100)

摘要: 卵黄原蛋白 (Vitellogenin, Vg) 是雌性昆虫卵子成熟与胚胎发育的关键因子。昆虫 Vg 作为一种重要的生殖相关蛋白可以直接参与昆虫发育和产卵等重要生理过程, 在害虫猖獗危害中起重要作用。另外, 保幼激素、蜕皮激素等激素对 Vg 的合成具有严密地调控作用。本文综述了 Vg 在昆虫猖獗中的作用以及昆虫的内分泌激素如何通过调控 Vg 的表达而影响昆虫的猖獗为害, 总结了利用 Vg 作为杀虫剂靶标的应用前景, 旨在为了解 Vg 在昆虫生理猖獗中的作用机理及害虫防治应用前景提供参考, 以期探索新的害虫防治技术提供思路。

关键词: 卵黄原蛋白; 猖獗; 激素调控; RNAi; 应用前景

中图分类号: Q968.1; S433

文献标识码: A

文章编号: 1674-0858 (2023) 02-0367-11

The role of vitellogenin on the mechanism of insect physiological rampancy and its application prospect

LU Yu-Jie^{1, 2*}, LU Ting¹, MIAO Shi-Yuan¹, WANG Zheng-Yan¹, YANG Bin-Bin¹ (1. School of Food and Strategic Reserves, Henan University of Technology, Zhengzhou 450001, China; 2. School of Grain Science and Technology, Jiangsu University of Science and Technology, Zhenjiang 212100, Jiangsu Province, China)

Abstract: Vitellogenin (Vg) is the key factor in egg maturation and embryonic development of female insect adult. As a significant reproductive protein, insect vitellogenin can directly participate in important physiological processes such as insect development and oviposition, and play an important role on the rampant harm of pests. In addition, hormones such as juvenile hormone, ecdysone have regulation on the synthesis of Vg. This paper reviews the role of Vg in insect rampant and insect endocrine hormones affect insect rampant damage by regulating the expression of Vg. Moreover, the application prospect of using Vg as pesticide target was summarized. The purpose of this paper is to provide reference to understand the action mechanism of Vg in insect physiological rampant and the application prospect of pest control, to provide ideas for exploring new pest control technology.

Key words: Vitellogenin; rampant; hormone regulation; RNAi; applicative prospect

昆虫个体较小、易躲藏、环境适应性强、食性广泛且具有耐饥能力强、抗逆性强、繁殖速度快等惊人的优势, 使其成为世界上种类繁多、数量庞大、分布广泛的动物种类。在农业生产中, 许多昆虫种群因气候变化、人工杀虫剂滥用等因

素的影响, 逐渐从原先的次要害虫变为重要害虫, 容易在适生的环境条件下发生猖獗并且可能爆发成灾。近年, 草地贪夜蛾 *Spodoptera frugiperda* 入侵我国云南随后迅速扩散至全国, 因适应区域广、迁移性强、繁殖力高、抗药性强和暴食为害的特

基金项目: 国家自然科学基金 (31871975)

* 作者简介: 鲁玉杰, 女, 1971 年生, 博士, 教授, 研究方向储粮害虫生态学和分子生态学, E-mail: luyjly71@just.edu.cn

收稿日期 Received: 2021-11-12; 接受日期 Accepted: 2022-09-02

点对我国农业生产造成了巨大的损失 (吴秋琳, 2019)。有研究表明, 在田间种群发生较重情况下, 草地贪夜蛾在美洲和非洲造成玉米减产 20% ~ 72%, 严重威胁玉米种植户经济收入和全球粮食安全 (万敏等, 2022)。作为粮库中常见的害虫, 储粮书虱, 如嗜书虫虱 *Liposcelis entomophila* 已经从 20 年前的次要害虫成为危及世界粮食和食品安全的重要储粮害虫之一。昆虫猖獗不仅会造成农业减产、威胁储粮安全、增大经济损失, 同时还还会导致各种皮肤病、呼吸系统疾病等爆发 (Ahmedani *et al.*, 2010)、病毒的传播, 如褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 猖獗传播的水稻黑条矮缩病毒病严重危害水稻生产等问题 (Sun *et al.*, 2017)。因此, 研究昆虫猖獗机制, 控制昆虫猖獗问题的发生成为植物保护工作的重点和难点。

一般认为引起昆虫猖獗现象的机制主要是由生态及生理调控因素协同引发的一个动态响应过程, 即昆虫逐渐适应生态, 引发基因阶段式分化和突变的现象。气候变暖、CO₂ 浓度升高及臭氧层破坏等生态因素加剧了害虫的发生世代。多数昆虫在繁殖的适温范围内繁殖力随温度的升高而增强, 如甘蓝蚜 *Brevicoryne brassicae* 在适生温度范围内, 温度越高繁殖能力越强, 产卵量也更高 (Soh *et al.*, 2018)。CO₂ 的升高对褐飞虱的增殖具有显著的促进作用, 褐飞虱种群数量增加 (Guru Pirasanna Pandi *et al.*, 2018)。紫外线照射棉铃虫 *Helicoverpa armigera* (Hübner) 1 ~ 4 h 后, 其卵黄原蛋白 (Vitellogenin, Vg) 的表达量和产卵量会显著增加 (王智健等, 2014)。昆虫的强适应性在长期进化中引发基因突变现象, 如植食性昆虫为了不断适应植物的防御反应, 逐渐在形态上发生变异, 包括多型翅, 分化出口器, 如咀嚼式、刺吸式以及虹吸式口器等 (Hermsmeier *et al.*, 2001)。多数昆虫食性的转变及扩大更是加剧了其猖獗, 如大多数白蚁的食物原为枯木或草, 但 Donovan 等 (2001) 发现其食物已经扩大到包括栽培真菌、碎屑和土壤有机质。更有昆虫已经进化出了利用专性共生细菌念珠菌 *Candidatus Nasuia deltocephalinicola* 携带额外 Vgs 的策略, 以保证昆虫的最佳繁殖 (Mao *et al.*, 2020)。

昆虫适应能力的最典型特征之一是繁殖能力的增强, 雌性昆虫不断进化, 优化卵巢管结构和卵子发生过程等都使昆虫能够适应各种逆境而繁衍生息。在昆虫种群繁衍和扩增过程中, 生殖系统对于维持其种群数量及后代延续至关重要, 尤

其是昆虫 Vg 基因已成为了昆虫繁殖的关键因子之一。Vg 是由 6 ~ 7 kb Vg mRNA 合成的 200 kDa 左右的含有共价结合的碳水化合物、磷酸盐和非共价结合脂质的高分子量磷酸糖蛋白 (Tufail and Takeda, 2008); 广泛存在于卵生雌性动物的血淋巴、脂肪体和卵巢中, 是几乎所有卵生动物卵黄蛋白的前体 (Yolk protein precursors, YPPs) (Sappington *et al.*, 1998)。在大多数昆虫中, Vg 在雌性昆虫脂肪体中经糖基化、脂化、磷酸化、蛋白水解裂解等过程合成后, 释放到血淋巴, 经结构修饰后成为由几个亚基组成的天然卵黄原蛋白, 后被发育中的卵母细胞外表面的卵黄蛋白原受体 (vitellogenin receptor, VgR) 介导的内吞作用选择性吸收 (Tufail and Takeda, 2009; 戈林泉和吴进才, 2010)。Vg 在昆虫卵黄发生 (Vitellogenesis) 过程及昆虫生殖过程起重要作用 (Wu *et al.*, 2018)。

目前, 对于昆虫 Vg 的理化性质及分子调节通路等研究已有很多, 但缺乏昆虫 Vg 与昆虫猖獗关系之间的系统总结与 Vg 的实践应用分析。因而, 本文从 Vg 入手, 阐述 Vg 对昆虫猖獗的影响与机制, 探讨昆虫 Vg 作为害虫防治靶点的实际性操作技术的利弊, 为研发害虫防治技术提供新靶标和新思路。

1 卵黄原蛋白在昆虫生理猖獗中的作用

害虫防治过度依赖或滥用化学农药易诱导害虫再猖獗现象的产生, 再猖獗机制一般可分为生态再猖獗和生理再猖獗, 其中, 生理再猖獗主要是药剂引起害虫的毒物兴奋效应及补偿作用 (刺激产卵), 是药剂亚致死剂量刺激害虫生殖的现象。亚致死剂量是指由于昆虫个体对杀虫剂的不同接触程度以及所施用杀虫剂的降解程度, 在害虫暴露于亚致死浓度或剂量的毒物时, 对该虫生理或行为特征的影响, 包括使害虫神经系统、发育速度、产卵能力、寿命、免疫力、性比以及摄食行为等发生改变 (Lü *et al.*, 2021)。所以药剂刺激昆虫 Vg 表达量上调成为害虫再猖獗发生的一条重要途径。

1.1 卵黄原蛋白对昆虫生殖的影响

迄今为止, 已报道了 200 多种昆虫 Vg 基因, 部分见表 1。昆虫 Vgs 属于大脂质转移蛋白 (LLTP) 超家族, 由 3 个高度保守的结构域组成,

表 1 部分昆虫 Vg 全长序列信息
Table 1 Full length sequence information of some insects vitellogenin

目 Order	种类 Species	基因数 Genes number	长度 (bp) Length	序列号 Accession number	参考文献 References
鞘翅目 Coleoptera	赤拟谷盗 <i>Tribolium castaneum</i>	1	5 475	XM_965117	Richards , 2008
			5 175	MH423679	
	水花生叶甲 <i>Agasicles hygrophila</i>	3	5 346	MH423680	Zhang <i>et al.</i> , 2019
			5 385	MH423681	
	黄粉虫 <i>Tenebrio molitor</i>	1	5 608	AY714212	Warr <i>et al.</i> , 2006
鳞翅目 Lepidoptera	异色瓢虫 <i>Harmonia axyridis</i>	1	5 460	KY794939	Chao <i>et al.</i> , 2019
	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	1	9 664	D30733	Yano <i>et al.</i> , 1994
	亚洲玉米螟 <i>Ostrinia furnacalis</i>	1	5 760	MK782978	Cao <i>et al.</i> , 1998
	二化螟 <i>Chilo suppressalis</i>	1	5 373	KT724958	Huang <i>et al.</i> , 2016
	荔枝细蛾 <i>Conopomorpha sinensis</i>	1	5 430	MH553377	Yao <i>et al.</i> , 2018
双翅目 Diptera			6 504	U02548	Chen <i>et al.</i> , 1994
	埃及伊蚊 <i>Aedes aegypti</i>	3	12 957	AY380797	Isoe <i>et al.</i> , 2007
			9 101	AY373377	Isoe <i>et al.</i> , 2007
	淡色按蚊 <i>Anopheles albimanus</i>	1	7 454	AY691327	Isoe <i>et al.</i> , 2000
	安邦巨蚊 <i>Toxorynchites amboinensis</i>	1	8 565	AY691326	Isoe <i>et al.</i> , 2000
半翅目 Hemiptera	冈比亚按蚊 <i>Anopheles gambiae</i>	1	12 312	AF281078	Chen <i>et al.</i> , 2007
	褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	1	6 314	AB353856	Tufail <i>et al.</i> , 2010
	大田鳖 <i>Lethocerus deyrolli Vuillefroy</i>	1	5 865	AB425334	Nagaba <i>et al.</i> , 2011
			5 802	AB033498	
	斯氏珀蝽 <i>Plautia stali</i>	3	5 644	AB033499	Lee <i>et al.</i> , 2000a
膜翅目 Hymenoptera			5 865	AB033500	
	油蝉 <i>Graptopsaltria nigrofuscata</i>	1	6 205	AB026848	Lee <i>et al.</i> , 2000b
	意大利蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	1	5 440	AJ517411	Piulachs <i>et al.</i> , 2003
	中华蜜蜂 <i>Apis cerana cerana</i>	1	5 411	KP398512	Zhang <i>et al.</i> , 2017a
	黄胡蜂 <i>Vespula vulgaris</i>	1	5 271	JN794080	Blank <i>et al.</i> , 2013
蜚蠊目 Blattaria	红光熊蜂 <i>Bombus ignitus</i>	1	5 473	FJ913883	Lee <i>et al.</i> , 2009
	美洲大蠊 <i>Periplaneta americana</i>	2	5 854	AB034804	Tufail <i>et al.</i> , 2000
			5 826	AB047401	Tufail <i>et al.</i> , 2001
	马德拉蜚蠊 <i>Leucophaea maderae</i>	2	5 920	AB052640	Tufail <i>et al.</i> , 2002
			5 915	AB194976	Tufail <i>et al.</i> , 2007
啮虫目 Psocoptera	德国小蠊 <i>Blattella germanica</i>	1	5 749	AJ005115	Martín <i>et al.</i> , 1998
	嗜虫书虱 <i>Liposcelis entomophila</i>	1	5 799	MT832836	Miao <i>et al.</i> , 2021

分别是脂质结合结构域 (LPD_N)、未知功能结构域 (DUF1943)、以及 von Willebrand 因子型 D 域 (VWD) (Tufail and Takeda, 2008)。大多数昆虫 Vgs 中发现了一些特定的保守单元, 如切割位点 RXXR、功能位点 GL/ICG 和 DGXR 以及 C 端附近的保守半胱氨酸残基, 其中多丝氨酸束被认为是昆虫 Vgs 最显著的特征 (Miao *et al.*, 2021)。

脂肪体中 Vg 的合成是雌性昆虫卵黄发生的基础, 决定着卵子成熟与胚胎发育的成功。对于大多数昆虫的卵黄发生, 涉及脂肪体产生和分泌 Vgs 或其他 YPPs, 并通过膜结合受体 VgR 介导的胞吞作用分泌到血淋巴中, 再转运到正在生长的卵母细胞中 (Tufail *et al.*, 2014)。进入卵母细胞后, Vgs 被水解、糖基化、脂化和磷酸化修饰加工后以卵黄蛋白 (Vitellins, Vns) 的形式储存, 为昆虫的卵子发育提供能量储备 (Valerio *et al.*, 2008)。在昆虫营养积累过程中, 脂肪体内 Vg 的表达水平增加, 伴随卵母细胞的发育, 卵巢成熟, 最后至性成熟而交配产卵 (Tufail and Takeda, 2008)。在昆虫胚胎发育过程中, Vg 是蛋白质合成的氨基酸储备 (Roy *et al.*, 2018)。有研究发现, 沉默昆虫 Vg 表达后会影响昆虫体内营养物质的转运, 缩短生殖期, 导致胚胎发育受到抑制, 影响昆虫产卵, 甚至导致产生无效卵 (Chao *et al.*, 2019)。

1.2 农药刺激昆虫生殖的机制

1.2.1 刺激雌虫生殖的机制

药剂刺激害虫生殖的分子机制主要是影响与生殖相关的蛋白酶基因表达。它的调控机制为药剂抑制保幼激素脂酶 (juvenile hormone esterase, JHE) 基因的表达, 但保幼激素 (juvenile hormone, JHs) 基因的表达量显著上调, 致使成虫体内 JH 水平显著提高, Vns 表达量显著上调。如吡虫啉处理的三化螟 *Scirpophaga incertulas*、二化螟 *Chilo suppressalis* 成虫体内 JH 和蜕皮激素 (20-hydroxyecdysone, 20E) 水平变化显著, 促进卵黄发生的 JH 滴度显著上升, 使得二化螟、三化螟雌成虫产卵量也显著增加 (Wang *et al.*, 2005; Yu *et al.*, 2007)。三唑磷与溴氰菊酯两种杀虫剂均能显著诱导褐飞虱雌虫交配后 JHE mRNA 的表达, JH III 滴度随杀虫剂浓度的增加而增加 (Ge *et al.*, 2010)。亚致死浓度的氯虫苯甲酰胺处理二化螟, 所有发育阶段处理组中的甲基转移酶基因 (Juvenile hormone acid O-methyltransferase, JHMT) 和 JH 水平均显著提高, 表明氯虫苯甲酰胺亚致死

浓度可上调二化螟 JH 生物合成基因的表达, 进而导致 JH 水平升高, 促进卵黄发生增加产卵量 (Xu *et al.*, 2017)。

药剂刺激害虫生殖的调控是通过激活脂肪体合成 Vg 的 RNA 转录水平开始, 亚致死剂量杀虫剂会引起害虫兴奋效应, 刺激昆虫 Vg 表达。如长期使用亚致死剂量甲维盐处理草地贪夜蛾会使其产生抗性并促进繁殖, 双三氟虫脲处理甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* 3 龄幼虫, 发现羽化后 2 d 和 3 d 的雌成虫体内 SeVg mRNA 表达水平显著降低 (杨范琴, 2021; Hafeez *et al.*, 2021)。最近, Gomaa 等 (2021) 用病原菌芽孢杆菌 *Paenibacillus* 幼虫饲喂蜂王后发现处理后蜂王的卵巢蛋白提取量显著增加, Vg 表达量更是比未处理组高 20 倍。亚致死剂量的三唑磷处理的褐飞虱雌虫通过实时荧光定量 PCR 证实了 Vg 在褐飞虱雌成虫中高表达。这表明杀虫剂可以通过改变 Vg 的表达来调控飞虱的繁殖, 从而影响种群密度 (Ge *et al.*, 2011; Zhou *et al.*, 2020)。

1.2.2 刺激雄虫生殖及交配传导效应

药剂除了可刺激雌虫生殖外, 还可刺激雄虫生殖并通过交配传导信号给雌虫进而刺激雌虫生殖。使用三唑磷和溴氰菊酯处理褐飞虱后可导致雄性附腺蛋白 (Male accessory gland proteins, MAGs) 水平升高, 交配时更多的 MAGs 传导给雌虫, 使得雌成虫的脂肪体和卵巢中的卵黄素含量显著升高, 且药剂处理后的 Vg 水平较对照组更高 (Wang *et al.*, 2010)。且与对照相比, 雄虫的 JH III 滴度在交配前升高, 交配后降低, 说明 JH III 通过交配转移到雌虫体内 (Ge *et al.*, 2010)。药剂刺激雄虫生殖的主要相关基因是精子发生相关蛋白 (NISPATA5)。通过 RNAi 将褐飞虱雄虫 NISPATA5 抑制会导致其交配对象的脂肪体和卵巢蛋白含量降低, Vg 表达降低, 影响卵巢发育 (Ge *et al.*, 2016)。

2 内分泌激素对卵黄原蛋白影响进而对昆虫猖獗的调控作用

昆虫对生殖的调控主要是激素对卵黄发生的调控作用, 其中 Vg 的合成和成熟的卵母细胞对 Vg 的吸收等过程均由激素及激素间的级联作用严密调控。过去 10 年的研究证明, 雌性昆虫生殖主要由保幼激素、蜕皮激素、神经肽、胰岛素

(insulin) 以及 microRNAs 调控 (Khalid *et al.*, 2021)。本文主要综述激素对昆虫生殖的调控。

2.1 保幼激素对卵黄原蛋白调控的分子机制

JH 诱导脂肪体中的 *Vg* 合成, 促进卵泡上皮细胞间隙的开放, 促进通过受体介导的内吞作用从血淋巴选择性摄取 *Vg*, 从而来调节雌性昆虫的生殖能力 (Santos *et al.*, 2019)。JH 通过 JH 受体基因 (Methoprene-tolerant, Met) 作用控制卵黄发生和卵母细胞成熟。在直翅目东亚飞蝗 *Locusta migratoria* 中, RNAi 介导的 *Met* 缺失可阻止 JH 诱导的 *Vg* 表达, 降低将 *Vg* 运输到发育中的卵母细胞所需的卵泡细胞间的开放空间并阻止卵巢发育 (Song *et al.*, 2014)。同样地, 在蜚蠊目太平洋硕蠊 *Diploptera punctata* 中, RNAi 沉默 *Met* 会导致初级卵母细胞发育受阻, *Vg* 不再转录, 也不再被卵巢吸收。*Met* 还可参与调节性信息素的释放, 促进性腺的发育, 从而提高 *Vg* 的合成及卵巢对 *Vg* 的摄取 (Marchal *et al.*, 2017)。沉默赤拟谷盗 *Tribolium castaneum* 中 *Met* 会导致 1 龄和 2 龄幼虫的存活率显著降低, 甚至影响胚胎发育 (Naruse *et al.*, 2020)。此外, Krüppel homolog 1 (Kr-h1) 是 JH 信号通路中下游关键应答基因, *Kr-h1* 缺失会阻碍卵巢的发育, 同时也显著降低产卵量 (Yue *et al.*, 2018; He *et al.*, 2020)。Taiman (Tai) 也是 bHLH-PAS 转录因子家族中的一员, *Met/Tai* 异源二聚体介导 JH 信号, 触发 *Kr-h1*, 是诱导卵黄形成和产卵所必需的 (Liu *et al.*, 2018), 沉默东亚飞蝗中的 *Tai-A* 会导致脂肪体中 *Vg* mRNA 水平急剧下降到正常水平的 1%, *VgA* 和 *VgB* 转录本分别下降了 91% 和 89%, 并伴随卵巢发育和卵母细胞成熟的停滞 (Wang *et al.*, 2017), JH 诱导 *Met* 与 *Tai* 结合为功能复合体, 调控 *Kr-h1* 的转录。将 *JHAMT* dsRNA 注射到赤拟谷盗雌性成虫中成功地沉默 *JHAMT* 的表达后, 雌虫 *Vg* 表达量显著下降, 而又局部应用 JH 刺激后, 诱导了 *JHAMT* RNAi 雌虫类胰岛素肽 (Insulin-Like Peptides, ILPs) 编码基因的表达, 并诱导 *Vg* 基因的表达。表明 JH 通过胰岛素信号通路间接刺激 *Vg* 的产生 (Sheng *et al.*, 2011)。

2.2 蜕皮激素对卵黄原蛋白调控的分子机制

研究表明蜕皮激素 (20E) 可以直接或间接参与膜翅目、鳞翅目和所有双翅目昆虫 *Vg* 的产生, 20E 调节卵母细胞的成熟, 从而间接影响脂肪体内 *Vg* 的合成。如蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum* 的卵

黄发生主要受蜕皮激素调控, 而 JH 只是起到辅助作用 (Dong *et al.*, 2007)。熊蜂 *Bombus lantschouensis* 体内的卵黄原蛋白在转录水平的基因调控并且证明了在熊蜂中蜕皮激素能够诱导 *Vg* 的转录 (甄丛爱等, 2019)。在褐飞虱 *Vg* 的潜在分子调控机制中, 蜕皮激素应答基因 *E74* 和 1 个重要的生殖力相关基因血管紧张素转换酶 (ACE) 与 *Vg* 基因表达调控有相关性。不同发育阶段的褐飞虱, 其高繁殖力群体中 ACE 的 mRNA 表达水平显著高于低繁殖力群体, 此外通过 RNAi 沉默 ACE 的表达, 会导致 *Vg* 表达水平降低, 褐飞虱的繁殖力降低。后注射 *E74* dsRNA 后, 发现 ACE 和 *Vg* 表达水平显著降低, 这表明蜕皮激素对 *Vg* 转录的调控可能是由 ACE 通过 ACE 启动子区域的 *E74* 结合位点介导的 (Sun *et al.*, 2017, 2018)。20E 调控级联对双翅目昆虫的卵黄发生和卵子生成至关重要。蜕皮触发激素 (Ecdysis trigger hormone, ETH) 是一种小型的 c-末端酰胺化肽激素, 由 Inka 细胞释放, ETH 信号作为变体激素在维持雌性昆虫正常 JH 水平、卵黄发生和生殖所需的 *JHAMT* 表达方面发挥着重要的功能 (Ladislav *et al.*, 2010)。人为使用 20E 可明显增加昆虫产卵量, 在注射 ETH dsRNA 导致 ETH、*Vg* 和 *JHAMT* 表达量明显降低的桔小实蝇 *Bactrocera dorsalis* 中, 体外局部注射 20E, 可提高 ETH 和 ETHR 的转录, 也可以增加卵子的生产 (Shi *et al.*, 2019)。20E 缺失不仅导致 ETH 水平下降, 还导致 JH 产量减少, 而 ETH 的沉默则导致 *Vg* 和 JH 生物合成基因 mRNA 水平下降 (Khalid *et al.*, 2021)。

2.3 保幼激素和蜕皮激素共同调控卵黄原蛋白分子合成的分子机制

果蝇的卵子发生依赖于 JH 和 20E 的平衡调控 (Soller *et al.*, 1999)。在正常情况下, JH 刺激脂肪体内的卵黄蛋白合成。在卵巢中, JH 与其他因素联合促进卵黄蛋白内吞, 使卵母细胞发育。合成和摄取的组合作用促使成熟卵母细胞足够的卵黄沉积, 维持了正常的卵黄发生进程 (Yamamoto *et al.*, 2013; Seidelmann *et al.*, 2016)。在埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 中, 发现 ETH 可激活 *JHAMT*, 进而使 *Vg* 的表达显著上升 (Areiza *et al.*, 2014)。调控 ETH 基因表达的一个关键上游信号是 20E。在桔小实蝇的 RNAi 实验中, ETH 信号的缺失会导致 JH 水平急剧下降、降低 *Vg* 的合成, 进而导致卵巢体积缩小、卵子产量和成熟卵母细胞卵黄沉

积的减少,进而抑制雌虫的产卵量,注射 JH 类似物烯虫酯可使 *Vg* 表达量上升,增加产卵量。在上游注射 20E,可使 *ETH* 转录,促使雌虫产卵 (Shi *et al.*, 2019)。可知,20E、*ETH* 和 JH 构成了部分昆虫正常生殖生理所必需的激素网络,共同调控 *Vg* 的合成。

2.4 神经肽对卵黄原蛋白的调控

激脂激素 (Adipodynamic hormone, AKH) 是昆虫心肌细胞合成的神经激素,能动员脂肪和碳水化合物进行包括生殖在内的能量消耗活动,AKH 激脂激素受体 AKHR 通路参与促进卵黄发生过程 (Attardo *et al.*, 2012; Zandawala *et al.*, 2015)。近年,越来越多的研究表明,AKH/AKHR 信号系统对雌性生殖力具有正向刺激作用 (郑洪远和范书凡, 2021)。如利用 RNA 干扰褐飞虱雌虫 *AKH* 基因,可观察到 *Vg* 在血淋巴中的积累增加,而在卵巢中的沉积减少,表明雌性生殖过程中 AKH/AKHR 信号系统在卵黄发生过程中起作用 (Lu *et al.*, 2019)。飞蝗 *Locusta migratoria* 中 AKH III 主要在卵黄发生和卵成熟过程中起营养调控作用,成年雌虫每日注射 AKH III 可刺激卵黄发生和卵子发育。相反, RNA 干扰介导的 *AKHR* 沉默导致脂肪体中 *Vg* 表达显著降低,卵巢中 *Vg* 沉积减少。目前推测 AKH/AKHR 信号可能是通过三酰基甘油动员和海藻糖稳态来调节卵巢对 *Vg* 的摄取 (Zheng *et al.*, 2020)。

昆虫鞣化激素 (Bursicon) 是由神经系统分泌的一种异源二聚体神经肽,除对昆虫表皮鞣化、展翅等功能具有调控作用外,还参与调节 *Vg* 的表达。在家蚕 *Bombyx mori* RNA 干扰实验中,干扰 *Bursicon* 基因后,家蚕 *Bursicon* 基因表达量显著下调,其相关基因 *BmVg* 的表达水平均显著低于对照组。表明 *Bursicon* 可以参与调节 *Vg* 等生殖相关基因,从而影响家蚕的繁殖能力 (杨佳鹏等, 2021)。

2.5 胰岛素对卵黄原蛋白调控的分子机制

胰岛素 (ILP) 是一类在生物体内具有调控生长、发育、生殖等功能的肽类激素,昆虫中以类胰岛素类型存在 (Nässel and Broeck, 2016)。越来越多的研究证明,在昆虫卵黄发生阶段,ILP 也参与昆虫 *Vg* 表达过程。埃及伊蚊 *ILPs* 可促进其卵巢产生蜕皮激素和卵母细胞吸收卵黄蛋白 (Valzania *et al.*, 2019)。将牛胰岛素注射到昆虫 *Vg* 合成前、饥饿或保幼激素缺失的成虫雌性体内,

可以提高 *Vg* 转录和蛋白水平,表明 *ILPs* 参与了 *Vg* 合成的调控,并且其卵巢发育及繁殖能力均有显著提高 (Zhang *et al.*, 2017a)。RNAi 豆荚螟虫 *Maruca vitrata* *ILP*, 幼虫表现出明显的生长迟缓,成年雌性卵巢发育被抑制 (Al Baki *et al.*, 2019)。在大草蛉 *Chrysopa septempunctata* 中干扰 PI3K 通路中的关键基因 *Akt*, 中断了胰岛素信号,限制了卵巢的发育 (Zhang *et al.*, 2017b)。在东亚飞蝗中通过干扰关键信号转导因子 *ERK*, 抑制了飞蝗脂肪体中 *Vg* 的 mRNA 和蛋白表达,表明 *ERK* 在飞蝗卵黄发生过程中起着重要作用 (李东, 2018)。在赤拟谷盗雌性成虫中, JH-Met 和饲喂营养物都可以诱导脑和脂肪体产生特异的 *ILPs*。*ILPs* 通过 *Akt* 使叉头状转录因子 *FOXO* 磷酸化,导致 *FOXO* 出核,从而引发 *Vg* 合成 (Sheng *et al.*, 2011)。表明类胰岛素及其通路其不仅能直接调控昆虫生殖活动,还能与蜕皮激素和 JH 互作起着协同调控作用。

3 卵黄原蛋白作为杀虫剂新靶标在昆虫猖獗治理中的应用

3.1 昆虫卵黄原蛋白 RNA 干扰技术的研究现状

Vg 是调控昆虫生长发育、繁殖和其他行为的关键基因,其合成具有性别、组织、发育期的特异性,并受激素调节,是一种研究基因表达与调控的良好模式系统。RNA 干扰造成 *Vg* 合成受阻后,引起昆虫雌虫死亡率的显著升高,抑制昆虫卵母细胞成熟和卵细胞的产生,卵巢形态发育异常,昆虫的产卵量降低,进而影响种群数量的增长。表明 *Vg* 可以通过 RNAi 靶向控制害虫,成为害虫防治研究的重要切入点之一,亦可作为昆虫控制的精确靶点 (Mitchell *et al.*, 2019; Husain *et al.*, 2020)。以此靶标开发新型杀虫技术,可为害虫防治提供一个新的方向。

饲喂体外合成的 ds *Vg* 可显著抑制嗜虫书虱 *Vg* 的转录水平,导致卵巢发育不充分,降低产卵能力和卵孵化率 (Miao *et al.*, 2021)。将 ds *Vg* 注射到异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 体内,结果显示 *Vg* 基因被特异性沉默,其相对表达量明显降低,产卵总数与孵化率低于对照组 (Chao *et al.*, 2019)。使用显微注射法将 dsRNA 注射到白背飞虱 *Sogatella furcifera* 雌虫体内,注射后的白背飞虱雌虫卵巢发育被抑制,不能产下卵粒。解剖发现,

卵巢发育被抑制 (邓瑶, 2018)。家蚕 *Vg* 在雌虫中特别高表达, 通过 RNAi 下调 *Vg* 基因, 会影响昆虫卵的数量和颜色, 干扰卵的形成和胚胎的发育, 后用性类固醇 17- β -雌二醇处理后, *Vg* 在体内和体外均上调 (Yang *et al.*, 2014)。这都证明了 *Vg* 在昆虫卵的形成和胚胎发育中举足轻重的作用。*Vg* 可作为未来进行害虫控制与防治靶标候选基因的潜力之一。干扰目标害虫的 *Vg*, 不仅可以抑制其猖獗危害问题, 通过减少繁殖来控制害虫数量 (Ali *et al.*, 2017)。

3.2 昆虫卵黄原蛋白沉默技术的实践意义

RNAi 昆虫 *Vg* 可以通过沉默 *Vg* 基因、阻止卵巢发育、降低害虫产卵量的生殖阻断技术来防止害虫猖獗现象的发生, 是一种开发周期短、操作简单、特异性高、对环境友好等优势靶向型害虫防治技术。作为新型防治技术应用于害虫防治具有巨大潜力。但是目前对于 RNAi 技术的应用存在多处问题: 昆虫间 RNAi 效率不稳定及易降解、缺乏可靠的 dsRNA 传递方法、脱靶和非靶标效应以及昆虫种群中潜在的抗性发展等。

针对于 RNAi 的沉默效率及易降解问题, 相较于其他昆虫, 鳞翅目昆虫 RNAi 效率因大部分 dsRNA 进入虫体会被中肠或血淋巴中的相关核酸酶降解, 使其不能进入 RNAi 途径发挥沉默靶标基因的功能, 且 dsRNA 被细胞吸收的效率较低, RNAi 关键蛋白表达量低。目前已有用壳聚糖、脂质体、阳离子树状大分子等纳米颗粒递送 dsRNA/siRNA, 此技术可免受环境中核酸酶的降解, 并促进其跨细胞膜转运, 发挥高效的基因干扰功能, 增强其细胞摄取, 进而提高干扰效率。Zhang 等 (2010) 首次用壳聚糖介导的 dsRNA 饲喂显著提高了冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae* 的 RNAi 效率。使用涂有受体特异性配体的脂质体或无机纳米颗粒等有机纳米载体, 可以保证 *Vg* dsRNA 在不同环境条件下的稳定性, 提高 dsRNA 的递送效率 (王晓迪等, 2020)。纳米技术与基因沉默已在其他昆虫及基因中得到研究, 壳聚糖与三聚磷酸钠交联生成与 dsRNA 的纳米级聚电解质复合物, 增大了埃及伊蚊幼虫死亡率和基因沉默效率 (Dhandapani *et al.*, 2019), 以纳米粒子为载体, 可有效防止 dsRNA 在昆虫体内被核酸酶降解, 保护 dsRNA 安全到达靶标位点后有效释放并发挥 RNAi 作用。提高 dsRNA 的递送效率, 可利用多肽转导结构域-dsRNA 结合结构域 (PTD-DRBD) 融合蛋白, 高

效地将 siRNA 传递到细胞中 (Eguchi *et al.*, 2009)。此外, 在递送中, 可用凝集素替代 PTD, 生成凝集素-DRBD 融合蛋白是可行的, 携带 DRBD 结合的 dsRNA 的凝集素融合可能会增强 dsRNA 在肠道的摄取, 对棉铃虫有很好的致死效应 (Ohizumi *et al.*, 2009)。

微注射可精确对靶点进行干扰但无法大规模应用于害虫防治。对于饲喂传递, 使用表达 dsRNA 的工程菌也是一个常见的施用 dsRNA 的方法, 可以将 dsRNA 构建体克隆到细菌酵母质粒中来大量生产。或用转基因植物来沉默特定害虫的 *Vg*, 增加死亡率, 来阻止猖獗现象的发生 (Ibrahim *et al.*, 2017), 基于工程菌高效合成靶向昆虫 dsRNA 的技术为田间喷洒、根灌推广提供了可行性及技术支撑。也可通过土壤灌溉和树干注射来传递 dsRNA 溶液 (Ghosh *et al.*, 2018)。dsRNA 可被制备成用于喷雾或灌溉施用的制剂, 应用在大面积的农作物上等, 因此可以选择性地针对害虫 (Wang *et al.*, 2011)。但以上技术目前存在的最大障碍是安全性问题, 而这需要更多的深入研究来确定其对于人类、环境和其他非靶标生物的潜在威胁。

脱靶效应会导致应用 RNAi 进行昆虫功能基因组学研究产生错误结论, 如果利用 RNAi 进行害虫防治出现脱靶效应, 就会因为靶标的非特异性而出现严重的环境安全性问题, 甚至影响人类健康, 目前还没有更好的办法去避免这个问题。害虫可以通过多种机制产生对 RNA 农药的抗性, 包括靶基因或核心 RNAi 机制基因的突变、序列多态性、增强的 dsRNA 降解和减少的 dsRNA 摄取 (Zhu and Palli, 2020)。

4 小结和展望

近些年来, 科学家们就昆虫的猖獗危害、卵黄原蛋白与昆虫的生理猖獗机制、RNA 干扰技术在昆虫猖獗治理中的应用等进行了大量的研究工作, 但如何将昆虫 *Vg* 作为害虫防治靶点的实际性操作技术仍有待深入探讨: 1) 如何解决鳞翅目昆虫对 RNAi 的低敏感性; 2) 如何使 dsRNA 能在不影响非靶物种的情况下, 以高保真度靶向合适的转录本; 3) 如何解决 Dicer 对不同种昆虫中对 dsRNA 进行剪切的不同形式; 4) 如何做到在低成本条件下广泛开发使用相关药剂, 如昆虫生长

调节剂; 5) *Vg* dsRNA 技术是否可以广泛使用, 会不会对生态多样性产生不可逆转的危害?

雌性昆虫生殖过程中的 *Vg* 基因作为达到有效利用 RNAi 技术防控害虫的目的的有效靶基因, 在了解害虫猖獗机制和作为害虫防治靶点的巨大潜力受到广泛的研究, 为从新型生物技术方面提供防治止昆虫猖獗及再猖獗的生物农药的新靶标奠定理论依据。通过基因编辑技术沉默害虫 *Vg* 基因, 使得昆虫变态失败致死或生殖力低下, 大幅度降低昆虫产卵量, 有效地减少害虫数量, 同时这项技术还可避免因过量使用化学杀虫剂带来的生物多样性锐减、生态平衡破坏等问题, 从而减少农林业的经济损失。

参考文献 (References)

- Ahmedani MS, Shagufta N, Aslam M, *et al.* Psocid: A new risk for global food security and safety [J]. *Applied Entomology & Zoology*, 2010, 45 (1): 89–100.
- Al Baki MA, Lee DW, Jung JK, *et al.* Insulin-like peptides of the legume pod borer, *Maruca vitrata*, and their mediation effects on hemolymph trehalose level, larval development, and adult reproduction [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2019, 100 (2): e21524.
- Ali MW, Zhang ZY, Xia S, *et al.* Biofunctional analysis of Vitellogenin and Vitellogenin receptor in citrus red mites, *Panonychus citri* by RNA interference [J]. *Scientific Reports*, 2017, 7 (1): 1–10.
- Areiza M, Nouzova M, Rivera-Perez C, *et al.* Ecdysis triggering hormone ensures proper timing of juvenile hormone biosynthesis in pharate adult mosquitoes [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2014, 54: 98–105.
- Attardo GM, Benoit JB, Michalkova V, *et al.* Analysis of lipolysis underlying lactation in the tsetse fly, *Glossina morsitans* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2012, 42 (5): 360–370.
- Blank S, Seismann H, McIntyre M, *et al.* Vitellogenins are new high molecular weight components and allergens (Api m 12 and Ves v 6) of *Apis mellifera* and *Vespula vulgaris* venom [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8 (4): e62009.
- Cao Y, Cao Y, Waddell PJ, *et al.* Direct submission [J]. *DDBJ/EMBL/GenBank databases*, 1998.
- Chao L, Liu TH, Han SP, *et al.* Molecular cloning, expression profiling and RNA interference of a vitellogenin gene from *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2019, 18 (10): 2311–2320.
- Chen JS, Cho WL, Raikhel AS. Analysis of mosquito vitellogenin cDNA: Similarity with vertebrate phosphovitins and arthropod serum proteins [J]. *Academic Press*, 1994, 237 (5): 641–647.
- Chen XG, Marinotti O, Whitman L, *et al.* The *Anopheles gambiae* vitellogenin gene (*VGT2*) promoter directs persistent accumulation of a reporter gene product in transgenic *Anopheles stephensi* following multiple blood meals [J]. *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 2007, 76 (6): 1118–1124.
- Deng Y. Cloning, Expression Pattern and Function Study of Vitellogenin and TOR Genes of *Sogatella furcifera* [D]. Master thesis. Jingzhou: Yangtze University, 2018. [邓瑶. 白背飞虱卵黄原蛋白和 TOR 基因克隆、表达模式和功能研究 [D]. 硕士学位论文. 荆州: 长江大学, 2018]
- Dhandapani RK, Gurusamy D, Howell JL, *et al.* Development of CS-TPP-dsRNA nanoparticles to enhance RNAi efficiency in the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti* [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9 (8): 537–559.
- Dong SZ, Ye GY, Zhu JY, *et al.* Vitellin of *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae), a pupal endoparasitoid of *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae): Biochemical characterization, temporal patterns of production and degradation [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2007, 53 (5): 468–477.
- Donovan SE, Eggleton P, Bignell DE. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites [J]. *Ecological Entomology*, 2001, 26 (4): 356–366.
- Eguchi A, Meade BR, Chang YC, *et al.* Efficient siRNA delivery into primary cells by a peptide transduction domain – dsRNA binding domain fusion protein [J]. *Nature Biotechnology*, 2009, 27 (6): 567–571.
- Ge LQ, Wu JC, Zhao KF, *et al.* Induction of *Nlvg* and suppression of *Nlgh* gene expression in *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae) adult females and males exposed to two insecticides [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2010, 98 (2): 269–278.
- Ge LQ, Wu JC. Research progress on insect yolk protein and its hormone regulation [J]. *Chinese Journal of Applied Entomology*, 2010, 47 (2): 236–246. [戈林泉, 吴进才. 昆虫卵黄蛋白及其激素调控的研究进展 [J]. 应用昆虫学报, 2010, 47 (2): 236–246]
- Ge LQ, Yao C, Wu JC, *et al.* Proteomic analysis of insecticide triazophos-induced mating-responsive proteins of *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Journal of Proteome Research*, 2011, 10 (10): 4597–4612.
- Ge LQ, Xia T, Huang B, *et al.* Suppressing male spermatogenesis – associated protein 5-like gene expression reduces vitellogenin gene expression and fecundity in *Nilaparvata lugens* Stål [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 773–777.
- Ghosh SKB, Hunter WB, Park AL, *et al.* Double-stranded RNA oral delivery methods to induce RNA interference in phloem and plant-sap-feeding hemipteran insects [J]. *Journal of Visualized Experiments*, 2018, 135: e57390.
- Gomaa SAS, Barakat EMS, Salama MS, *et al.* Effect of the Bacterium *Paenibacillus* larvae larvae on Vitellogenin Gene Expression of the Queen Honey Bee *Apis mellifera* L. [J]. *African Entomology*, 2021, 29 (1): 96–103.
- Guru Pirasanna Pandi G, Chander S, Singh MP, *et al.* Impact of elevated CO₂ and temperature on brown planthopper population in rice ecosystem [J]. *Proceedings of the National Academy of*

- Sciences, India Section B: Biological Sciences, 2018, 88 (1): 57–64.
- Hafeez M, Li X, Yousaf HK, et al. Sublethal effects of bistrifluron on key biological traits, macronutrients contents and vitellogenin (SeVg) expression in *Spodoptera exigua* (Hübner) [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2021, 174 (2004): e104802.
- He Q, Zhang Y, Dong W. MicroRNA miR-927 targets the juvenile hormone primary response gene *Krüppel homolog 1* to control *Drosophila* developmental growth [J]. *Insect Molecular Biology*, 2020, 29 (6): 545–554.
- Hermesmeier D, Schittko U, Baldwin IT. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuata*. I. Large-scale changes in the accumulation of growth- and defense-related plant mRNAs [J]. *Plant Physiology*, 2001, 125 (2): 683–700.
- Huang L, Lu MX, Han GJ, et al. Sublethal effects of chlorantraniliprole on development, reproduction and vitellogenin gene (*CsVg*) expression in the rice stem borer, *Chilo suppressalis* [J]. *Pest Management Science*, 2016, 72 (12): 2280–2286.
- Husain M, Rasool KG, Tufail M, et al. Molecular characterization, expression pattern and RNAi-mediated silencing of vitellogenin receptor gene in almond moth, *Cadra cautella* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2020, 29 (4): 417–430.
- Ibrahim AB, Monteiro TR, Cabral GB, et al. RNAi-mediated resistance to whitefly (*Bemisia tabaci*) in genetically engineered lettuce (*Lactuca sativa*) [J]. *Transgenic Research*, 2017, 26 (5): 613–624.
- Isoe J. Comparative Analysis of the Vitellogenin Genes of the Culicidae [D]. The University of Arizona, 2000.
- Isoe J, Hagedorn HH. Mosquitovitellogenin genes: Comparative sequence analysis, gene duplication, and the role of rare synonymous codon usage in regulating expression [J]. *Journal of Insect Science*, 2007, 7 (1): 1–49.
- Khalid MZ, Ahmad S, Ngegbia PM, et al. Role of endocrine system in the regulation of female insect reproduction [J]. *Biology*, 2021, 10 (7): e614.
- Ladislav R, Inka Z, Li D, et al. Ecdysis triggering hormone signaling in arthropods [J]. *Peptides*, 2010, 31 (3): 429–441.
- Lee JM, Hatakeyama M, Oishi K. A simple and rapid method for cloning insect vitellogenin cDNAs [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2000a, 30 (3): 189–194.
- Lee JM, Nishimori Y, Hatakeyama M, et al. Vitellogenin of the cicada *Graptopsaltria nigrofusca* (Homoptera): Analysis of its primary structure [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2000b, 30 (1): 1–7.
- Lee KY, Yoon HJ, Lee SB, et al. Molecular cloning and characterization of a vitellogenin of the bumblebee *Bombus ignitus* [J]. *International Journal of Industrial Entomology*, 2009, 18 (1): 33–40.
- Li D. Juvenile Hormone and Insulin Activate Met and ERK – Signaling Pathways to Regulate Vg Expression in *Locusta migratoria* [D]. Kaifeng: Henan University, 2018. [李东. 保幼激素和胰岛素激活 Met-及 ERK-信号通路调控飞蝗卵黄蛋白原表达的分子机制 [D]. 开封: 河南大学, 2018]
- Liu P, Fu X, Zhu J. Juvenile hormone – regulated alternative splicing of the taiman gene primes the ecdysteroid response in adult mosquitoes [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115 (33): E7738–E7747.
- Lu K, Wang Y, Chen X, et al. Adipokinetic hormone receptor mediates trehalose homeostasis to promote vitellogenin uptake by oocytes in *Nilaparvata lugens* [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 9: e1904.
- Lü NN, Ma KS, Li R, et al. Sublethal and lethal effects of the imidacloprid on the metabolic characteristics based on high-throughput non-targeted metabolomics in *Aphis gossypii* Glover [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 212: 111969.
- Mao QZ, Wu W, Huang LZ, et al. Insect bacterial symbiont-mediated vitellogenin uptake into oocytes to support egg development [J]. *Micro Biology*, 2020, 11 (6): e01142–20.
- Marchal E, Hult EF, Huang J, et al. Methoprene – tolerant (*Met*) knockdown in the adult female cockroach, *Diploptera punctata* completely inhibits ovarian development [J]. *PLoS ONE*, 2017, 9 (9): e106737.
- Martín D, Piulachs MD, Comas D, et al. Isolation and sequence of a partial vitellogenin cDNA from the cockroach, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera, Blattellidae), and characterization of the vitellogenin gene expression [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 1998, 38 (3): 137–146.
- Miao SY, Wang SS, Yang BB, et al. Functional analysis of vitellogenin and juvenile hormone – mediated regulation in a Psocoptera insect *Liposcelis entomophila* (Enderlein) [J]. *Journal of Stored Products Research*, 2021, 94: e101885.
- Mitchell RD, Sonenshine DE, León AAPD. Vitellogenin receptor as a target for tick control: A mini-review [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 10: e618.
- Nagaba Y, Tufail M, Inui H, et al. Hormonal regulation and effects of four environmental pollutants on vitellogenin gene transcription in the giant water bug, *Lethocerus deyrollei* (Hemiptera: Belostomatidae) [J]. *Journal of Insect Conservation*, 2011, 15 (3): 421–431.
- Naruse S, Washidu Y, Miura K, et al. Methoprene – tolerant is essential for embryonic development of the red flour beetle *Tribolium castaneum* [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2020, 121: e104017.
- Nässel DR, Broeck JV. Insulin/IGF signaling in *Drosophila* and other insects: Factors that regulate production, release and post-release action of the insulinlike peptides [J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2016, 73 (2): 271–290.
- Ohizumi YK, Mariam G, Shyuichi O, et al. Mannose – binding lectin from yam (*Dioscorea batatas*) tubers with insecticidal properties against *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2009, 57 (7): 2896–2902.
- Piulachs MD, Guidugli KR, Barchuk AR, 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.
- Richards S. The genome of the model beetle and pest *Tribolium castaneum* [J]. *Nature: International Weekly Journal of Science*, 2008, 452 (7190): 949–955.
- Roy S, Saha TT, Zou Z, et al. Regulatory pathways controlling female insect reproduction [J]. *Annual Review of Entomology*, 2018, 63: 489–511.
- Santos CG, Humann FC, Hartfelder K. Juvenile hormone signaling in insect oogenesis [J]. *Current Opinion in Insect Science*, 2019, 31: 43–48.
- Sappington TW, Raikhel AS. Molecular characteristics of insect vitellogenins and vitellogenin receptors [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 1998, 28 (5): 277–300.
- Seidemann K, Helbing C, Göbeler N, et al. Sequential oogenesis is controlled by an oviduct factor in the locusts *Locusta migratoria* and *Schistocerca gregaria*: Overcoming the doctrine that patency in follicle cells is induced by juvenile hormone [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2016, 90: 1–7.
- Sheng ZT, Xu JJ, Bai H, et al. Juvenile hormone regulates vitellogenin gene expression through insulin-like peptide signaling pathway in the red flour beetle *Tribolium castaneum* [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2011, 286 (49): 41924–41936.
- Shi Y, Liu TY, Jiang HB, et al. The ecdysis triggering hormone system, via ETH/ETHR-B, is essential for successful reproduction of a major pest insect, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 10: e151.
- Soh BSB, Kekeunou S, Nanga Nanga S, et al. Effect of temperature on the biological parameters of the cabbage aphid *Brevicoryne brassicae* [J]. *Ecology and Evolution*, 2018, 8 (23): 11819–11832.
- Soller M, Bownes M, Kubli E. Control of oocyte maturation in sexually mature drosophila females [J]. *Developmental Biology*, 1999, 208 (2): 337–351.
- Song JS, Wu ZX, Wang ZM, et al. Krüppel-homolog 1 mediates juvenile hormone action to promote vitellogenesis and oocyte maturation in the migratory locust [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2014, 52: 94–101.
- Sun ZG, Liu YQ, Xiao SZ, et al. Identification of quantitative trait loci for resistance to rice black-streaked dwarf virus disease and small brown planthopper in rice [J]. *Molecular Breeding*, 2017, 37 (6): e72.
- Sun ZX, Shi Q, Xu CC, et al. Regulation of *NIE74A* on vitellogenin may be mediated by angiotensin converting enzyme through a fecundity-related SNP in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* [J]. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2018, 225: 26–32.
- Tufail M, Lee JM, 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.
- Tufail M, Hatakeyama M, Takeda M. Molecular evidence for two vitellogenin genes and processing of vitellogenins in the American cockroach, *Periplaneta americana* [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2001, 48 (2): 72–80.
- Tufail M, Takeda M. Vitellogenin of the cockroach, *Leucophaea maderae*: Nucleotide sequence, structure and analysis of processing in the fat body and oocytes [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2002, 32 (11): 1469–1476.
- Tufail M, Bembenek J, Elgendy AM, et al. Evidence for two vitellogenin-related genes in *Leucophaea maderae*: The protein primary structure and its processing [J]. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 2007, 66 (4): 190–203.
- Tufail M, Takeda M. Molecular characteristics of insect vitellogenins [J]. *Journal of Insect Physiology*, 2008, 54 (12): 1447–1458.
- Tufail M, Takeda M. Insect vitellogenin/lipophorin receptors: Molecular structures, role in oogenesis, and regulatory mechanisms [J]. *Insect Physiol*, 2009, 55 (2): 87–103.
- Tufail M, Naemullah M, Elmogy M, et al. Molecular cloning, transcriptional regulation, and differential expression profiling of vitellogenin in two wing-morphs of the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Insect Molecular Biology*, 2010, 19 (6): 787–798.
- Tufail M, Nagaba Y, Elgendy AM, et al. Regulation of vitellogenin genes in insects [J]. *Entomological Science*, 2014, 17 (3): 269–282.
- Valerio M, François G, Gabriella MM, et al. Vitellogenin as a biomarker of exposure to estrogenic compounds in aquatic invertebrates: A review [J]. *Environment International*, 2008, 34 (4): 531–545.
- Valzania L, Mattee MT, Strand MR, et al. Blood feeding activates the vitellogenic stage of oogenesis in the mosquito *Aedes aegypti* through inhibition of glycogen synthase kinase 3 by the insulin and TOR pathways [J]. *Developmental Biology*, 2019, 454 (1): 85–95.
- Wang AH, Wu JC, Yu YS, et al. Selective insecticide-induced stimulation on fecundity and biochemical changes in *Tryporyza incertulas* (Lepidoptera: Pyralidae) [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2005, 98 (4): 1144–1149.
- Wang LP, Shen J, Ge LQ, et al. Insecticide-induced increase in the protein content of male accessory glands and its effect on the fecundity of females in the brown planthopper *Nilaparvata lugens* Stål (Hemiptera: Delphacidae) [J]. *Crop Protection*, 2010, 29 (11): 1280–1285.
- Wang M, Tai HK, Gu R, et al. Economic loss assessment of maize production caused by the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* and investigation of control strategies in Dehong prefecture of Yunnan Province [J]. *Plant Protection*, 2022, 48 (1): 220–226, 233. [王敏, 太红坤, 顾蕊等. 草地贪夜蛾对云南德宏玉米经济损失评估及防治措施调查 [J]. 植物保护, 2022, 48 (1): 220–226, 233]
- Wang XD, Ji SX, Shen XN, et al. Research and application of nanoparticle-mediated RNAi technology in pest control [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2020, 1–20. [王晓迪, 冀顺霞, 申晓娜等. 纳米载体 RNAi 技术在害虫防治中的研究和应用 [J]. 中国生物防治学报, 2020, 1–20]
- Wang YB, Zhang H, Li HC, et al. Second-generation sequencing

- supply an effective way to screen RNAi targets in large scale for potential application in pest insect control [J]. *PLoS ONE*, 2011, 6 (4): e18644.
- Wang Z, Yang L, Song J, et al. An isoform of Taiman that contains a PRD-repeat motif is indispensable for transducing the vitellogenic juvenile hormone signal in *Locusta migratoria* [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2017, 82: 31-40.
- Wang ZJ, Niu CY. Influence of ultraviolet light irradiation on HMG-CoA reductase vitellogenin mRNA expression and oviposition of *Helicoverpa armigera* [J]. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2014, 33 (2): 46-50. [王智健, 牛长缨. UV 照射对棉铃虫产卵量及 HMG-CoA 还原酶和卵黄原蛋白基因表达量的影响 [J]. 华中农业大学学报, 2014, 33 (2): 46-50]
- Warr E, Meredith JM, Nimmo DD, et al. A tapeworm molecule manipulates vitellogenin expression in the beetle *Tenebrio molitor* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2006, 15 (4): 497-505.
- Wu H, Jiang FZ, Guo JX, et al. Molecular characterization and expression of vitellogenin and vitellogenin receptor of *Thitarodes pui* (Lepidoptera: Hepialidae), an insect on the Tibetan Plateau [J]. *Journal of Insect Science*, 2018, 18 (2): e23.
- Wu QL, Jiang YY, Wu KM. Analysis of migration routes of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) from Myanmar to China [J]. *Plant Protection*, 2019, 45 (2): 1-6, 18. [吴秋琳, 姜玉英, 吴孔明. 草地贪夜蛾缅甸虫源迁入中国的路径分析 [J]. 植物保护, 2019, 45 (2): 1-6, 18]
- Xu BB, Qian K, Zhang N, et al. Sublethal effects of chlorantraniliprole on juvenile hormone levels and mRNA expression of *JHAMT* and *FPPS* genes in the rice stem borer, *Chilo suppressalis* [J]. *Pest Management Science*, 2017, 73 (10): 2111-2117.
- Yamamoto R, Bai H, Dolezal AG, et al. Juvenile hormone regulation of *Drosophila* aging [J]. *BioMed Central*, 2013, 11 (1): e85.
- Yang C, Lin Y, Shen G, et al. Female qualities in males: Vitellogenin synthesis induced by ovary transplants into the male silkworm, *Bombyx mori* [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2014, 453 (1): 31-36.
- Yang FQ. Effects of Sublethal dose of Emamectin Benzoate on Reproduction and Vitellogenin Gene Expression of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [D]. Jiangxi: Nanchang University, 2021. [杨范琴. 亚致死剂量甲维盐对草地贪夜蛾生殖和卵黄原蛋白基因表达的影响 [D]. 江西: 南昌大学, 2021]
- Yang JP, Long GY, Jin DC, et al. Role of Bursicon genes in regulating wing expansion and fecundity in *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae) [J]. *Acta Entomologica Sinica*, 2021, 64 (5): 558-565. [杨佳鹏, 龙贵云, 金道超等. 家蚕鞣化激素基因对翅展及繁殖力的调控作用 [J]. 昆虫学报, 2021, 64 (5): 558-565]
- Yano K, Sakurai MT, Izumi S, et al. Vitellogenin gene of the silkworm, *Bombyx mori*: Structure and sex-dependent expression [J]. *FEBS letters*, 1994, 356 (2-3): 207-211.
- Yao Q, Xu S, Dong YZ, et al. Characterization of vitellogenin and vitellogenin receptor of *Conopomorpha sinensis* Bradley and their responses to sublethal concentrations of insecticide [J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: e1250.
- Yu YS, Xue S, Wu JC, Wang F, et al. Changes in levels of juvenile hormone and molting hormone in larvae and adult females of *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Pyralidae) after imidacloprid applications to rice [J]. *Journal of Economic Entomology*, 2007, 100 (4): 1188-1193.
- Yue Y, Yang RL, Wang WP, et al. Involvement of met and Kr-h1 in JH-Mediated reproduction of female *Bactrocera dorsalis* (Hendel) [J]. *Frontiers in Physiology*, 2018, 9: e482.
- Zandawala M, Hamoudi Z, Lange AB, et al. Adipokinetic hormone signalling system in the Chagas disease vector, *Rhodnius prolixus* [J]. *Insect Molecular Biology*, 2015, 24 (2): 264-276.
- Zhang H, Wang Y, Liu YR, et al. Identification and expression patterns of three vitellogenin genes and their roles in reproduction of the alligatorweed flea beetle *Agasicles hygrophila* (Coleoptera: Chrysomelidae) [J]. *Frontiers in Physiology*, 2019, 10: e368.
- Zhang TT, Zhang GC, Zeng FF, et al. Insulin-like peptides regulate vitellogenesis and oviposition in the green lacewing, *Chrysopa septempunctata* [J]. *Bulletin of Entomological Research*, 2017b, 107 (2): 148-154.
- Zhang WX, Liu ZG, Zhu M, et al. Molecular cloning, expression and oxidative stress response of the vitellogenin Gene (*AccVg*) from *Apis cerana cerana* [J]. *Apidologie*, 2017a, 48 (5): 599-611.
- Zhang X, Zhang J, Zhu KY. Chitosan/double-stranded RNA nanoparticle-mediated RNA interference to silence chitin synthase genes through larval feeding in the African malaria mosquito (*Anopheles gambiae*) [J]. *Insect Molecular Biology*, 2010, 19 (5): 683-693.
- Zhen CA, Yang HP, Luo SD, et al. Broad-complex Z3 contributes to the ecdysone-mediated transcriptional regulation of the vitellogenin gene in *Bombus iantschouensis* [A]. Apicultural Science Association of China. 2000-2018 the Frontier of Apiculture Technology in China [C]. 2019: 2. [甄丛爱, 杨慧鹏, 罗术东等. 在兰州熊蜂中 Broad-complex Z3 有助于蜕皮激素介导卵黄原蛋白基因的转录调控 [A]. 中国养蜂学会. 2000-2018 中国蜂业科技前沿 [C]. 2019: 2]
- Zheng H, Chen C, Liu C, et al. Rhythmic change of adipokinetic hormones diurnally regulates locust vitellogenesis and egg development [J]. *Insect Molecular Biology*, 2020, 29 (3): 283-292.
- Zheng HY, Fan SF. Research progress in the function and mode of action of insect adipokinetic hormones [J]. *Chinese Journal of Biological Control*, 2021, 38 (3): 1-13. [郑洪远, 范书凡. 昆虫激脂激素的功能及作用机制研究进展 [J]. 中国生物防治学报, 2021, 38 (3): 1-13]
- Zhou C, Yang XB, Yang H, et al. Effects of sublethal concentrations of insecticides on the fecundity of *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) via the regulation of vitellogenin and its receptor [J]. *Journal of Insect Science*, 2020, 20 (5): e14.
- Zhu KY, Palli SR. Mechanisms, applications, and challenges of insect RNA interference [J]. *Annual Review of Entomology*, 2020, 65 (1): 293-311.