



3种杀螨剂胁迫对截形叶螨 *TtABCB* 和 *TtABCG* 基因表达的影响

陈嘉明, 罗丽丹, 安琪, 刘磊, 孙勤哲, 刘欢, 王森山,
宋丽雯*

(甘肃农业大学植物保护学院, 甘肃省农作物病虫害生物防治工程实验室, 兰州 730070)

摘要: 截形叶螨 *Tetranychus truncatus* 是玉米等农作物上主要害螨之一, 现已对许多药剂产生抗性, 导致防治难度加大。ABC 转运蛋白 (ATP-binding cassette transporter) 作为一种广泛存在于各种生物体内的跨膜超蛋白家族, 可通过内、外源底物的跨膜运输在对药剂的解毒代谢方面发挥重要作用。本研究对截形叶螨 ABC 转运蛋白基因进行了筛选及系统发育分析, 测定并比较了阿维菌素、炔螨特和联苯肼酯在不同时间处理下对叶螨的毒力, 并通过 RT-qPCR 技术探究截形叶螨雌成螨 ABC 转运蛋白两个亚家族基因 *TtABCB* 和 *TtABCG* 在叶螨不同发育阶段的表达及对阿维菌素、炔螨特和联苯肼酯 3 种杀螨剂胁迫时的响应。结果表明, 根据截形叶螨转录组数据共筛选出 62 个 ABC 转运蛋白基因, 经系统发育和保守结构域分析, 这些基因属于 8 个亚家族, 命名为 *TtABCA* ~ *TtABCH*, 其中 *TtABCB* 和 *TtABCG* 亚家族在截形叶螨各发育阶段 (卵、幼螨、若螨和成螨) 均有表达, 但不同发育阶段相对表达量有所不同; 3 种药剂处理截形叶螨雌成螨 24 h 和 48 h 后, 毒力结果为阿维菌素 > 联苯肼酯 > 炔螨特; 处理 72 h 后, 3 种药剂对截形叶螨雌成螨毒力有所变化, 最高为阿维菌素, 其次是炔螨特, 毒力最低的为联苯肼酯。*TtABCB1*、*TtABCB3*、*TtABCB4* 和 *TtABCG1* 等 4 个基因在阿维菌素、炔螨特和联苯肼酯胁迫下, 表达量显著上调, 表明截形叶螨可能通过上调这 4 个基因来应对阿维菌素、炔螨特和联苯肼酯的胁迫, 其中 *TtABCB3* 和 *TtABCG1* 基因可能参与截形叶螨对 3 种杀螨剂的解毒代谢。该结论为截形叶螨靶标抗性基因筛选和综合治理提供了理论依据。

关键词: 截形叶螨; ABC 转运蛋白; 杀螨剂胁迫; 表达机制

中图分类号: Q968.1; Q963 文献标识码: A

Effects of exposure to three acaricides on the expression of *TtABCB* and *TtABCG* genes in *Tetranychus truncatus*

CHEN Jia-Ming, LUO Li-Dan, AN Qi, LIU Lei, SUN Qin-Zhe, LIU Huan, WANG Sen-Shan, SONG Li-Wen* (College of Plant Protection, Gansu Agricultural University, Gansu Provincial Laboratory of Biological Control of Crop Diseases and Pests, Lanzhou 730070, China)

Abstract: *Tetranychus truncatus* is one of the major pests on maize and other crops, and it has developed

基金项目: 国家自然科学基金 (31860503)

作者简介: 陈嘉明, 男, 硕士研究生, 研究方向为植物保护, E-mail: cjmcc@qq.com

*通讯作者 Author for correspondence: 宋丽雯, 女, 博士, 教授, 主要研究方向为有害生物综合治理, E-mail: 460132728@qq.com

收稿日期 Received: 2023-11-05; 修回日期 Revision received: 2024-04-09; 接受日期 Accepted: 2024-04-10

resistance to numerous pesticides, which makes its control more difficult. ATP-binding cassette (ABC) transporters, a ubiquitous transmembrane protein superfamily in organisms, play crucial roles in detoxification by mediating the transmembrane transport of endogenous and exogenous substrates. In this study, we systematically screened ABC transporter genes of *T. truncatus* and made a phylogenetic analyses. In addition, the toxicity of abamectin, propargite and bifenthrin to *T. truncatus* at different exposure durations was evaluated. RT-qPCR was used to evaluate the expression profiles of two ABC transporter subfamilies, *TtABCB* and *TtABCG*, at different developmental stages of female adults (eggs, larvae, nymphs and adults) and their transcription responses to the three acaricides. The results showed that 62 ABC transporter genes were identified from the transcriptome data of *T. truncatus*. According to phylogenetic analysis and conserved domain analysis, these genes were classified into eight subfamilies(*TtABCA*~*TtABCH*). Among them, *TtABCB* and *TtABCG* subfamilies were expressed at all developmental stages of *T. truncatus* (egg, larva, nymph, and adult), but the relative expression levels were different at developmental stages. Toxicity test showed that abamectin had the highest efficacy against female adults at 24 hours and 48 hours (toxicity ranking was abamectin > bifenthrin > propargite.), while at 72 hours, the toxicity of propargite was higher than that of bifenthrin (abamectin > propargite > bifenthrin). Notably, four genes- *TtABCBI*, *TtABCB3*, *TtABCB4* and *TtABCG1* 4 were significantly up-regulated when exposed to all three acaricides, indicating their potential role in reducing chemical stress. Further analysis suggested that *TtABCB3* and *TtABCG1* may be involved in the detoxification metabolism of *T. truncatus* to the three acaricides. These findings promote our understanding of the resistance mechanisms of *T. truncatus*, and provide important insights for screening targeted resistance genes and integrated pest management.

Key words: *Tetranychus truncatus*; ATP-binding cassette transporter; exposure to acaricide; expression mechanism

截形叶螨 *Tetranychus truncatus* 属于典型的多食性害螨，可危害包括玉米、棉花和瓜类等 30 多种 90 余种农作物，其体型微小，在田间不易被发现，加之较强的环境适应性和增长率使之田间防治极为困难，现已经发展为我国西北部农作物种植区的优势害螨（徐兵强等，2021）。长期以来，生产中防治叶螨主要采用化学防治的方法，而化学杀虫（螨）剂的大量使用则加快了叶螨抗性演化的速度，导致叶螨对多种杀螨剂产生了较强的抗性（常壮壮和孙荆涛，2021）。其中阿维菌素 Abamectin、炔螨特 Propargite 和联苯肼酯 Bifenazate 是目前较为常用的 3 种具有不同杀虫机制的杀螨剂。阿维菌素为生物源杀螨剂，主要通过刺激释放 γ -氨基丁酸抑制神经传导，干扰其生理活动，最终导致昆虫麻痹饥饿死亡（王兰和冯宏祖，2008）；炔螨特为线粒体三磷酸核苷酸（ATP）合成酶抑制剂，作用机制是抑制线粒体呼吸作用，影响其呼吸作用及新陈代谢，以达到杀螨作用（谢道燕等，2015）。联苯肼酯属于联苯肼类杀螨剂，主要作用于细胞线粒体复合III位点，可抑制细胞的线粒体能量传递，使昆虫停止进食后逐渐死亡，此外还有研究发现联苯肼酯对 GABA 门控的氯离子通道（GABAARs）具有增效作用，进而提高了药效（Dekeyser, 2005; 杨振国等，2022）。

ABC 转运蛋白作为生物体内最大最古老的膜蛋白超家族，是继 P450s 和 GSTs 之后昆虫解毒代谢第三阶段反应过程中重要的酶系。其可利用 ATP 水解产生的能量将次生代谢产物与外源物质进行

跨膜转运。许多研究发现 ABC 转运蛋白转运的底物十分广泛，包括蛋白质、糖类、氨基酸和药物等，此外，ABC 转运蛋白还在生物信号传导、营养摄入、基因表达调控和抗药性产生等方面具有重要作用 (Kathawala *et al.*, 2015; Wilkens, 2015)。有研究表明，昆虫在面对杀虫剂胁迫时，会通过上调体内 ABC 转运蛋白基因的表达量来应对有毒物质带来的危害。如二化螟 *Chilo suppressalis* 面对氯虫苯甲酰胺和阿维菌素胁迫时，体内有 6 个 ABC 转运蛋白基因出现上调，这些上调基因可能参与了二化螟对 2 种药剂解毒代谢 (杨雪梅, 2021)；用不同浓度杀虫剂处理褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 时，其体内 ABC 转运蛋白 *MLABCG* 家族部分基因出现显著上调 (Yang *et al.*, 2019)。许多研究通过系统发育和结构域分析普遍将 ABC 转运蛋白基因分为 8 个亚家族 (ABCA-H)，其中 ABCB、ABCC 和 ABCG 亚家族是昆虫抗药性研究中报道较多的 ABC 转运蛋白家族 (Gottesman *et al.*, 2002; Wannes *et al.*, 2014)。因此，本研究采用 RT-qPCR 技术探究了截形叶螨在不同发育阶段 ABCB 和 ABCG 两个亚家族基因表达，以及面对 3 种杀螨剂胁迫后的 ABC 转运蛋白基因表达变化情况，为明确截形叶螨体内 ABC 转运蛋白基因对杀螨剂的解毒代谢机制，以及截形叶螨抗性基因筛选和后续综合治理提供了一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试虫源及饲养条件

供试截形叶螨在实验室人工养虫室内长期饲养，连续繁殖多代。饲养条件为温度 $25^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ ，相对湿度 $70\% \pm 5\%$ ，光周期为 L : D = 16 : 8。饲养期间不接触任何药剂。

1.2 供试药剂

TRIzol 购于美国 Invitrogen 公司；RNase-free H₂O 和 Prime Script™ RT reagent Kit with gDNA Eraser 试剂盒购自 TaKaRa 公司；NovoStart SYBR qPCR SuperMix Plus 试剂盒购于近岸蛋白质科技有限公司；43%联苯肼酯 (Bifenazate) 悬浮剂购于山东邹平农药有限公司，3.2%阿维菌素 (Abamectin) 乳油购于东莞市瑞德丰生物科技有限公司，730 g/L 炔螨特 (Propargite) 乳油购于青岛润生农化有限公司；

1.3 截形叶螨 ABC 转运蛋白基因筛选及系统发育分析

通过转录组数据库 (NCBI 的 SRA (Sequence Read Archive) 数据库，登录号为 SRR21659835-SRR21659850) 中挖掘所有潜在的 ABC 转运蛋白基因，筛选出 ABC 转运蛋白的基因序列，使用 CodonCode Aligner 和 DNAMAN 软件对比相似序列，然后登录 NCBI 基因数据库使用 Blast 在线对比工具 (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) 进行同源序列查询筛选，利用 SMART (<https://smart.embl.de/>) 和 Pfam (<http://pfam-legacy.xfam.org/>) 在线软件分析其蛋白结构域，利用 ExPASy 中的 pI/Mw 工具 (https://web.expasy.org/compute_pi/) 计算各 ABC 转运蛋白的理论等电点和分子量。

从 NCBI 数据库下载二斑叶螨 *Tetranychus urticae*、柑橘全爪螨 *Panonychus citri* 和西花蓟马 *Frankliniella occidentalis* 的 ABC 转运蛋白氨基酸序列，并与截形叶螨 ABC 转运蛋白氨基酸序列通过 MEGA 7.0 软件利用邻接法 (NJ) 构建系统发育树，bootstap 设置为 1 000 次，利用 EVOLVIEW

(<https://www.evolgenius.info/>) 在线工具对系统发育树进行优化。

1.4 毒力测定

毒力测定试验参照常壮壮（常壮壮和孙荆涛，2021）的叶片残毒法并加以改进。先将供试玉米叶片裁剪成 3 cm×3 cm 大小的方形叶片，分别浸入不同浓度的药液中，10 s 后取出叶片，背面朝上放置在培养皿，培养皿底部铺一层吸足水的脱脂棉，在原方法基础上加 1 张湿滤纸，以达到保湿效果。待处理好的叶片风干后，用 0 号毛笔刷挑取活跃且大小一致的雌成螨接入叶片上，每叶片接 30 头雌成螨。每个药剂处理重复 3 次，以清水处理为对照。

将接入叶螨的培养皿放于温度 25°C ± 1°C，相对湿度 70% ± 5%，光周期为 L : D = 16 : 8 的人工气候箱中。每隔 12 h 在解剖镜下观察并记录死亡叶螨数量 1 次，共观察 72 h，以毛笔轻触无反应或足不动即视为死亡。

1.5 不同发育阶段样品收集方法

将新鲜玉米叶片放置于培养皿中，并用吸水的脱脂棉包裹叶片四周以保存叶片水分，挑选活泼且大小一致的雌成螨接于叶背，待其产卵 24 h 后挑除雌成螨，用 1.5 mL 无酶离心管收集卵。用同样方法分别收集幼螨、若螨和成螨。培养条件与 1.4 相同。不同发育阶段每管收集数量分别为卵 800~1 200 粒、幼螨 800~1 000 头、若螨 500~600 头、成螨 300 头左右。每个螨态 4 组生物重复。收集的样本用液氮速冻后放于 -80°C 冰箱保存备用。

1.6 截形叶螨 cDNA 合成及 RT-qPCR 测序

1.6.1 cDNA 的合成

参考 1.5 收集叶螨，利用 Trizol 法（主要为 Trizol、氯仿、无水乙醇和异丙醇）提取总 RNA，具体试验方法参考王文军（2021）。提取到 RNA 后取少量 RNA 在超微量分光光度仪测量浓度，使用宝生物 PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser 试剂盒反转录 RNA 合成 cDNA，合成的 cDNA 在 -20°C 下保存。

1.6.2 引物设计

使用 Primer3web (<https://primer3.ut.ee/>) 在线工具设计各个候选基因的定量引物，内参基因选择 *Actin* (Sun *et al.*, 2010) 和 *RPS18* (李明, 2009)。引物由上海擎科生物科技有限公司合成。具体引物序列见表 1。

表 1 12 个截形叶螨 ABC 转运蛋白基因实时荧光定量引物

Table 1 RT-qPCR primers for 12 ABC transporter genes of *Tetranychus truncatus*

基因 Gene	引物序列 Primer sequence (5'-3')
<i>TiABC1</i>	F:GCTGCGGGAACAAGAATAGG
<i>TiABC1</i>	R:GCAAGCTCGATCTCTCAGC
<i>TiABC2</i>	F:AGTGACAGAGGTTGACGGAG
<i>TiABC2</i>	R:GAAACATGCCTGCCAGAAA
<i>TiABC3</i>	F:ACAAGACCTGGCCAAGAAGT
<i>TiABC3</i>	R:TCCTCTCAACCAGCGACAAT
<i>TiABC4</i>	F:AAGTTGCTTTTCATTGGCGGT
<i>TiABC4</i>	R:CTCTCTGGGAAGCACTGAA

<i>TtABC1</i>	F:GCCACCATTTCATCAACCCTC
<i>TtABC1</i>	R:CGGTTGGTTCTTCTTCGTCC
<i>TtABC2</i>	F:TCAGCGTCCAATGTCTTCCT
<i>TtABC2</i>	R:TGCCATAGTACCAGAAGCA
<i>TtABC3</i>	F:TCACAAGTCAGCTCGTACGT
<i>TtABC3</i>	R:CTCGGTAAATCGGCCACTG
<i>TtABC4</i>	F:ATTACTGGGCAGCTGGACT
<i>TtABC4</i>	R:TTGAACGAAGGAAAGCGCAA
<i>TtABC5</i>	F:ATGATGCCACCGATGATTGC
<i>TtABC5</i>	R:ATTGTGGTTGGTGTGGTGG
<i>TtABC6</i>	F:CCCAACACCTTGCTTCCATT
<i>TtABC6</i>	R:CGTCTCGAGCATGAACCAAG
<i>TtABC7</i>	F:CCTCAATGATATCCGGGGCT
<i>TtABC7</i>	R:GCAAAGCCACTATTGACGGT
<i>TtABC8</i>	F:TACAGAAGGACCAGCAGCAA
<i>TtABC8</i>	R:CAATTGTACGAAGCAGCCGA
<i>Actin</i>	F:GCCATCCTTCGTTTGGATTGGCT
<i>Actin</i>	R:TCTCGGACAATTTCTCGCTCAGCA
<i>RPS18</i>	F:ACGTGCTGGTGAACCTACCGAAGA
<i>RPS18</i>	R:TGCCTATTCAAGAACCAAAGTGGG

1.6.3 RT-qPCR 反应

使用 NovoStart SYBR qPCR SuperMix Plus 试剂盒制备反应液，RT-qPCR 反应体系为 10 μ L：0.5 μ LcDNA 模板，5 μ L 2 \times NovoStart[®] SYBR qPCR SuperMix Plus，0.5 μ L 10 μ mol/L Forward-Primer，0.5 μ L 10 μ mol/L Reverse-Primer，0.2 μ LROX II，3.3 μ L RNase Free Water。RT-qPCR 反应程序：（1）95 $^{\circ}$ C 2 min，（2）95 $^{\circ}$ C 15 s、60 $^{\circ}$ C 30 s 循环 40 次，（3）95 $^{\circ}$ C 15 s、60 $^{\circ}$ C 1 min 循环 1 次，95 $^{\circ}$ C 15 s。每个处理做 4 个生物重复。

1.7 数据处理与分析

使用 SPSS 22.0 计算 LC₅₀、 x^2 、95%置信区间和毒力回归方程。

实时荧光定量 PCR 表达量值采用 $2^{-\Delta\Delta ct}$ 法计算（Livak & Schmittgen, 2013）。使用 SPSS 22.0 计算基因的表达量差异，并用单因素方差分析和独立样本 *t* 检验进行验证分析，使用 Origin 2022 进行数据绘图。

2 结果与分析

2.1 截形叶螨 ABC 转运蛋白生物信息学分析

2.1.1 截形叶螨 ABC 转运蛋白基因系统发育分析

通过转录组数据及 NCBI 中检索基因数据库分析，共鉴定到 62 个截形叶螨 ABC 转运蛋白基因（表 2），这些基因在 NCBI 数据库中 Protein BLAST 分析一致性均达到 90%以上。对截形叶螨 ABC 转运蛋白基因进行了命名，即“*Tt*”（截形叶螨拉丁名缩写）+亚家族名称+编号。为研究截形叶螨 ABC 转运蛋白的系统进化关系，结合多种昆虫 ABC 转运蛋白序列构建系统发育树（图 1）。截形叶螨的 ABC 转运蛋白基因分属为 8 个亚家族（*TtABCA*~*TtABCH*）。在所有家族中，C 家族数量最多，共 25 个，其次是 H 家族，共 14 个，此外还有 A、B、D、E、F 和 G 家族，分别为 5 个、4 个、2 个、

1 个、3 个和 8 个。进化树分支表示，所有家族主要分为 3 大分支，其中 A 家族、H 家族和 G 家族同源性较高分为 1 支，E 家族和 F 家族同源性较高分为 1 支，B 家族、C 家族和 D 家族同源性较高分为 1 支。

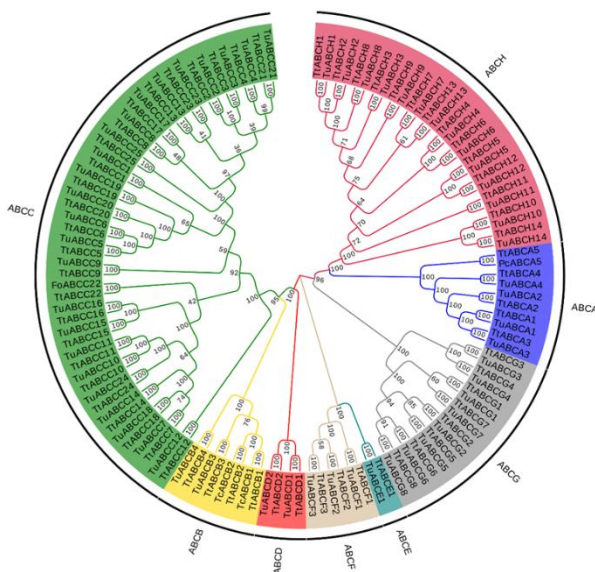


图 1 截形叶螨 ABC 转运蛋白系统发育树。

Fig. 1 Gene registration number ABC transporter phylogenetic tree of *Tetranychus truncatus*

注：Tt，截形叶螨；Tc，朱砂叶螨；Pc，柑橘全爪螨；Fo，西花蓟马。不同颜色代表不同亚家族，共分为 8 个亚家族：ABCA~H。Note: Tt, *Tetranychus truncatus*; Tc, *Tetranychus cinnabarinus*; Pc, *Panonychus citrinus*; Fo, *Frankliniella occidentalis*. Different colors represented different subfamilies, divided into 8 subfamily: ABCA~H.

2.1.2 截形叶螨 ABC 转运蛋白基因鉴定及特征分析

根据结构域和序列相似性分析，结果表明，鉴定得到的 62 个 ABC 转运蛋白基因氨基酸碱基数在 381~1 993 之间，相对分子质量为 14 356.37~222 841.31 kDa，理论等电点在 6.00~9.51 之间。Pfam 和 SMART 分析结果显示 62 个 ABC 转运蛋白均含有特征序列核苷酸结合域（NBD），其中 ABCA 亚家族包含 5 个全转运蛋白基因（Full-transporters）；ABCB 亚家族包含 2 个全转运蛋白基因和 2 个半转运蛋白基因（Half-transporters）；ABCC 亚家族包含 24 个全转运蛋白基因和 1 个半转运蛋白基因；ABCD 亚家族包含 2 个半转运蛋白基因；ABCE 和 ABCF 亚家族分别含有 1 个和 3 个半转运蛋白基因，且每个基因分别只含有 2 个 NBD 保守结构域；ABCG 和 ABCH 亚家族分别包含 8 个和 13 半转运蛋白基因，均由反向结构域 NBD-TMD 构成，其中，ABCH 家族中 *TtABCH11* 基因 TMD 跨膜结构域缺失，仅有一个 NBD 保守结构域。基因名称、登录号、长度、理论等电点、分子量和结构域在表 2 中列出。

表 2 62 个截形叶螨 ABC 转运蛋白基因特征分析

Table 2 Characterization of 62 ABC transporter genes identified from *Tetranychus truncatus*

家族	基因名称	基因 ID	长度	理论等电点	分子量	结构域	基因登录号
Family	Gene name	Gene ID	aa	pI	Mw	Topology	Gene accession number
A	<i>TtABCA1</i>	Isoform0001007	1 658	8.19	186 467.00	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015785350.1
A	<i>TtABCA2</i>	Isoform0001265	1 670	6.24	188 174.52	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015786740.1

A	<i>TtABCA3</i>	Isoform0001446	1 667	6.78	186 500.27	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015788540.1
A	<i>TtABCA4</i>	Isoform0000525	1 726	6.55	196 474.47	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015785953.1
A	<i>TtABCA5</i>	Isoform0000276	1 993	7.11	222 841.31	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_053207927.1
B	<i>TtABCB1</i>	Isoform0002523	1 291	7.00	142 967.67	TMD-NBD-TMD-NBD	ALE20476.1
B	<i>TtABCB2</i>	Isoform0003152	1 292	7.51	14 356.37	TMD-NBD-TMD-NBD	ALE20477.1
B	<i>TtABCB3</i>	Isoform0013719	688	9.06	75 874.84	TMD-NBD	XP_015789253.1
B	<i>TtABCB4</i>	Isoform0014620	656	9.51	72 439.59	TMD-NBD	XP_015792853.1
C	<i>TtABCC1</i>	Isoform0001313	1 522	7.21	172 253.97	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015781653.1
C	<i>TtABCC2</i>	Isoform0002009	1 489	6.56	167 221.83	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015793767.1
C	<i>TtABCC3</i>	Isoform0002293	1 481	7.27	167 195.74	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015781113.1
C	<i>TtABCC4</i>	Isoform0002258	1 508	8.43	168 668.35	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015783925.1
C	<i>TtABCC5</i>	Isoform0001979	1 521	8.73	172 871.33	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015785719.1
C	<i>TtABCC6</i>	Isoform0002122	1 501	8.60	169 854.08	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015785720.1
C	<i>TtABCC7</i>	Isoform0001719	1 340	8.53	150 322.61	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015783350.1
C	<i>TtABCC8</i>	Isoform0001149	1 516	8.28	170 788.71	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015783331.1
C	<i>TtABCC9</i>	Isoform0002202	1 457	8.80	164 106.88	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015795703.1
C	<i>TtABCC10</i>	Isoform0003306	1 325	6.58	149 154.61	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015788861.1
C	<i>TtABCC11</i>	Isoform0002627	1 335	6.85	150 698.70	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015788850.1
C	<i>TtABCC12</i>	Isoform0000576	1 836	6.75	205 693.78	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015786963.1
C	<i>TtABCC13</i>	Isoform0002004	1 529	8.42	171 639.35	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015786444.1
C	<i>TtABCC14</i>	Isoform0002573	1 324	8.63	148 107.64	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015784538.1
C	<i>TtABCC15</i>	Isoform0003769	1 309	8.78	148 367.47	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015788145.1
C	<i>TtABCC16</i>	Isoform0029495	1 307	8.67	147 739.51	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015788146.1
C	<i>TtABCC17</i>	Isoform0001999	1 538	8.52	172 973.46	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015782849.1
C	<i>TtABCC18</i>	Isoform0003103	1 344	8.09	150 463.69	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015790855.1
C	<i>TtABCC19</i>	Isoform0002114	1 467	7.43	167 159.70	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015781935.1
C	<i>TtABCC20</i>	Isoform0003101	1 380	6.20	156 371.15	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015785545.2
C	<i>TtABCC21</i>	Isoform0003967	1 287	8.59	144 316.71	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_015792060.1
C	<i>TtABCC22</i>	Isoform0002502	1 184	6.30	131 717.17	TMD-NBD-TMD-NBD	KAE8738304.1
C	<i>TtABCC23</i>	Isoform0004567	1 259	8.54	141 209.54	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_025017040.1
C	<i>TtABCC24</i>	Isoform0005761	1 170	8.17	130 565.88	TMD-NBD-TMD-NBD	XP_025015978.1
C	<i>TtABCC25</i>	Isoform0010363	908	7.83	102 632.00	TMD-NBD	XP_015788843.1
D	<i>TtABCD1</i>	Isoform0004887	829	8.56	94 065.15	TMD-NBD	XP_015782825.1
D	<i>TtABCD2</i>	Isoform0005803	856	9.30	74 093.33	TMD-NBD	XP_015793295.1
E	<i>TtABCE1</i>	Isoform0011889	614	8.41	69 047.00	NBD-NBD	XP_015792514.1
F	<i>TtABCF1</i>	Isoform0014630	612	7.30	69 850.10	NBD-NBD	XP_015790219.1
F	<i>TtABCF2</i>	Isoform0012543	715	6.00	80 326.13	NBD-NBD	XP_015792989.1
F	<i>TtABCF3</i>	Isoform0016791	584	6.32	65 707.79	NBD-NBD	XP_015792399.1
G	<i>TtABCG1</i>	Isoform0004326	381	9.19	42 155.12	NBD-TMD	XP_025017467.1
G	<i>TtABCG2</i>	Isoform0011047	776	8.24	87 104.70	NBD-TMD	XP_015789963.1
G	<i>TtABCG3</i>	Isoform0004931	1 029	8.91	115 344.18	NBD-TMD	XP_015787613.1
G	<i>TtABCG4</i>	Isoform0012172	661	9.34	74 438.73	NBD-TMD	XP_015787641.1
G	<i>TtABCG5</i>	Isoform0005310	864	7.24	95 459.99	NBD-TMD	XP_015793595.1
G	<i>TtABCG6</i>	Isoform0008498	720	8.77	81 232.96	NBD-TMD	XP_025016024.1
G	<i>TtABCG7</i>	Isoform0009295	963	7.76	108 578.63	NBD-TMD	XP_015789145.1
G	<i>TtABCG8</i>	Isoform0012310	760	6.66	84 376.17	NBD-TMD	XP_015793118.1
H	<i>TtABCH1</i>	Isoform0007609	734	7.59	82 117.55	NBD-TMD	XP_025018061.1
H	<i>TtABCH2</i>	Isoform0008677	766	7.96	84 994.72	NBD-TMD	XP_025018058.1
H	<i>TtABCH3</i>	Isoform0009712	720	7.58	81 731.41	NBD-TMD	XP_015792066.1
H	<i>TtABCH4</i>	Isoform0009040	738	8.09	82 802.68	NBD-TMD	XP_015781176.1

H	<i>TtABCH5</i>	Isoform0010966	721	8.88	80 579.64	NBD-TMD	XP_015792622.1
H	<i>TtABCH6</i>	Isoform0011388	779	8.23	87 682.22	NBD-TMD	XP_015793401.1
H	<i>TtABCH7</i>	Isoform0008162	766	8.82	85 570.76	NBD-TMD	XP_015781170.1
H	<i>TtABCH8</i>	Isoform0012051	716	6.31	80 482.27	NBD-TMD	XP_015791722.1
H	<i>TtABCH9</i>	Isoform0011923	716	8.36	79 941.14	NBD-TMD	XP_015790459.1
H	<i>TtABCH10</i>	Isoform0003871	708	7.99	80 484.87	NBD-TMD	XP_025017528.1
H	<i>TtABCH11</i>	Isoform0009021	545	7.17	62 230.05	NBD	XP_015793009.1
H	<i>TtABCH12</i>	Isoform0009061	704	8.04	78 837.80	NBD-TMD	XP_015793471.1
H	<i>TtABCH13</i>	Isoform0010693	826	8.91	91 123.33	NBD-TMD	XP_015790239.1
H	<i>TtABCH14</i>	Isoform0013485	703	6.87	79 194.83	NBD-TMD	XP_015787588.1

2.2 截形叶螨雌成螨对3种杀螨剂的毒力测定

由表3可知,3种药剂处理截形叶螨雌成螨24 h和48 h后,毒力有较大差异,其中毒力最高的是阿维菌素,LC₅₀值为0.011 mg/L和0.002 mg/L,联苯肼酯毒力次之,LC₅₀值为4.406 mg/L和2.718 mg/L,毒力最低的是炔螨特,LC₅₀值为19.682 mg/L和4.499 mg/L。处理72 h后,3种药剂对截形叶螨雌成螨毒力有所变化,最高为阿维菌素,其次是炔螨特,毒力最低的为联苯肼酯。3种杀螨剂在不同浓度处理下72 h内随时间推移死亡率变化均呈上升趋势,在较高浓度下这3种杀螨剂均有较好的毒杀效果,低浓度下阿维菌素效果最好,其次是炔螨特,联苯肼酯效果不佳(图2)。

表3 3种杀螨剂对截形叶螨雌成螨的毒力比较

Table 3 Comparison of toxicity of 3 acaricides against female adult *Tetranychus truncatus*

药剂名称 Drug name	时间(h) Time	LC ₅₀ (mg/L)	95%置信区间 (mg/L) 95% CI	毒力回归方程 Regression equation of toxicity	卡方值 χ^2
联苯肼酯 Bifenazate	24	4.406	0.396~21.110	$y=-0.846+1.313x$	27.737
	48	2.718	0.277~11.821	$y=-0.607+1.398x$	27.270
	72	1.447	0.165~6.606	$y=-0.219+1.363x$	25.724
炔螨特 Propargite	24	19.682	8.089~40.136	$y=-1.488+1.150x$	7.752
	48	4.499	0.304~14.754	$y=-0.736+1.126x$	17.649
	72	1.132	0.038~3.621	$y=-0.056+1.046x$	10.187
阿维菌素 Abamectin	24	0.011	0.001~0.042	$y=1.254+0.639x$	8.279
	48	0.002	0.000~0.007	$y=1.632+0.584x$	6.983
	72	0.001	0.000~0.004	$y=2.163+0.696x$	9.173

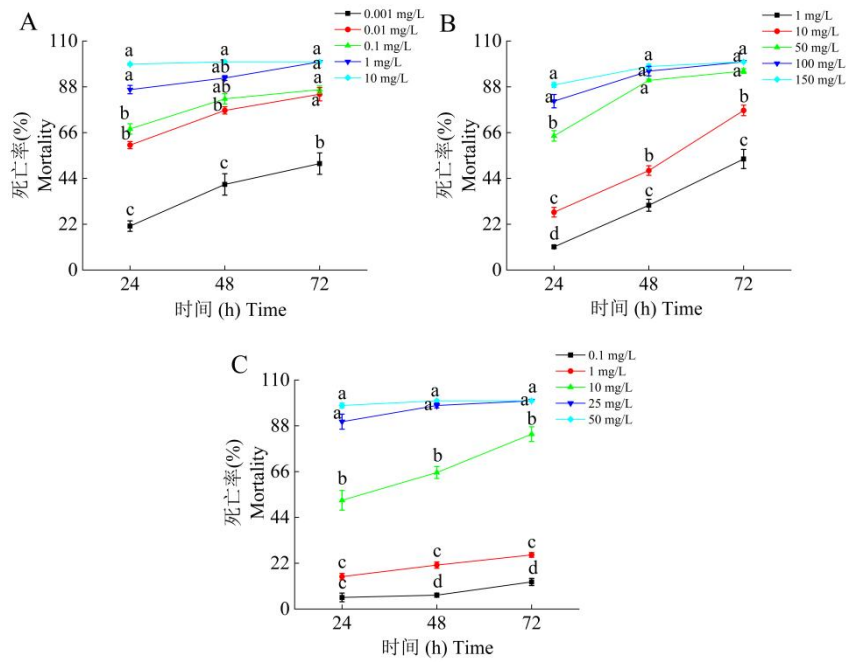


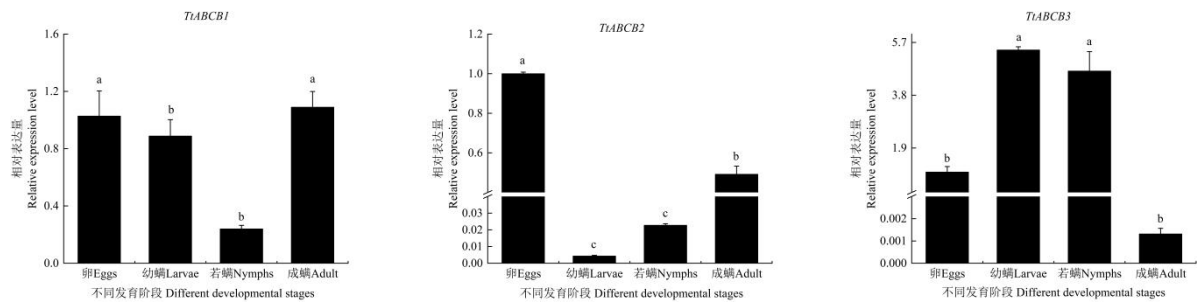
图2 截形叶螨雌成螨在3种杀螨剂不同浓度处理下死亡率曲线

Fig. 2 Death curves of female adult mites of *Tetranychus truncatus* under different concentrations of three insecticides

注: A, 阿维菌素; B, 炔螨特; C, 联苯肼酯; 小写字母代表不同浓度差异显著 ($P < 0.05$)。Note: A, Abamectin; B, Propargite; C, Bifenazate; Lowercase letters represented significant differences in concentration ($P < 0.05$).

2.3 截形叶螨不同发育阶段 ABC 转运蛋白基因的表达模式

通过实时荧光定量 PCR 检测截形叶螨不同发育阶段 ABC 转运蛋白的表达量, 并以截形叶螨卵期表达量为参照。结果显示, 目的基因和内参基因的溶解曲线均为单峰, 无非特异性扩增。符合相对表达量的试验及相关分析要求。截形叶螨 12 个 ABC 转运蛋白基因在不同发育阶段均有表达, 但在不同的发育阶段 (卵、幼螨、若螨、成螨) 相对表达量有所不同 (图 3)。其中, *TtABCB2*、*TtABCG7* 和 *TtABCG8* 在卵期表达量最高; *TtABCB3*、*TtABCB4*、*TtABCG1*、*TtABCG5* 和 *TtABCG6* 在幼螨阶段表达量最高; *TtABCG2* 和 *TtABCG3* 在若螨阶段表达量最高; *TtABCB1* 和 *TtABCG4* 在成螨阶段表达量最高。



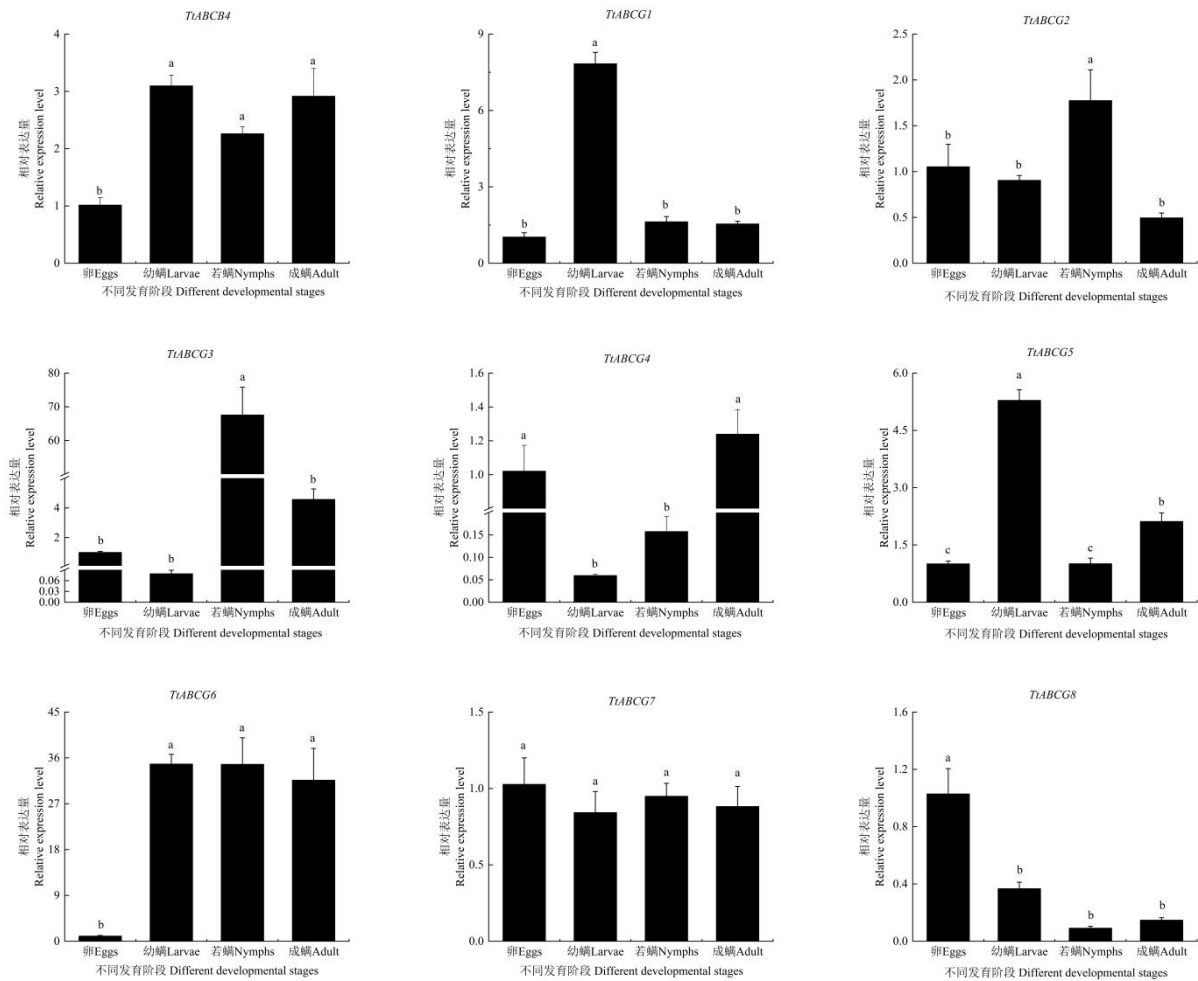


图3 截形叶螨 ABC 转运蛋白基因在不同发育阶段的相对表达水平

Fig. 3 Relative expression levels of ABC transporter genes in *Tetranychus truncatus* at different developmental stages

注：图中数据为平均值 ± 标准误；使用单因素方差分析处理各基因与对照组之间的差异；小写字母代表不同发育阶段差异显著 ($P < 0.05$)。
 Note: Data in the chart was mean ± standard error; One-way Anova method was used to assess the differences between the two gene clusters and the control group; The lowercase letters represented significant differences in different developmental stages ($P < 0.05$).

2.4 3种杀螨剂处理下截形叶螨 ABC 转运蛋白的表达模式

用3种杀螨剂分别对截形叶螨进行处理 (0.011 mg/L 阿维菌素, 4.499 mg/L 炔螨特, 4.406 mg/L 联苯肼酯), 24 h 后测定截形叶螨 12 个 ABC 转运蛋白在 3 种药剂胁迫后的表达量变化 (图 4)。结果显示, 除 *TtABC1*、*TtABC3*、*TtABC4* 和 *TtABC1* 显著上调外, 其余基因经杀螨剂处理后均出现不同程度下调表达。其中 *TtABC1* 经过阿维菌素处理后相较于对照表达量上调了 1.94 倍; *TtABC3* 经过阿维菌素、炔螨特和联苯肼酯处理后, 相较于对照相对表达量分别上调了 5 897.50 倍、979.66 倍和 435.74 倍; *TtABC4* 经过联苯肼酯处理后相较于对照相对表达量上调了 2.47 倍; *TtABC1* 经过阿维菌素、炔螨特和联苯肼酯处理后, 相较于对照相对表达量分别上调了 2.60 倍、4.54 倍和 3.47 倍。

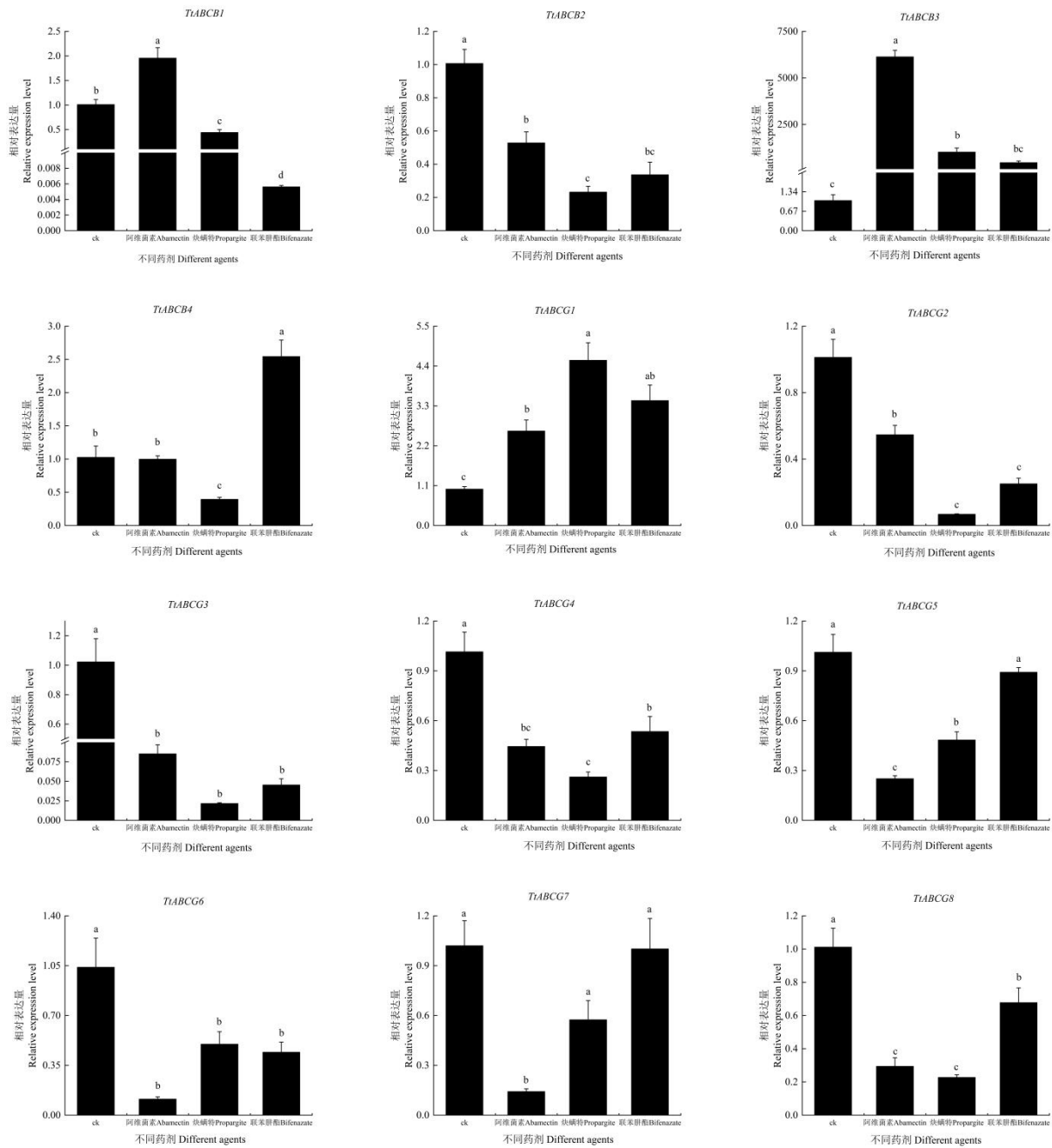


图 4 截形叶螨 ABC 转运蛋白在 3 种杀螨剂处理下相对表达量

Fig. 4 Relative expression level of ABC transporter protein in *Tetranychus truncatus* treated with three kinds of acaricides

注：图中数据为平均值 ± 标准误；使用单因素方差分析方法处理各基因与对照组之间的差异；小写字母代表不同药剂间差异显著 ($P < 0.05$)。Note: Data in the chart was mean ± standard error; One-way Anova method was used to assess the differences between the two gene clusters and the control group; Lower case letters represented significant differences between different medications. ($P < 0.05$).

为进一步研究截形叶螨体内 ABC 转运蛋白基因在阿维菌素、炔螨特和联苯肼酯胁迫时的作用，结合上述定量结果绘制了韦恩图，分析结果如图 5 所示，*TaABC3* 和 *TaABC1* 在截形叶螨对 3 种杀螨剂的解毒代谢过程中可能发挥了重要作用。

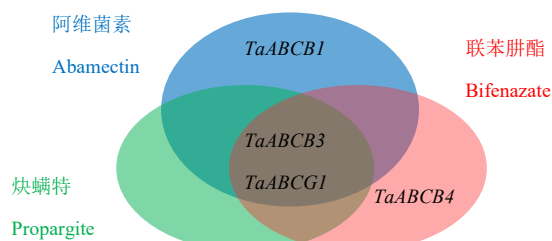


图 5 截形叶螨上调表达 ABC 转运蛋白基因韦恩图

Fig. 5 Wayne diagram of up-regulated expression of ABC transporter gene in *Tetranychus truncatus*

3 结论与讨论

本研究从截形叶螨转录组中共鉴定出 62 个 ABC 转运蛋白基因，并发现 ABC 转运蛋白数量在不同物种间存在一定差异，不同家族基因数量也存在一定差异（表 4）。ABC 转运蛋白基因主要以全转运蛋白（包含两个 TMD（Transmembrane domain）和两个 NBD（Nucleotide-binding domain））和半转运蛋白（包含一个 TMD 和一个 NBD）形式存在。根据不同的家族划分，其中全转运蛋白主要存在于 ABCA、ABCB 和 ABCC 亚家族，半转运蛋白主要存在于 ABCB、CBCD、ABCE、ABCF、ABCG 和 ABCH 亚家族中（Rees *et al.*, 2009; Sun *et al.*, 2017）。截形叶螨 ABC 转运蛋白结构构成基本与之相符合，二斑叶螨也存在类似的半转运蛋白和全转运蛋白结构（Dermauw *et al.*, 2013）。

表 4 不同物种 ABC 转运蛋白基因亚家族数量

Table 4 Number of ABC transporter genes subfamilies in different species

物种 Species	A	B	C	D	E	F	G	H	总数 Total	参考文献 References
人类 <i>Homo sapiens</i>	12	11	12	4	1	3	5	0	48	侯文韬等, 2018
家蚕 <i>Bombyx mori</i>	9	9	15	2	1	3	13	3	55	Liu <i>et al.</i> , 2011
小菜蛾 <i>Plutella xylostella</i>	9	18	18	7	12	3	19	14	100	戚伟平, 2015
黑腹果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	10	8	14	2	1	3	15	3	56	Dean <i>et al.</i> , 2001
桔小实蝇 <i>Bactrocera dorsalis</i>	7	7	9	2	1	3	15	3	47	肖林帆, 2018
二斑叶螨 <i>Tetranychus urticae</i>	9	4	39	2	1	3	23	22	103	Dermauw <i>et al.</i> , 2013
截形叶螨 <i>Tetranychus truncatus</i>	5	4	25	2	1	3	8	14	62	本文

ABC 转运蛋白一般在昆虫各个发育阶段均有表达，相对表达量受不同发育阶段生理活动和组织功能需求有所变化（Jin *et al.*, 2019）。如，康新乐（2015）研究发现禾谷缢管蚜 *Rhopalosiphum padi* *RhpaABCG9*、*RhpaABCG20*、*RhpaABCG23* 和 *RhpaABCC1* 4 个基因在 3~4 龄若蚜阶段表达最高，推测与若蚜在 3~4 龄阶段的取食量相关；杨帆（2013）比较了棉铃虫 *Helicoverpa armigera* *HaABCC2* 基因在不同发育阶段的表达量，发现该基因在 5 龄幼虫表达量显著高于其他发育阶段，在成虫阶段表达量最低，分析原因可能与棉铃虫幼虫期取食量较大相关，因此需要更多的 *HaABCC2* 基因来参与物质转运。本研究发现截形叶螨 12 个 ABC 转运蛋白中有 7 个基因在低龄的幼螨和若螨期高表达，结合试验中观察发现可能与截形叶螨幼螨和若螨期活动量大且取食量较多相关。但有研究表示并非所有昆虫的 ABC 转运蛋白都在低龄期高表达，如褐飞虱体内 *NIABCB* 基因表达量随生长发育时间逐渐升高（阚雯俊等，2020）。此外，*TtABCG7* 在截形叶螨各发育阶段相对表达差异均不显著，这可能与其它生理调控相关，具体原因需要进一步研究。

昆虫体内 ABC 转运蛋白表达量不仅会因生育期不同有所变化, 面对不同胁迫也会出现不同的变化, 已有很多研究证实 ABC 转运蛋白表达量上升可能与昆虫解毒代谢以及抗药性产生有关 (Pan *et al.*, 2020; 曾庆会等, 2022)。如研究发现亚洲柑橘木虱 *Diaphorina citri* 中有 4 个 ABCG 和 1 个 ABCH 亚家族转运蛋白基因在吡虫啉胁迫下上调 (Wang *et al.*, 2019); 灰飞虱 *Laodelphax striatellus* Fallen (孙海娜, 2019) 和棉蚜 *Aphis gossypii* (Lv *et al.*, 2022b) 抗性品系中部分 ABC 转运蛋白基因出现不同程度上调表达。本研究发现截形叶螨中 ABCB 和 ABCG 转运蛋白基因在 3 种杀螨剂胁迫下也表现出不同的表达水平, 其中部分基因显著上调表达。此外, 现有研究表明, ABC 转运蛋白参与或介导包括拟除虫菊酯类、新烟碱类、氨基甲酸酯类和有机磷类等多种类型药剂的代谢抗性 (Tanaka *et al.*, 2016)。本研究中的 3 种杀螨剂类型和作用机制各不相同, 试验结果表明, *TtABCB3* 和 *TtABCG1* 在 3 种药剂胁迫下均显著上调表达, 表明这两个基因可能参与了截形叶螨对阿维菌素、炔螨特和联苯肼酯 3 种药剂的解毒代谢过程。其余基因均未出现显著上调表达, 甚至出现不同程度下调情况, 这些下调基因的具体功能还需进一步研究进行验证。基于以上结果, 在后续研究中可利用 RNAi 和其他分子研究手段进一步探究 *TtABCB3* 和 *TtABCG1* 基因对杀螨剂的解毒代谢功能。

参考文献 (References)

- Chang ZZ, Sun JT. Susceptibility of *Tetranychus truncatus* to three acaricides [J]. *Corn Science*, 2021, 29 (4): 110-114. [常壮壮, 孙荆涛. 甘肃武威市凉州玉米产区截形叶螨对 3 种杀螨剂的敏感性测定 [J]. 玉米科学, 2021, 29 (4): 110-114]
- Dean M, Hamon Y, Chimini G. The human ATP-binding cassette (ABC) transporter superfamily [J]. *Journal of Lipid Research*, 2001, 42 (7): 1007-1017.
- Dekeyser MA. Acaricide mode of action [J]. *Pest Management Science*, 2005, 61 (2): 103-110.
- Dermauw W, Osborne EJ, Clark RM, *et al.* A burst of ABC genes in the genome of the polyphagous spider mite *Tetranychus urticae* [J]. *BMC Genomics*, 2013, 14 (1): 317.
- Gottesman MM, Fojo T, Bates SE. Multidrug resistance in cancer: role of ATP-dependent transporters [J]. *Nature Reviews Cancer*, 2002, 2 (1): 48-58.
- Hou WT, Wang L, Xu D, *et al.* ABC transporters and human diseases [J]. *Journal of China University of Science and Technology*, 2018, 48 (10): 9. [侯文韬, 王亮, 徐达, 等. ABC 转运蛋白与人类疾病 [J]. 中国科学技术大学学报, 2018, 48 (10): 853-861]
- Jin M, Liao C, Chakrabarty S, *et al.* Transcriptional response of ATP-binding cassette (ABC) transporters to insecticides in the *Cotton bollworm*, *Helicoverpa armigera* [J]. *Pestic Biochem Physiol*, 2019, 154 (1): 46-59.
- Kang XL. Molecular Cloning and Expression Patterns of *Rhopalosiphum padi* ATP-Binding Cassette Transporter Genes [D]. Yangling: Northwest Agriculture and Forestry University of Science and Technology Master Thesis, 2016. [康新乐. 禾谷缢管蚜 ABC 转运蛋白基因克隆及其表达特性研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学硕士论文, 2016]
- Kathawala RJ, Gupta P, Ashby CR, *et al.* The modulation of ABC transporter-mediated multidrug resistance in cancer: A review of the past decade [J]. *Drug Resist Updat*, 2015, 18 (1): 1-17.
- Li M. The Expression of *Hsp70s* in *Tetranychus cinnabarinus* (Boisduval) Suffering the Stress of Temperature and Abamectin [D]. Chongqing: Southwest University Master Thesis, 2009. [李明. 温度和阿维菌素胁迫下朱砂叶螨 *Hsp70s* 基因表达研究 [D]. 重庆: 西南大学硕士论文, 2009]
- Liu S, Zhou S, Tian L, *et al.* Genome-wide identification and characterization of ATP-binding cassette transporters in the silkworm, *Bombyx mori* [J]. *BMC Genomics*, 2011, 12 (1): 491.
- Livak KJ, Schmittgen TD. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2⁻(Delta Delta CT) Method [J]. *Method*, 2013, 25 (4): 402-408.
- Lv Y, Yan K, Gao X, *et al.* Functional inquiry into ATP-binding cassette transporter genes contributing to spirotetramat resistance in *Aphis gossypii* glover [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2022, 70 (41): 13132-13142.
- Pan Y, Zeng X, Wen S, *et al.* Multiple ATP-binding cassette transporters genes are involved in thiamethoxam resistance in *Aphis gossypii* glover [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2020, 167: 104558.
- Qi WP. Genome-Wide Characterization and Expression Profiling of ATP-binding Cassette Transporter Genes in the Diamondback Moth, *Plutella xylostella* (L.) [D]. Fuzhou: Fujian Agricultural and Forestry University Master Thesis, 2015. [戚伟平. 小菜蛾 ABC 转运蛋白基因家族的鉴定及其进化与表达模式 [D]. 福州: 福建农林大学硕士论文, 2015]
- Rees DC, Johnson E, Lewinson O. ABC transporters: The power to change [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2009, 10 (3): 218-227.

- Sun HN. Studies on ATP-binding Cassette (ABC) Transporters in Small Brown Planthopper, *Laodelphax striatellus* (Fallén) and Their Involvement in Insecticide Resistance [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University PhD Thesis, 2019. [孙海娜. 灰飞虱 ABC 转运蛋白基因的鉴定及其抗药性功能研究 [D]. 南京: 南京农业大学博士论文, 2019]
- Sun W, Jin Y, He L, et al. Suitable reference gene selection for different strains and developmental stages of the carmine spider mite, *Tetranychus cinnabarinus*, using quantitative real-time PCR [J]. *Journal of Insect Science*, 2010, 10 (208): 1-12.
- Tanaka S, Endo H, Adegawa S, et al. Functional characterization of bacillus thuringiensis cry toxin receptors explains resistance in insects [J]. *Federation of European Biochemical Societies Journal*, 2016, 283 (24): 4474-4490.
- Wang L, Feng HZ. Prospects on the research and application of insecticides-abamectin [J]. *China Plant Protection Guide*, 2008, 4: 13-15. [王兰, 冯宏祖. 阿维菌素类杀虫剂的研究及应用前景 [J]. 中国植保导刊, 2008, 4: 13-15]
- Wang WJ. Effects of Glucosinolates on Induction of Cytochrome P450s And Glutathione S-transferase in Pea aphid *Acyrtosiphon pisum* [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University Master Thesis, 2021. [王文军. 芥子油苷对豌豆蚜细胞色素 P450s 和谷胱甘肽 S-转移酶诱导表达的影响 [D]. 兰州: 甘肃农业大学硕士论文, 2021]
- Wang Z, Tian F, Cai L, et al. Identification of candidate ATP-binding cassette transporter gene family members in *Diaphorina citri* (Hemiptera: Psyllidae) via adult tissues transcriptome analysis [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9 (1): 15842.
- Wannes DA, Thomas VL. The ABC gene family in arthropods: comparative genomics and role in insecticide transport and resistance [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2014, 45 (1): 89-110.
- Wilkens S. Structure and mechanism of ABC transporters [J]. *F1000 Medicine Reports*, 2015, 7: 14.
- Xiao LF. Genome-Wide Identification and Expression Profiles of ATP-Binding Cassette Transporter Genes in the Oriental Fruit Fly, *Bactrocera dorsalis* (Hendel) (Diptera: Tephritidae) [D]. Chongqing: Southwest University Master Thesis, 2018. [肖林帆. 桔小实蝇 ABC 转运蛋白基因鉴定与表达模式分析 [D]. 重庆: 西南大学硕士论文, 2018]
- Xie DY, Yang ZG, Da AS, et al. Screening of the optimal mixing proportion of propargite and chlorfenapyr for the joint acaricidal activity [J]. *Zhejiang Agricultural Journal*, 2015, 27 (4): 593-597. [谢道燕, 杨振国, 达爱斯, 等. 炔螨特与溴虫腈联合杀螨活性的最佳配比筛选 [J]. 浙江农业学报, 2015, 27 (4): 593-597]
- Xu BQ, Song B, Xiong JM, et al. Field evaluation of unmanned aerial vehicle (UAV) as sprayer for chemical control of the main pests in jujube orchard [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2021, 43 (1): 245-252. [徐兵强, 宋博, 熊金铭, 等. 植保无人机喷雾对枣树主要害虫防治效果评价 [J]. 环境昆虫学报, 2021, 43 (1): 245-252]
- Yang F. Molecular Cloning and mRNA Expression of Transporter ABC2 Gene in *Cotton bollworm* [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University Master Thesis, 2014. [杨帆. 棉铃虫 *HaABC2* 基因克隆及 mRNA 表达 [D]. 南京: 南京农业大学硕士论文, 2014]
- Yang H, Zhou C, Yang XB, et al. Effects of insecticide stress on expression of *NIABCG* transporter gene in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* [J]. *Insects*, 2019, 10 (10): 334-334.
- Yang XM. Study on the Roles of ABC Transporters in the Detoxification of Chlorantraniliprole and Abamectin in the Rice Striped Stem Borer, *Chilo suppressalis* [D]. Yangzhou: Yangzhou University Master Thesis, 2021. [杨雪梅. ABC 转运蛋白在二化螟对氯虫苯甲酰胺和阿维菌素解毒代谢中的作用研究 [D]. 扬州: 扬州大学硕士论文, 2021]
- Yang ZG, Xie DY, Ni J, et al. Control effect of bifenazate and sulfaflor on *Tetranychus cinnabarinus* and *Bemisia tabaci* [J]. *China Plant Protection Journal*, 2022, 42 (1): 83-86. [杨振国, 谢道燕, 倪婧, 等. 联苯肼酯和氟啶虫胺腈混配对朱砂叶螨和桑粉虱的防效 [J]. 中国植保导刊, 2022, 42 (1): 83-86]
- Zeng QH, Zhou C, Yang XB, et al. Expression of *SfABCD1* in the white-backed planthopper, *Sogatella furcifera* (Hemiptera: Delphacidae) in response to insecticide stress [J]. *Journal of Entomology*, 2022, 65 (1): 21-30. [曾庆会, 周操, 杨熙彬, 等. 白背飞虱 *SfABCD1* 对杀虫剂胁迫的响应表达 [J]. 昆虫学报, 2022, 65 (1): 21-30]
- Zha WJ, Li SH, Zhou L, et al. Gene cloning and expression of *ABCB* in *Nilaparvata lugens* [J]. *Journal of Environmental Entomology*, 2020, 42 (2): 419-425. [阚雯俊, 李三和, 周雷, 等. 褐飞虱 *ABCB* 基因的克隆与表达分析 [J]. 环境昆虫学报, 2020, 42 (2): 419-425]