

刘惠霞 李新岗 吴文君 编

昆虫生物化学

KUNCHONGSHENGWUHUAXUE



陕西科学技术出版社

昆虫生物化学

刘惠霞 李新岗 吴文君 编

陕西科学技术出版社

昆虫生物化学

刘惠霞 李新岗 吴文君 编

陕西科学技术出版社出版发行

(西安北大街131号)

西北农业大学印刷厂印刷

787×1092 毫米 16 开本 16.75 印张 38 万字

1998 年 9 月第 1 版 1998 年 9 月第 1 次印刷

印数: 1—1000 册

ISBN 7-5369-2550-6/O·107

定 价: 22.50 元

前 言

随着生物技术的高速发展,昆虫学的研究已深入到分子生物学水平,即研究昆虫生长、发育、生殖、代谢活动中各种生物大分子的合成、运输、作用机理以及它们的基因结构、表达控制、DNA 重组等。昆虫生物化学就是以昆虫为研究对象,用生物化学的理论和方法在分子水平上探讨昆虫生命现象和化学本质的学科,是分析昆虫生命活动和各种行为的理论基础。由于昆虫在整个动物界占有重要位置,昆虫生物化学作为动物生物化学的一个分支,它的深入研究不但丰富了生物化学领域的研究内容,而且通过利用昆虫作为模式阐明了许多基本的生物化学现象,例如对眼色素形成的遗传控制的研究,导致产生了“一个基因,一条多肽链”的中心原则;对昆虫飞行肌细胞色素的最初研究形成了目前我们对氧化代谢的概念等。昆虫作为节肢动物的一个纲,其形态特征、生理功能及物质代谢等又有其独特之处,如:昆虫生长发育过程中有变态现象;某些昆虫生活史的某一阶段存在停止发育的滞育现象;一些昆虫长距离迁徙需要其飞行肌能量代谢有高度的适应性等。因此,昆虫中又存在着不同于脊椎动物的特殊的物质代谢途径。

近年来,国外关于昆虫生物化学的研究进展很快,大量的文献报道了令人鼓舞的结果。但是国内除 80 年代出版了两本译著外,尚无一本系统介绍昆虫生物化学的专著,也没有一本适合高等农林院校昆虫学专业师生用的昆虫生物化学教科书。为此我们收集整理了近年来在昆虫生物化学方面的最新文献,并结合自己多年从事昆虫生物化学教学和科研的经验和体会,编写了这本《昆虫生物化学》。本书以生物化学和分子生物学为基础,系统地介绍昆虫体内糖、脂肪、蛋白质、核酸等基本物质的代谢途径及其特殊性,重点介绍了与昆虫生命活动和生长发育有关的体壁、神经、肌肉、激素、色素的生物化学和分子生物学以及与害虫防治和益虫利用有关的昆虫毒素生物化学。

值此书出版之际,谨向在本书校对、印刷中做了大量工作的赵德金同志致谢,向为本书编写给予帮助的郭蔼光教授致谢,向为本书绘图的徐秋园女士致谢,向本书中引用其著述的中外作者们致谢。

本书供高等农林院校及研究单位从事昆虫学教学和研究的工作者参考,也可作为有关专业研究生教材。由于昆虫生物化学进展很快,收集的文献资料很难齐全,加之我们业务水平有限,错误之处,请读者指正。

刘惠霞

1998 年 5 月于西北农业大学

目 录

第一章 昆虫的碳水化合物	1
第一节 碳水化合物的分类及生理功能	1
一、单糖	1
二、寡糖	3
三、多糖及其衍生物	3
第二节 碳水化合物的消化与吸收	6
一、糖苷酶	6
二、淀粉酶	7
三、消化性纤维素酶	7
第三节 昆虫碳水化合物的代谢	8
一、碳水化合物的合成	8
二、碳水化合物的分解代谢	11
三、昆虫碳水化合物代谢的调控及相互转化	15
四、变态期间的碳水化合物代谢	17
五、昆虫滞育及耐寒过程中的碳水化合物代谢	17
第二章 脂类的功能和代谢	21
第一节 昆虫脂类的类型及生理功能	21
一、单脂	21
二、复合脂类	22
第二节 脂类的消化与吸收	25
一、脂类的消化作用	25
二、脂类的吸收作用	25
三、脂类的运输	26
第三节 脂类代谢	28
一、脂类的分解代谢	28
二、脂类的生物合成	32
三、昆虫变态和脂类代谢	37
四、脂代谢的调节	37
第三章 昆虫的蛋白质及其代谢	40
第一节 蛋白质的分类及功能	40
一、结构蛋白	40
二、载体蛋白	41
三、贮存蛋白	42
四、酶类	42

五、血液蛋白类·····	42
六、蛋白类激素·····	42
第二节 昆虫蛋白质代谢·····	43
一、蛋白质的消化作用—酶解·····	43
二、蛋白质中间代谢·····	45
三、蛋白质生物合成·····	55
第三节 昆虫热休克反应和热休克蛋白·····	59
一、热休克蛋白的类型·····	59
二、热休克蛋白的基因表达·····	59
三、热休克蛋白的合成·····	61
四、热休克蛋白的定位·····	63
五、热休克蛋白的功能·····	63
六、热休克蛋白的生理意义·····	64
第四章 昆虫核酸及其代谢·····	65
第一节 核酸的类别、结构及功能·····	65
一、核酸的类别及分布·····	65
二、核酸的化学组成·····	65
三、核酸的分子结构及功能·····	69
第二节 核酸的代谢·····	81
一、核酸和核苷酸的分解代谢·····	81
二、核苷酸和核酸的生物合成·····	87
第五章 昆虫体壁化学·····	103
第一节 体壁的结构和功能·····	103
第二节 体壁的化学成分·····	103
一、几丁质·····	103
二、蛋白质·····	105
三、脂类·····	108
四、色素·····	109
五、酶·····	109
第三节 体壁代谢·····	109
一、昆虫表皮成分的生物合成和降解·····	109
二、昆虫表皮鞣化和暗化过程的物质代谢·····	114
第六章 昆虫色素·····	127
第一节 昆虫色素的种类、结构及化学·····	127
一、黑色素·····	127
二、类胡萝卜素·····	128
三、四吡咯色素·····	129
四、蝶啶色素·····	131

五、眼色素(吩噻嗪)	133
六、黄酮类	136
七、醌	136
第二节 昆虫生物色素的功能	138
一、氧化—还原作用及相关功能	138
二、生物发光	139
三、昆虫色素的化学保护功能	141
四、昆虫色素的神经功能	142
五、色素的营养及排泄功能	147
六、生物色素在繁殖和形态发生中的作用	148
七、结论	148
第七章 昆虫激素和生长调节的生物化学	150
第一节 昆虫激素的种类、结构及功能	150
一、含氮激素	150
二、固醇类激素	154
三、萜烯类激素	157
第二节 昆虫激素的代谢	159
一、蜕皮激素的代谢	159
二、保幼激素的代谢	167
第三节 昆虫激素作用机理及作用方式	171
一、靶组织及激素受体	171
二、激素作用机理	171
第四节 昆虫激素的调控作用	187
一、昆虫代谢的激素调控作用	187
二、昆虫生长发育的激素调控	195
三、昆虫生殖的激素调控作用	196
四、昆虫滞育的激素控制	197
第八章 神经生物化学	201
第一节 神经组织结构和化学组成	201
一、神经细胞的结构及其功能	201
二、神经组织的化学组成	202
第二节 昆虫中枢神经系统的代谢特点	203
一、血脑屏障	203
二、糖代谢特点	204
第三节 神经传导化学及分子生物学	205
一、与神经冲动传导有关的离子通道	205
二、轴突传导与离子通道	210
三、突触传导化学与离子通道	212

第四节 环核苷酸与突触后电位的关系·····	231
一、突触后电位发生的机理·····	231
二、环核苷酸在神经传导中的作用·····	232
第九章 肌肉组织的生物化学·····	234
第一节 肌肉组织的基本结构和化学组成·····	234
一、肌细胞的结构及功能·····	234
二、肌细胞的化学组成及其功能·····	237
第二节 肌肉收缩的生物化学·····	245
一、肌丝滑行学说·····	245
二、肌肉收缩的分子机理·····	245
第三节 肌肉收缩的能量·····	250
第十章 昆虫毒素和毒素的生物化学·····	252
第一节 节肢动物毒液·····	252
一、有毒的节肢动物·····	252
二、毒素的产生与排放·····	252
第二节 昆虫毒素的化学成分·····	253
一、小分子的昆虫毒素与防卫物·····	253
二、多肽及蛋白质毒素·····	255
三、昆虫毒素中的主要酶类·····	256
第三节 昆虫毒素的药理学及作用机理·····	257
一、蜜蜂毒素·····	257
二、混蜂毒素·····	257
三、社会性膜翅目昆虫毒素·····	258
四、猎蝽和食虫虻口器毒素及酶活性·····	259
五、蜘蛛毒素·····	259
六、蝎子毒素·····	260
七、毒素的选择毒性·····	261
参考文献·····	262

第一章 昆虫的碳水化合物

糖类即碳水化合物(carbohydrates)是一类多羟醛或酮及其衍生物,既存在于昆虫细胞中,也存在于血淋巴和结缔组织中;在昆虫体内或以游离状态存在,或与嘌呤、嘧啶、蛋白质或脂类结合存在。

第一节 碳水化合物的分类及生理功能

昆虫碳水化合物可分为单糖、寡糖、多糖及其衍生物。

一、单糖

单糖指不能分解为更简单的糖分子的多羟醛或酮,其通式为 $C_nH_{2n}O_n$ 。昆虫常见的单糖有:

(一)葡萄糖(glucose)

是生物体最常见的一种己醛糖。大多数昆虫的血淋巴中含有少量的葡萄糖,但蜜蜂血糖主要是葡萄糖。葡萄糖是很多昆虫高效的摄食兴奋剂和刺激剂。

(二)果糖(fructose)

果糖是己酮糖,是马胃蝇(*Gasterophilus intestinalis*)的主要血糖。家蚕和粘虫血液中也含有少量果糖。果糖也是某些低聚糖的组分。同葡萄糖一样,是许多昆虫取食的兴奋剂和刺激剂。

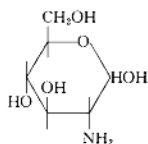
此外,有些昆虫体内存在的单糖还有半乳糖(galactose)、甘露糖(mannose)等。昆虫体内的单糖都是D-型异构体,其功能是为昆虫生长发育提供营养和能量。

(三)衍生单糖

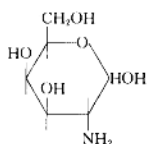
生物体的单糖,有的部分发生增减和变化,这些化合物称为单糖衍生物即衍生单糖。昆虫存在的衍生单糖主要有:

1. 氨基糖

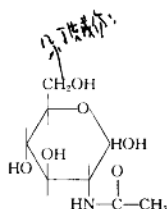
是昆虫中存在的一种重要的衍生糖。在多糖的组成中,常见的有氨基葡萄糖和氨基半乳糖以及它们的乙酰化的衍生物—乙酰氨基葡萄糖和乙酰氨基半乳糖,其结构式为:



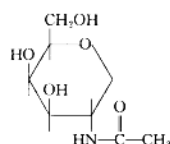
氨基葡萄糖



氨基半乳糖



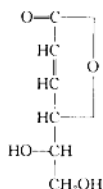
N-乙酰氨基葡萄糖



N-乙酰氨基半乳糖

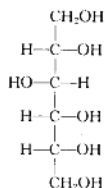
2. 抗坏血酸

抗坏血酸又称维生素 C，是一种特殊的含双键的糖酸，为昆虫必需的维生素，其结构式为：

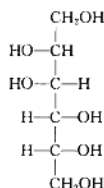


3. 糖醇和肌醇

糖醇是单糖的还原产物，常见的有应用价值的有甘露醇和山梨醇，而在昆虫中存在有山梨醇。其结构式为

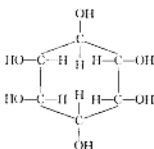


山梨醇



甘露醇

昆虫在滞育或越冬时，通过大量积累甘油、山梨醇和其他多元醇而降低超冷却点以提高昆虫抗寒性。

肌醇是环己醇，其结构式为：
，按其结构可以排出 9 个同分异构

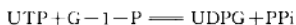
体，具有生物活性的只有肌-肌醇，一般称之为肌醇。这是一种 B 族维生素，对脂代谢及糖代谢有调节作用，通常以游离的形式存在于动物组织中。

4. 糖苷

在生物体内，单糖主要以结合形式存在，除结合成多糖外，还和非糖物质结合成糖苷

而被保留下来。糖苷是单糖半缩醛羟基与非糖物质缩合形成的化合物,其中的非糖物质称为配基。配基以O原子与糖基相连的为O-糖苷;以N原子与糖基相连的为N-糖苷。

糖苷在昆虫解毒代谢中具有重要作用。昆虫解毒作用是将外来的有机化合物(毒物)转变为毒性较小的代谢物的过程。由于毒素或其代谢物(糖苷配基)通过和一个单糖残基(通常是葡萄糖)结合成的糖苷比配基有较大的极性和较小的毒性,容易较快地排出体外。美洲蜚蠊、飞蝗、家蝇等很多昆虫脂肪体中存在着这种解毒机制。其反应式为

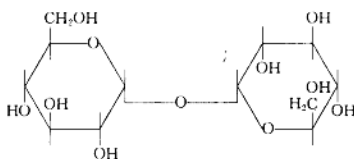


有些双翅目昆虫体内,葡萄糖可以通过和酪氨酸及其衍生物形成糖苷的形式用以保护代谢中被其他途径竞争的氨基酸。

二、寡糖

含有2—10个单糖残基的碳水化合物,其中以双糖(disaccharide)最重要,而虫体内普遍存在的是海藻糖。

海藻糖(trehalose),是由两个葡萄糖分子以1,1- α 糖苷键结合而成的一种非还原性二糖,其结构式为



海藻糖是昆虫血液中的主要的糖类,除双翅目丽蝇科(Calliphoridae)、胃蝇科(Gastrophilidae)和蝇科(Muscidae)低龄幼虫外,几乎所有昆虫血浆中都含有高浓度的海藻糖,其浓度通常高于2%(w/v),此外,海藻糖也存在于昆虫飞行肌中。

海藻糖的功能是为浸浴在开放式血淋巴中的组织及昆虫生长发育、飞行、生殖等提供营养及能源。因为每水解一个海藻糖分子可为昆虫提供相当于2分子葡萄糖的能量,这样对于昆虫飞行肌利用糖类的巨大速率而需要低效率循环系统的血淋巴中有非常高的燃料浓度是相当重要的。血淋巴中高浓度的海藻糖,使得局部的浓度变化不致影响飞行代谢的速率;海藻糖和等量浓度的葡萄糖相比,有低效的渗透压,有利于扩散从而加速葡萄糖的吸收作用;由于葡萄糖醛基被掩蔽,使得减少了非特异的转葡萄糖基作用。血浆中的海藻糖不仅供生理代谢需要,并在幼虫每次蜕皮时供应皮细胞合成几丁质所需之葡萄糖。

除海藻糖外,昆虫体内存在的二糖还有蔗糖和麦芽糖,蔗糖在刺激昆虫取食中有重要作用。二糖残基以上的寡糖不多,短链的寡糖如麦芽糖基果糖苷可以通过转移糖基反应在肠腔内形成,这些反应涉及到葡萄糖单体转移到一个母体寡聚糖上,并可能导致昆虫蜜露中所发现的某些寡糖(松三糖、葡蔗糖等)的形成。

三、多糖及其衍生物

昆虫的多糖包括糖元、几丁质及粘多糖(氨基多聚糖)。

1. 糖元(glycogen)

糖元是由 α -D 吡喃糖残基组成的支链多聚糖,是昆虫的主要多糖。分子量约 $10^6 \sim 10^8$,其直链部分由1-4 糖苷键组成。分支部分由1-6 糖苷键组成。直链部分一般含有12~18个葡萄糖分子。

糖元是昆虫糖类贮存的一种主要形式,它主要贮存于脂肪体内。当组织需要时,由糖元降解的葡萄糖转化为海藻糖进入血液,使血液中海藻糖浓度保持一定水平以供组织利用。在飞蝗(*Locusta migratoria*)脂肪体中,其含量可达 $117\mu\text{Mol/g}$ 湿重(以折算成葡萄糖计算);在伏蝇(*Phormiargina*)脂肪体中,含量达 $275\mu\text{Mol/g}$ 湿重。糖元也大量贮存于伏蝇等某些昆虫的飞行肌中作为飞行时能源葡萄糖的快速来源。此外,在美洲蜚蠊周围神经细胞轴突和神经髓中也含有糖元,可为中枢神经系统提供能源。消化道及血淋巴也贮存有糖元。糖元及其他主要的碳水化合物在昆虫组织中的分布见表1-1。

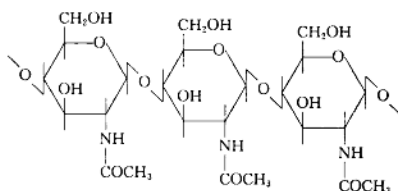
表1-1 蜡螟(*Galleria mellonella*)老熟幼虫组织内碳水化合物的分布

组 织	试验次数	平均浓度(mg/g 湿重 $\pm$ SD)		
		葡萄糖	海藻糖	糖 元
消化道	9	微量	1.32 ± 0.39	0.56 ± 0.06
血淋巴	9	0.08	15.10 ± 0.33	0.36 ± 0.09
脂肪体	9	0.09	2.36 ± 0.30	5.38 ± 0.60
体壁、肌肉	9	微量	1.50 ± 0.24	1.05 ± 0.18

在昆虫体内,糖元、海藻糖、葡萄糖的相互转换在能量代谢中起着重要作用。

2. 几丁质(chitin)

几丁质是昆虫体最主要的结构组分,由它形成昆虫内、外表皮、气管、肠壁、围食膜和生殖系统等结构的组成物,致使氨基多糖成为昆虫组织中主要的碳水化合物。它是由N-乙酰-D-葡萄糖胺经1,4- β 糖苷键连接成的直链多糖,其结构式为:



在每一龄幼虫生长期和蜕皮后,几丁质立即迅速合成,形成体壁的重要结构。

3. 糖蛋白(glycoprotein)

糖蛋白是昆虫体内一种重要的结合糖,其分子是由一种或多种糖组成短链,再以共价键与蛋白质的一定部位结合。糖与蛋白质之间,以蛋白质为主。糖蛋白的多肽链携带许多短的杂糖链,它们通常包括N-乙酰己糖胺和己糖(常是半乳糖和/或甘露糖,而葡萄糖较少)。已知的有甘露糖和N-乙酰氨基葡萄糖组成寡糖,再与蛋白质中的氨基酸以多种形式构成糖肽键。糖肽键的类型包括:

①以丝氨酸、苏氨酸、羟赖氨酸、羟脯氨酸的羟基为连接点形成—O—糖苷键；

②以天冬酰胺的N—末端氨基酸的 α -氨基以及赖氨酸或精氨酸的 ϵ -氨基为连接点形成—N—糖苷键；

③以天冬氨酸和谷氨酸的游离羧基为连接点形成酯糖苷键。

糖蛋白以各种形式广泛存在于动植物和部分微生物中，既作为体液中的可溶性蛋白，包括许多酶、大分子蛋白质激素、血浆蛋白、粘液组分等等，也可以作为膜结合蛋白。这类蛋白质嵌入膜的脂双层中，与糖脂等构成细胞膜的成分，像“天线”(antennary)一样分布在膜的表面，行使特异的生理功能(如受体识别标志作用等)。糖蛋白也可分别以水溶性或水不溶性的形式存在于细胞外侧。

膜糖蛋白中蛋白质部分有三个结构域(domain)。嵌入脂双层的肽段是疏水区域，大都由疏水氨基酸组成。在细胞外侧的肽段是亲水区域(N—端区域)，糖链连接在这段肽链的有关氨基酸(Ser、Thr、Asn等)上。蛋白质的C—端区域在细胞的内侧。

在昆虫中，糖蛋白不仅存在于结缔组织中，也存在于昆虫的其他组织及分泌物中，如家蚕(*Bombyx mori*)的丝心蛋白中、德国蜚蠊(*Blattella germanica*)的卵黄蛋白中、埃及伊蚊(*Aedes aegypti*)的细胞膜上以及 *Nemeritis canescens* 的卵巢管萼部的细胞分泌物中。此外，已证实了多种昆虫的血淋巴中都有糖蛋白存在，如巨座玉米螟(*D. grendiosella*)幼虫、绿蝇(*Calliphora stygia*)幼虫和成虫及美洲蜚蠊(*P. americana*)的血淋巴中，都用电泳分离出了两种糖蛋白。

由于糖蛋白的高粘度特性，机体用它作为润滑剂，防止蛋白水解酶的水解作用，并防止细菌、病毒的侵袭。某些糖蛋白似乎是膜载体蛋白。昆虫糖蛋白可能在代谢中有重要功能，如可能起着贮存酶分子或保护构成它们的单糖免受酶的作用；还可能转运或解毒功能，如鞘翅目昆虫 *Pteronarcys californica* 中含有和重金属镉结合在一起的糖蛋白，由于这种对镉不敏感的昆虫比其他昆虫含有大量的糖蛋白，这种结合可能起解毒作用；对于滞育昆虫，血淋巴中的糖蛋白可能在零下低温条件下起降低血液冰点的作用。

4. 氨基葡聚糖

氨基葡聚糖是一种杂多糖，又称粘多糖(mucopolysaccharide)。所谓杂多糖是指它在水解时产生大量的单糖混合物和衍生物。这种糖广泛分布在整个动物体内结缔组织中，这种杂多糖基团中的每一个基团在其特殊的重复双糖单位中包含有一个N—乙酰化的己糖胺(包括葡萄糖胺和半乳糖胺)。存在于昆虫结缔组织中的直链多聚糖，其中含有氨基糖和糖醛酸残基，常常和蛋白质以共价键结合成糖蛋白，并和骨胶原结合在一起形成结缔组织包围着昆虫的器官。现已发现氨基葡聚糖广泛分布于家蝇(*M. domestica*)和黑伏蝇(*P. regina*)幼虫之中，直翅目昆虫中枢神经系统周围的纤维性结缔组织中也含有氨基葡聚糖。这些结缔组织相当于一个通透性屏障，有利于将神经纤维维持在一个稳定的离子环境中；昆虫的氨基葡聚糖还可以起粘剂的作用，在内部可将细胞粘合在一起，在外部可将蛹粘在一起，在血腔中可将血细胞粘合在一起，把寄生物及外源物包围起来，参与昆虫某些免疫功能。

第二节 碳水化合物的消化与吸收

食物中的糖类物质,除单糖外都需消化后才能被吸收。昆虫消化道中的糖酶主要有以下几类:

一、糖苷酶

根据水解底物的不同。糖苷酶分为: α -葡萄糖苷酶, β -葡萄糖苷酶、 α -半乳糖苷酶、 β -半乳糖苷酶及 β -呋喃果糖苷酶。昆虫中检测到的糖苷酶见表1-2。已知葡萄糖、半乳糖和果糖是大多数昆虫喜食的单糖,5种糖苷酶都具有水解寡糖苷和葡萄糖苷的能力。一种昆虫可能缺少一种或几种上述糖苷酶,但整个昆虫纲中五种酶都存在。除了广谱意义的糖苷酶以外,某些昆虫还含有一种特殊的 α 、 α -海藻糖酶。取食花蜜的蜜蜂还含有特殊的消化酶—蔗糖酶。由于这种酶对 α -糖苷键有专一水解活性,因此应属于 α -葡萄糖苷酶,既可水解蔗糖,亦可水解麦芽糖。葡萄糖的血液浓度达180 mMol/L,果糖90 mMol/L。且 α -糖苷酶的活性比海藻糖酶的活性高10倍以上。根据其在硫酸铵中的溶解性可将 α -糖苷酶分开,一种是不溶性的 α -糖苷酶,似乎局限于蜜胃和咽腺中,可能主要起产生蜂蜜的作用,其性质类似于蜂蜜中的 α -糖苷酶;另一种是高度可溶的 α -糖苷酶,存在于所有三种“社会性”蜂的腹内,似乎是真正的消化性 α -糖苷酶,并以花蜜中的蔗糖作为主要底物。

表1-2 飞蝗成虫中分离的碳水化合物酶类的特性

酶	底物	分子量(KD)	最适 pH	K mol/L
α -葡萄糖苷酶	蔗糖	11.5	6.0	3.3×10^{-2}
α -葡萄糖苷酶	麦芽糖	11.5	6.6	5.8×10^{-3}
β -葡萄糖苷酶	纤维二糖	20.2	5.6	5.5×10^{-3}
α -半乳糖苷酶	棉子糖	24.0	5.3	1.6×10^{-3}
β -半乳糖苷酶	乳糖	20.2	6.0	8.3×10^{-2}
α 、 α -海藻糖酶(可溶)	海藻糖	13.3	5.6	3.4×10^{-3}
α 、 α 海藻糖酶(颗粒)	海藻糖	—	6.5	1.8×10^{-3}
α -淀粉酶	淀粉	6.8	6.0	—
寡聚-1,6葡萄糖苷酶 (异麦芽糖酶)	异麦芽糖	18.5	6.0	2.3×10^{-2}

糖的水解过程存在转葡萄糖基的作用,水解产物通常是糖基的受体,但某些糖也能成为供体形成寡糖。如某些蚜虫在蔗糖水解过程中,对于蔗糖分子的不同末端,有多种不同受体的 α -葡萄糖,形成葡蔗糖;或者在蔗糖中的果糖的C₃位上加一个葡萄糖形成松三糖;并且还能进一步形成二葡蔗糖或三葡蔗糖(图1-1)。

这种情况在蚜虫蜜露形成过程中很普遍。麦芽糖消化过程中也有类似的转葡萄糖基的作用,三糖或四糖(蜜露成分)的形成使蚜虫可以避免吸收这些不需要的糖类,使之成为

蜜露排出。

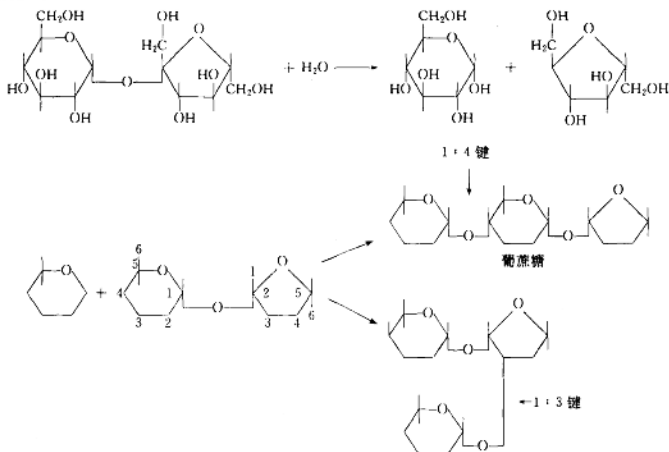


图 1-1 蔗糖的水解和转葡萄糖基作用

二、淀粉酶

淀粉酶催化淀粉中糖苷键的水解，根据其对应淀粉的作用方式不同，主要有四种类型，即： α -淀粉酶、 β -淀粉酶、葡萄糖淀粉酶和异淀粉酶。Buonocore (1976) 从黄粉甲幼虫中分离并鉴定了一种典型的含 Ca 的 α -淀粉酶。这种酶由一条多肽链组成，其分子量为 68KD，等电点 pH4.0，测定条件下最适 pH5.8，最适温度 37℃，此酶可被 Cl^- 激活而被 F^- 抑制。植食性昆虫和杂食性昆虫唾腺中含有淀粉酶，因此淀粉能被昆虫利用。试验证明，唾液淀粉酶活性高于中肠淀粉酶活性，这也证明胃淀粉酶来源于唾腺。

淀粉酶可被 Cl^- 和 NO_3^- 离子激活。 NO_3^- 一般存在于绿色植物中。由于这些激活剂，使淀粉酶的活性扩大到一个广泛的 pH 范围，它们可以抵抗肠腔内 pH 的变化，从而稳定酶的活性。

三、消化性纤维素酶

这是一种特殊消化性碳水化合物淀粉酶，存在于以木材为食的白蚁、蜚蠊等昆虫消化道中，用以消化水解摄入的木材或木质化组织。这种酶有两种：纤维素酶和纤维二糖酶。前者裂解纤维素，其作用是通过 β -葡萄糖苷酶将纤维素通过纤维素糊精水解为纤维三糖、纤维二糖和葡萄糖；后者裂解纤维二糖为葡萄糖，因此又称半纤维素酶。消化性纤维素酶可由肠内共生生物提供或由昆虫本身肠壁细胞合成。在低等白蚁中，肠腔的原生动物—鞭毛虫可依靠厌氧性将木头水解，通过葡萄糖 $\rightarrow$ 丙酮酸 $\rightarrow$ 合成脂肪和产生能量。高等白蚁中，体内无原生动物，由中肠细胞产生一种纤维素酶，将木质纤维素水解为纤维三糖，再进一

步被 β -葡萄糖苷酶水解为可吸收的葡萄糖。杂食性和专取食木质的蜚蠊唾腺和小肠肠腔共生微生物也可分泌消化性纤维素酶。

第三节 昆虫碳水化合物的代谢

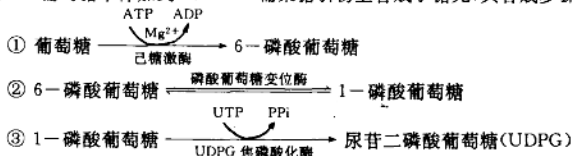
在昆虫生命活动中,碳水化合物的代谢包括其合成、分解、利用及中间反应。

一、碳水化合物的合成

大部分昆虫的碳水化合物贮藏是以糖元形式贮存于脂肪体或以海藻糖形式存在于血淋巴中,也可能以糖蛋白的形式存在于血淋巴中。

(一)糖元的合成

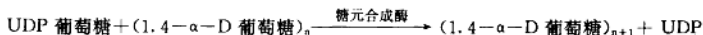
在昆虫中,由葡萄糖合成糖元的反应类似于脊椎动物,都是在糖元合成酶的催化下,由 UDP 葡萄糖单体加到 1,4- α -葡聚糖引物上合成了糖元,其合成步骤如下:



需 UTP 参加反应,生成的焦磷酸在细胞内随即被焦磷酸化酶催化水解成 2 分子磷酸,使反应不能逆转。

在多糖合成过程中,单糖必须经过活化形成各种糖酸,才能成为糖基转移酶的底物,活化的方式因单糖种类而异:葡萄糖、半乳糖及其 N-乙酰氨基衍生物均以与 UDP 结合而活化,形成 UDP 葡萄糖(UDPG)、UDP 乙酰氨基葡萄糖(UDP-GlcNAc)、UDP 半乳糖(UDP-Gal)和 UDP 乙酰氨基半乳糖(UDP-GalNAc);甘露糖及岩藻糖则与 GDP 结合为活化形式 GDP 甘露糖(GDP-Man)和 GDP 岩藻糖(GDP-Fuc);唾液酸则与 CMP 结合而活化成 CMP 唾液酸(CMP-SA)。

④ 糖原 α -1,4 糖苷键的合成



⑤ 糖元 α -1,6 糖苷键的合成

此步反应在糖元合成酶的催化下,使糖分子非还原端的直链部分不断增加之后,在分支酶的催化下,非还原端约 6~7 个葡萄糖单位的糖链上产生分支,由 α -1,4 糖苷键转变成 α -1,6 糖苷键,使糖元分子每隔 8~12 个葡萄糖残基即出现一个支链,最后合成分支的糖元分子。

昆虫糖元合成的主要场所是脂肪体、飞行肌和小肠,除血淋巴外的其他组织,也有糖元沉积。催化糖元合成的酶是糖元合成酶。关于糖元合成酶,研究得最多的是昆虫脂肪体,此酶的性质不稳定,通常冻结和解冻都会使其丧失大部分活性。从对天蚕(*H. cecropia*)

和意大利蜜蜂 (*A. mellifera*) 工蜂脂肪体糖元合成过程的研究表明:在胞液中糖元合成是在糖元颗粒上进行的。糖元合成酶和细胞中糖元颗粒结合在一起,并从天蚕幼虫脂肪体、意大利蜜蜂幼虫整体和伏蝇成虫脂肪体中提取到这种酶。此酶可被 6-磷酸葡萄糖激活,这点与哺乳动物的作用不完全一致。

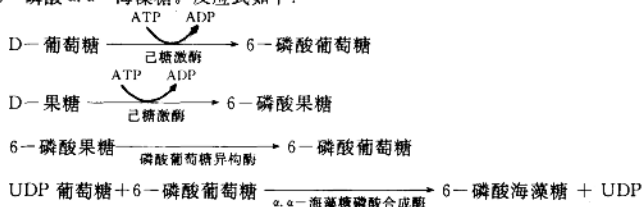
(二) 海藻糖的合成

海藻糖由从食物中摄取的单糖(葡萄糖和果糖)合成。其合成主要在脂肪体细胞的胞液内进行,在肌肉和消化道中也可能合成少量的海藻糖。

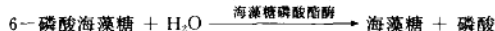
海藻糖的合成,也是需能反应,葡萄糖由 UDP 葡萄糖供给。通过两步反应进行。

① 海藻糖的形成:

在 α, α -海藻糖合成酶的催化下,UDP 葡萄糖将 D-葡萄糖转移给 6-磷酸葡萄糖,形成 6-磷酸 α, α -海藻糖。反应式如下:



② 6-磷酸海藻糖被海藻糖磷酸酯酶水解:



这一合成途径已经证实发生在沙漠蝗 (*S. gregaria*)、飞蝗 (*L. migratoria*)、天蚕 (*H. cecropia*) 和伏蝇 (*P. regina*) 脂肪体细胞质中,某些昆虫的肌肉和小肠组织中也可能合成少量的海藻糖。

催化海藻糖合成的酶已在天蚕幼虫脂肪体、伏蝇成虫脂肪体和美洲蜚蠊成虫脂肪体中分离鉴定,并发现天蚕蜚蠊脂肪体的海藻糖磷酸酯酶活性相当高。6-磷酸葡萄糖是激活剂也是基质;最终产物海藻糖是合成反应的抑制因子(由于合成过程可被产物反馈抑制)。由伏蝇中提取的海藻糖磷酸酯酶受 Mg^{+2} 激活,它除了水解 6-磷酸海藻糖外还可以水解 6-磷酸葡萄糖,水解的位置都在磷酸酯键上。所以认为,6-磷酸葡萄糖和磷酸是 6-磷酸海藻糖的竞争性抑制剂。美洲蜚蠊的海藻糖磷酸酯酶则表现出很不同的特性,在基质饱和的情况下,主要水解 6-磷酸海藻糖,而水解 6-磷酸葡萄糖只及水解 6-磷酸海藻糖的 1/6。

由以上三种昆虫脂肪体提取的海藻糖合成酶之间也存在一定的差异,具体表现在蜚蠊和天蚕的这种酶比伏蝇的这种酶对产物海藻糖的反馈抑制更敏感。

(三) 昆虫糖异生作用

昆虫糖异生作用是将代谢物如乳酸、甘油和生糖氨基酸包括丝氨酸、甘氨酸、丙氨酸和谷氨酸等转化为葡萄糖并进而合成海藻糖和糖元的过程。它可在食料中碳水化合物供应受限制时满足昆虫对葡萄糖的需要,为不需氧的代谢以及几丁质、糖蛋白及多元醇的合成、糖苷的解毒作用的产生等提供基质,并且可清除代谢中产生的乳酸、甘油等。