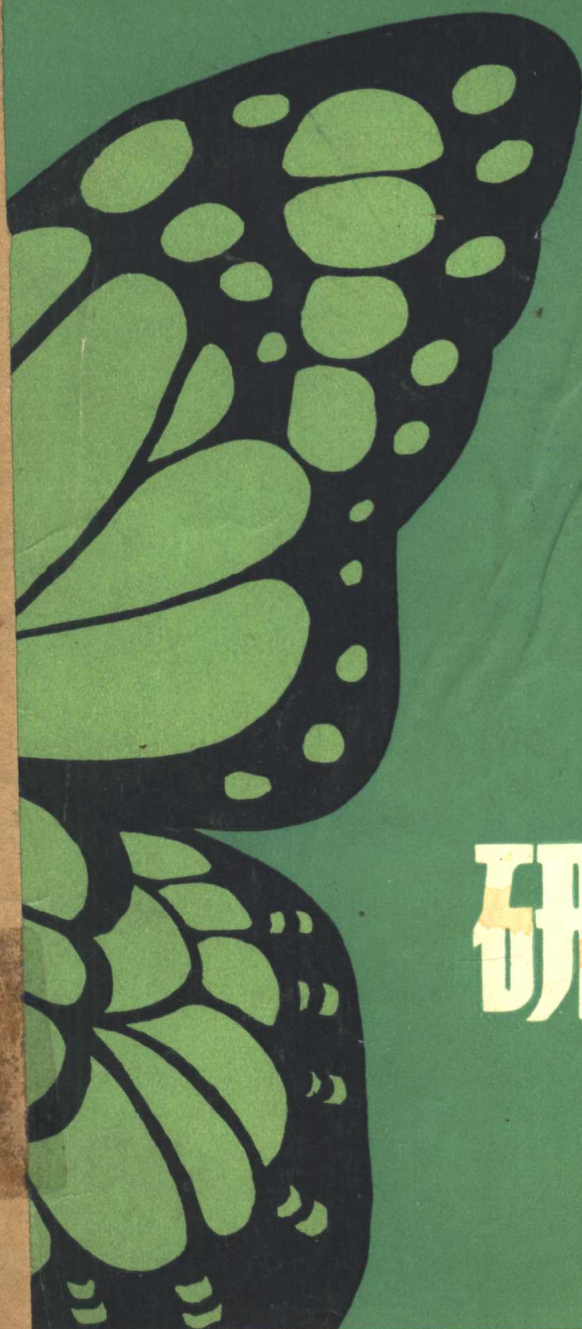




昆虫 生理学 研究进展

第三集



昆虫生理学研究进展

第三集

冯 慧 主编

科学出版社

1984

内 容 简 介

本集收集了近期有关外文书刊上发表的昆虫生物化学、昆虫生理学及昆虫超微形态学方面的论文七篇。这些论文反映了近期内国际上在昆虫生化、生理、超微形态学领域内的一些重要科研成果和进展趋势,对我国有关科研、教学有参考、借鉴之处。这些论文是:昆虫血浆蛋白,昆虫肽类的结构和功能,昆虫感光器的机能形态学,关于细胞处于活化和非活化状态下的蛋白质合成,昆虫激素的研究法,昆虫脂类的消化和吸收,脂肪体发育和功能的内分泌调节。

本书可供昆虫学、生物化学、生理学科学工作者,农业科研人员及综合性大学生物系、农林院校有关专业师生参考。

昆 虫 生 理 学 研 究 进 展

第 三 集

冯 慧 主 编

责任编辑 谢仲屏 彭小幸

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1984 年 2 月 第 一 版 开本: 787×1092 1/16

1984 年 2 月 第一次印刷 印张: 12 1/4

印数: 0001—2,850 字数: 283,000

统一书号: 13031·2459

本社书号: 3377·13—7

定 价: 1.90 元

目 录

昆虫血浆蛋白.....	1
昆虫肽类的结构与功能.....	32
昆虫感光器的机能形态学.....	77
关于细胞处于活化和非活化状态下的蛋白质合成.....	104
昆虫激素的研究法.....	143
昆虫脂类的消化与吸收.....	164
脂肪体发育和功能的内分泌调节.....	173

昆 虫 血 浆 蛋 白

G. R. Wyatt M. L. Pan

目 次

一、引言.....	1	七、储存蛋白.....	17
二、技术.....	2	八、血红蛋白.....	18
(一) 血淋巴血浆的制备.....	2	九、酶类.....	19
(二) 电泳.....	2	(一) 酚氧化酶类.....	19
(三) 免疫化学方法.....	3	十、血浆蛋白的防卫作用.....	20
(四) 蛋白质的纯化和储存.....	3	(一) 对创伤的反应.....	20
三、蛋白质类型.....	4	(二) 诱发抗细菌因子.....	20
四、卵黄原蛋白.....	4	十一、其他的血浆蛋白.....	21
五、脂蛋白和脂类输送.....	14	(一) 色素蛋白.....	21
六、激素结合蛋白和多肽激素.....	15	(二) 一个毒素.....	21
(一) 保幼激素的输送.....	15	十二、结论和展望.....	22
(二) 蜕皮素的输送.....	16	参考文献.....	22
(三) 多肽激素.....	16		

一、引 言

尽管昆虫比脊椎动物的数量多得多,类群也更多种多样,但有关它们的生化知识却了解得很肤浅。近来,这种情况也有一些改善。对于了解昆虫如何活动的兴趣随着发育生物学和分子进化方面研究潜力的展现而有增加,并且这种兴趣也推进了昆虫防治新方法的进展。然而,我们仅仅准备好了昆虫血浆蛋白生物化学方面的第一篇评论。1953年 Telfer 和 Williams (1)* 对天蚕蛾 *Hyalophora cecropia* 所首创的免疫化学分析是第一个进行昆虫发育期间个体血浆蛋白的定量研究。首先认识一种特异的昆虫血浆蛋白的作用是 Telfer (2) 所研究的“雌性蛋白”,现在称为卵黄原蛋白。(不同于仅仅在某些昆虫产生的血红蛋白和一些酶)。1969年 Chino 等人对于输送甘油二酯的脂蛋白的研究首先完成了对于一个功能明确的昆虫血浆蛋白(而不是血红蛋白)的纯化及其特性研究(3)。在这领域中很多报道多数只是提供了未知成分的电泳谱。

这个论题的近来的一个摘要中,Chen (4) 表示需要“根据准确的物理化学资料对昆虫血淋巴蛋白进行明确分类”。我们讨论这些蛋白根据其功能,而不是根据结构来编排,但强调他们的物理化学性质的所有资料是有用的。我们也考虑同脊椎动物的血蛋白进行些什么比较,以及考虑关于控制昆虫血淋巴蛋白合成方面什么是所知的。

* 此类数字均指文末参考文献的序数。

稍微谈一谈昆虫循环系统可能对某些读者有帮助(5)。血淋巴是仅有的充满于体腔或血腔的循环液。它仅仅被一薄层可渗透的结缔组织膜同细胞组织隔开,以及有一个管形背血管维持循环,有时在翅膀中有附属的脉动组织参与。血淋巴大约占虫体积的10—40%,研究人员当然愿意选择像鳞翅目这样较大的昆虫,从中可以获得大量的血淋巴。不同类型的血细胞具有吞噬作用、寄生物的囊胞(被囊作用)和治愈伤口的作用,但血细胞并不输送氧。昆虫血浆在生化研究上是内容很丰富的液体,它不同于脊椎动物的血浆,具有很广泛变化的无机离子性质,很高含量的游离氨基酸,通常有很高含量的海藻糖,有时含有其他大量的溶质如有机磷酸盐、柠檬酸盐、甘油和肽类(6—9)。同血淋巴密切相关的是脂肪体细胞组织,脂肪体组织同脊椎动物的肝脏组织的功能相近,脂肪体担负着中间代谢、血浆蛋白的合成并担负对于变态、卵子发生、虫体活动所需储备物质的储存场所(10—12)。

二、技 术

因为用昆虫作材料的许多研究是由缺少基本生物化学训练的研究工作者进行的,而且昆虫也存在一些特殊问题,因而关于方法学方面的介绍还是有用的。

(一) 血淋巴血浆的制备

血淋巴可以直接从表皮的切口滴出来收集,或当体积很小时直接吸入毛细管。虽然柠檬酸盐、EDTA(乙二胺四乙酸)以及其他附加物可以有助于防止凝结(13, 14),但为了防止凝结(只发生在某些种类和一定阶段)预先把昆虫或玻璃器皿冷却,或迅速在盐溶液中稀释等方法一般是有效的。多酚氧化酶的作用是引起黑化,最终形成黑色沉淀,加少量苯基硫脲结晶可以抑制这种作用(15)。尽管血细胞常常在数量上不多,但一般在分析血浆前应通过离心来去除。

(二) 电泳

近来研究昆虫血浆蛋白很主要的手段是运用电泳技术,具有高度灵敏性和分辨率优点的聚丙烯酰胺凝胶是最有效的介质。因为一些昆虫蛋白分子较大,所以已经证明一般用4.5—6% 丙烯酰胺比通常用于研究人类血浆的7—7.5%的分辨能力要好(16, 17)。不同大小的蛋白分子进一步的分离是运用不连续的梯度凝胶来达到的,正如近来已在鳞翅目血浆脂蛋白研究中所运用的(18),平板电泳方法对于比较许多样品来说优于圆盘电泳。运用双向电泳可以得到更大的分辨能力,第二向可选用琼脂糖,因为在琼脂糖中的分子迁移速率完全取决于净电荷(19)。某些昆虫蛋白需要在缓冲液中提高离子强度来使这种蛋白保持可溶状态,在这种情况下,为了增加电流以在冷环境中进行电泳为合适。

所分离蛋白的鉴定常常是困难的,必须强调,只根据迁移率不是理想的判断标准。有些蛋白,特别是一些起输送作用的蛋白,根据它们所处不同的功能状态而具有不同的电泳迁移率,这方面已在天蚕蛾输送脂类的蛋白中观察到(W. H. Telfer 和 M. L. Pan 未出版资料)。

(三) 免疫化学方法

免疫化学技术对于蛋白质的鉴定与定量以及用来分离蛋白测定其掺入的放射性是极其有价值的。多数的昆虫血浆蛋白质在免疫兔子时是很好的抗原。虽则对于特定抗原一定要找出有效的免疫过程,而牛血清白蛋白的免疫过程一般是适用的(20)。经电泳后从聚丙烯酰胺胶中把有意义的带洗脱下来,这是一个简单的抗原分离技术。凝胶的薄片经匀浆后,大量的蛋白可以不用洗脱下来直接同聚丙烯酰胺一起注射,聚丙烯酰胺在兔子中可以起到佐剂作用(21)。

对于抗原的定性分析,最简单的是 Ouchterlony 的双扩散方法(19)。为了证明不同种间蛋白的同一性和交叉反应,将运用对每种蛋白过量的免疫血清进行分析,否则会得出错误的结论。双向免疫扩散也能用来测定抗原的扩散系数(22)。

免疫电泳(23)已经广泛地用于定性分析。不同的缓冲盐很大程度上影响人血清蛋白的分离(24),也能影响昆虫材料(25)。为了描述所得的结果,可以通过染色使其容易看出蛋白质位置和沉淀带之间的相关性(26—28)。先在聚丙烯酰胺凝胶中进行电泳,接着在琼脂中进行免疫扩散是一个鉴定所分离蛋白的最好方法,为了在琼脂中埋入聚丙烯酰胺凝胶,可用外径长度相当于凝胶的硅化玻璃管作为形成琼脂胶凹陷的模型。

混合蛋白中单独抗原的定量测定可以用 Oudin's 单向免疫扩散法,这个方法首先由 Telfer 和 Williams(1) 运用于昆虫血浆蛋白。沉淀带的稠密程度也能用来测定抗原的交叉反应(27)。另一种很灵敏的定量技术称为火箭免疫电泳(30),它除了测定抗原的量之外,还能测定掺入到沉淀带中的放射性。这个方法和此法的另一种形式即交差免疫电泳法值得广泛应用于昆虫材料。

在研究蛋白质合成时,为了计数掺入的放射性,特异性产物通常是以洗涤过的免疫沉淀物的方式被分离。特异性抗血清的制备必须用高度纯化的抗原,或是通过相应的吸收来制备[例如,制备卵黄原蛋白的抗血清可用雄虫血淋巴进行吸收(2)]。免疫沉淀物可以通过离心或过滤方法进行分离和洗涤,认为过滤方法因有很高的对照计数而无效(33)的说法在最近的研究已经受到怀疑(34)。

(四) 蛋白质的纯化和储存

离子交换纤维素层析是在昆虫血浆蛋白的分离研究中广泛应用的。当天蚕蛾蛹血淋巴在 tris-柠檬酸盐缓冲液平衡的 DEAE-纤维素柱上层析时,相当量的黄色色素出现在最后的 Triton-X 的洗脱液中,这一点证明类胡萝卜素从脂蛋白上洗脱下来。已经观察到从 TEAE-纤维素柱上分离的鸟类卵黄脂蛋白含有较低的脂类(36)。密度梯度离心法是分离一些脂蛋白的稳妥的方法(37),此方法已应用于蚕蛾血浆蛋白(38, 39)。甲泛影酰胺(metrizamide)是一种近来发展的碘化密度梯度物质,对于昆虫脂蛋白的分离可能是有价值的,分离过程中缓冲盐的选择是重要的,例如用蔗糖梯度离心分离天蚕蛾血浆蛋白时,用 tris 就比其他缓冲盐就差一些(M. L. Pan 和 R. A. Wallace 准备发表的资料)。

虽然蛋白质一般最好低温保藏,但也有例外,Crowle(19)已经证明了对几种脊椎动物蛋白的不利情况,冰冻引起某些蛋白不可逆的沉淀,特别是脂蛋白,包括鸟类卵黄磷蛋白、天蚕蛾脂蛋白 I 经过反复冻融之后,在免疫扩散中形成模糊的沉淀带(W. H. Telfer

个人通讯)。这种蛋白最好以沉淀保存在无重金属离子的硫酸铵溶液中。

三、蛋白质类型

各种昆虫发育时总的血蛋白成分变化的资料过去已进行过总结(4, 8, 41), 近来的参考文献列在表1。一个典型的情况是蛋白质水平在每龄期上升, 每次脱皮时下降。在某些鳞翅目幼龄阶段蛋白质水平是低的(大约1—2克/100毫升血淋巴), 但在幼虫最后阶段蛋白质水平急剧提高到6—10克/100毫升, 而在绿蝇中高达20克/100毫升。还可能在幼虫—蛹蜕皮前下降, 在蛹期再短暂的上升, 并在成虫发育时下降(例42, 43)。半变态的昆虫显示相似的情况, 但没有急剧的发育变化。在卵黄发生和卵黄发生预备期, 雌虫的血淋巴可以比同种雄虫含有更多的蛋白(18)。在成虫中蛋白质水平随着生殖周期而波动(44)。测定昆虫血浆蛋白中蛋白成分的数目仅仅受所使用方法的分辨率和敏感性的限制。近来用聚丙烯酰胺凝胶电泳分析已经表明大约有10—30条带, 然而, 通常仅有少数几条在量上是占优势的。由于许多文献描述了不同昆虫的血浆蛋白类型和叙述了发育时期以及对各种刺激反应的变化, 所以不能进行详细的评论。表1可以作为对已发表的有关各种昆虫资料的一个指南。特别是根据电泳图谱的定量分析所进行的系统发育研究, 包括 Paid (45) 对天蚕蛾、Cölin (42) 对地中海粉蛾 (*Anagasta kuehniella*) 以及 Schmidt 和同行对几种蚁类的分析。许多作者已经记录了在寄生时、细菌和病毒感染时血浆蛋白的水平和电泳图谱的变化。已经多次观察到在病毒感染时血淋巴蛋白的水平下降, 这可能是以病毒增殖方式先侵染了血浆蛋白的主要合成场所——脂肪体的后果。我们没有尽力收集关于杀虫剂和化学不孕剂对血浆蛋白水平和图谱影响方面的报道。可是, 通常有些结论可以来自于蛋白质成分没有被鉴定的研究工作中。

昆虫血淋巴中至少已部分纯化的和在某种程度上已进行了特性研究的那些蛋白质, 着重在下面讨论。这些列在表2中。

四、卵黄原蛋白

1954年 Telfer (2) 证明在天蚕蛾中有一个雌性特异性抗原在卵子发生时从血淋巴输送到卵中, 从那时候起, 这种卵黄前体蛋白或卵黄原蛋白(206)已经被发现通常在雌虫血淋巴中出现。雌性蛋白以被称为卵黄磷蛋白的形式沉积在卵黄中, 由于这里有一个从血淋巴前体的修饰过程(298)。这样的修饰可以只影响脂类部分(238), 但在大多数情况下没有被证实。卵黄蛋白本身也已混乱地称为卵黄原蛋白或卵黄脂磷蛋白, 后者是借用于脊椎动物系统的术语。因为卵黄磷蛋白反映了它们的前体卵黄原蛋白的性质, 以及在数量方面容易制备, 我们将在这个讨论中包括卵黄磷蛋白, 虽然卵黄磷蛋白不是确切的血浆蛋白。对于卵黄磷蛋白的纯化可以先在高离子浓度缓冲液中提取, 接着在低离子强度条件下沉淀。这个方法是常用的(282)。有时可以采用摘除卵巢的方式造成卵黄原蛋白在血淋巴中累积, 这样有助于卵黄原蛋白的分离(28)。

已经分离的昆虫卵黄原蛋白和卵黄磷蛋白的性质归纳在表2, 工作做得最细致的卵黄原蛋白是从小柏天蚕 (*Philosamia cynthia*) 蛹血淋巴中分离的“甘油二酯载体脂蛋白

II" (3), 近来确定了这就是小柏天蚕的卵黄原蛋白(237)。通过电镜观察, 这种蛋白是直径为 12.6 毫微米的球状蛋白。几种直翅目和鳞翅目的卵黄蛋白的分子量都在 50—60 万, 在马得拉蜚蠊 (*Leucophaea maderae*) 卵中发生由 14S (分子量 56 万) 聚合成 28S (分子量 160 万) 的形式(282)。埃及伊蚊 (*Aedes aegypti*) 卵黄磷蛋白的分子量为 27 万, 黄猩猩果蝇 (*Drosophila melanogaster*) 和红头丽蝇 (*Calliphora erythrocephala*) 这两种双翅目昆虫的卵黄蛋白主要部分(未纯化)的分子量大约为 30 万 (D. Harnish, 个人通讯)。尽管在几乎所有的种中存在一个 5 万道尔顿的成分, 但在 SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳中所显示的亚基数有相当大的变化。虽然在某些种类中亚基数在分子中以简单的比例出现(238, 285, 286), 但它们的性质必须谨慎地确定。在飞蝗中, 并不产生简单的克分子比例, 在脂肪体中用 ^3H 亮氨酸脉冲标记已证明开始合成的成分大约是 25 万道尔顿, 接着经过细胞内程序大概被蛋白酶裂解产生与分泌蛋白相同分子量的多肽(298, 299), 至少在蝗虫和一种蜚蠊中某些多肽是次生性的, 这一点是通过卵黄磷蛋白与卵黄原蛋白相比具有不同的分子比例而进一步被证实的。在黄猩猩果蝇中发现有大小很接近的三个亚基(大约 5 万道尔顿)(106, 109), 验证翻译的基本单位以及它们同各种昆虫卵黄蛋白中最终的多肽链的关系是非常必要的。

在一些蜚蠊和猎蝽 *Triatoma infestans* 血淋巴中找到在电泳上分开的二个卵黄原蛋白, 但二个蛋白间的相互关系还不知道(29, 147, 345)。大 mali 筋长蝽 (*Oncopeltus fasciatus*) 是异常的, 在滞育期血淋巴中含有一个抗原性不完全的卵黄原蛋白, 在滞育之后, 卵黄原蛋白被修饰或被其他的分子结合产生一个完全的蛋白; 在进入卵母细胞时进一步被修饰而具有不同的电泳迁移率形成卵黄磷蛋白。

卵黄原蛋白和卵黄磷蛋白是糖脂蛋白, 除磷脂而外, 小柏天蚕卵黄原蛋白含有二酰基甘油、胆固醇和一些类胡萝卜素 (是黄颜色的原因)。同时来自卵的卵黄磷蛋白也含有三酰基甘油和不同比例的其他类脂(3, 238)。在某些种类中, 可能存在少量的非类脂磷, 但是高度磷酸化的卵黄蛋白如鸟类和两栖类的卵黄高磷蛋白在昆虫中还没有发现。糖类成分在量的方面变化是很大的, 然而已证明含有甘露糖和氨基葡萄糖(238, 282, 297, 299)。蝗虫卵黄磷蛋白的糖肽中, 甘露糖显然是与天冬酰胺相接(297)。

许多昆虫的卵黄原蛋白与卵黄磷蛋白在氨基酸组成上已证明具有共同的方式, 具有较高的天门冬氨酸和谷氨酸的特点(或是天冬酰胺和谷氨酰胺), 这是显然与鸟类、两栖类的一些卵黄脂磷蛋白的氨基酸组成相似, 而不同于某些非卵黄蛋白的昆虫血浆蛋白的氨基酸组成(28, 237)。然而免疫化学试验证明在蜚蠊中超出属的水平或在天蚕蛾中超出科的水平没有交差反应(2, 200)。这表明除了在氨基酸基本成分上相似之外, 在氨基酸序列上有显著的差异。

昆虫卵黄原蛋白是在脂肪体内合成, 通常仅在成虫血淋巴中出现, 以及当卵子发生时与卵黄沉积时间密切相关(参考表 1)。在许多昆虫中卵黄原蛋白合成的时间选择已经通过放射性氨基酸掺入到免疫化学方法分离的产物中而被证明。但蚕蛹是例外的, 它的卵黄原蛋白是在吐丝结茧后不久的被蛹期开始合成的(173, 207)。在蜜蜂中卵黄原蛋白在工蜂以及蜂王中产生, 以及在不同条件下详细测定了其浓度的变化(155, 156)。虽然卵黄原蛋白被认为并且常常被证明是雌性特有的, 但 Telfer (2) 根据精细的免疫化学试验, 报道了雄的天蚕蛹的血淋巴中有微量痕迹(尽管只有雌虫的千分之一), 最近也已经有

表 1 昆虫血浆蛋白文献一览表

昆虫的目和种	方 法	观 察 项 目	参考文献
鞘翅目 Coleoptera			
黄杉小蠹 <i>Dendroctonus pseudotsugae</i>	EP	血浆蛋白和卵巢蛋白	52
一种皮蠹 <i>Dermestes frischii</i>	EP	当卵子发生时图谱	52a
	EP	寄生影响	53
马铃薯甲虫 <i>Leptinotarsa decemlineata</i>	EP	图谱, 种的特异性	54
	EC, IE	卵黄原蛋白合成, 光周期效应	55
	EC, IE	血浆蛋白和卵黄发生	56
	EP	特异的血浆蛋白	57
	Ch, EP	Leptinotarsin, 一个毒蛋白, 性质	58
	Enz	酯酶类, 性质, 个体发育	392, 393
伪马铃薯甲虫 <i>L. juncta</i>	EP	图谱, 种的差异	54
一种金龟子 <i>Phyllophaga fusca</i>	ES	图谱	59
黄粉虫 <i>Tenebrio molitor</i>	EP	图谱, 糖蛋白, 脂蛋白	60
	IE	抗原变化, 个体发育	61
	IE	卵黄原蛋白, 合成, 时机	62
	EC	脂肪体中卵黄原蛋白	63
谷斑皮蠹 <i>Trogoderma granarium</i>		图谱, 滞育和控制	64
日本丽金龟 <i>Popillia japonica</i>	ES, EC, Ch, Ce	细菌侵染影响	65—67
革翅目 Dermaptera			
一种蠹螋 <i>Anisolabis littorea</i>	ES	图谱	68
双翅目 Diptera			
埃及伊蚊 <i>Aedes aegypti</i>	EP ID	卵黄原蛋白合成, 卵黄磷蛋白纯化	70
	IP	卵黄原蛋白合成, 控制	71—73
	EP	寄生影响	74
红头丽蝇 <i>Calliphora erythrocephala</i>	EP	脂肪体的蛋白质合成	75—77
	EP	血浆蛋白和脂肪体蛋白, 个体发育	78
	Cm	丽蝇蛋白纯化和性质	79, 80
	ID, IE	丽蝇蛋白、发生、脂肪体的合成	81, 82
	Enz	酚氧化酶原活化	83
一种丽蝇 <i>Calliphora stygia</i>	EP Cm	图谱, 浓度, 合成, 脂肪体摄取, 控制	84—88
	EP, ID	浓度, 来源, 命运, 性质	89
红头丽蝇 <i>C. vicina</i>	Cm	丽蝇蛋白合成, mRNA 翻译	90, 91
摇蚊属 <i>Chironomus</i> (8 spp.)	ES	血红蛋白多形性	92, 373—375
一种摇蚊 <i>C. tentans</i>	Ce, Ch	血红蛋白特征	93
	EC, EP, ES	血红蛋白多形性	376, 377
	Cm	蛋白质浓度变化	94
一种摇蚊 <i>C. thummi</i>	Ch	唾液腺摄取蛋白	95
	Cm, Ch	血红蛋白结晶, 性质	341, 378
		脂肪体合成血红蛋白	129, 389
尖音库蚊 <i>Culex pipiens</i>	EP	图谱, 自然发生和非自然发生类型	96
疽蝇科 <i>Cuterebra</i> 属	ES	图谱	59
一种果蝇 <i>Drosophila grisea</i>	EP	卵黄原蛋白, 保幼激素对摄取影响	97
一种果蝇 <i>D. hydei</i>	Ch	蜕皮素结合	98
	EP	脂肪体中卵黄原蛋白的合成	99

续表 1

昆虫的目和种	方法	观察项目	参考文献
一种果蝇 <i>D. macroptera</i>	EP	滞育中的卵黄原蛋白, 保幼激素对摄取影响	97
黄猩猩果蝇 <i>D. melanogaster</i>	ES, EP	个体发育, 遗传, 双向凝胶分析	100, 101
	Cm	周转	102
	EP, ES	在野生型和致死突变种中代谢	103
		脂肪体蛋白质颗粒和血浆蛋白	104
	EP, IE, Ch	卵黄原蛋白合成, 卵黄磷蛋白纯化	105
	EP, ID	卵黄原蛋白, 特征, 合成, 摄取	106
	EP	在 ap^4 突变种中卵黄原蛋白摄取和保幼激素	107, 108
	Cm	类似于丽蝇蛋白的蛋白质 mRNA 翻译	91
	EP	卵黄原蛋白鉴定代谢	109
	EC, EP	幼虫特异蛋白, 个体发育	110
一种果蝇 <i>D. mulleri</i>	EP	脂肪体中卵黄原蛋白的合成	99
一种果蝇 <i>D. pseudoobscura</i>	EP	发育过程中变化	111
一种果蝇 <i>D. virilis</i>	EP	卵黄原蛋白特征, 合成	106
	EP	脂肪体中卵黄原蛋白的合成	99
果蝇属 <i>Drosophila</i> (8 spp.)	EP	卵黄磷蛋白 SDS 凝胶电泳分析	106
绿蝇 <i>Lucilia cuprina</i>	EP	绿蝇蛋白的遗传学	112
家蝇 <i>Musca domestica</i>	EC	蛋白质合成	113
	EP	营养和血浆蛋白	114
	ID, EA	卵黄原蛋白的来源	115
	EP, Cm	蛋白质和卵子发生	116
	EA	脂蛋白磷脂、食物影响	117
	EP, ES	酯酶	118, 119
	EP	化学不育效应	120, 121
黑丽蝇 <i>Phormia regina</i>	EP	图谱和定量变化	122, 123
	EA	咽侧体切除效应	124
<i>Rhynchosciara americana</i>	EP	用于做茧的血浆蛋白	125
	EP	类胡萝卜素代谢失调	126
一种麻蝇 <i>Sarcophaga barbata</i>	EP, Enz	酪氨酸酶: 活性和分布	127
一种麻蝇 <i>S. bullata</i>	IE	咽侧体切除后卵黄原蛋白合成	128
蜉蝣目 Ephemeroptera			
<i>Hexagenia verunata</i>	EP	寄生效应	69
半翅目 Hemiptera			
棉红蜡 <i>Dysdercus cingulatus</i>	Cm	浓度变化	130
乳草蜡 <i>Oncopeltus fasciatus</i>	ID, IE, EP	图谱, 浓度, 保幼激素影响	131—134
	EP	卵黄原蛋白鉴定, 保幼激素作用	135
	EP ID	卵黄原蛋白, 抗原的研究	136
一种盾蜡 <i>Eurygaster</i> sp.	EP	寄生效应	137
红蜡 <i>Pyrrhocoris apterus</i>	Cm	浓度变化, 激素控制	138
	EC	个体发育, 浓度变化	139
长红猎蜡 <i>Rhodnius prolixus</i>	EC, ES	被脂肪体合成, 卵黄形成	140—142
	ID	咽侧体切除和血浆中卵黄蛋白	143—145
	EP	卵黄原蛋白鉴定和激素控制	146

续表 1

昆虫的目和种	方 法	观 察 项 目	参考文献
猎蝽 <i>Triatoma infestans</i>	EP ID	发生两种卵黄原蛋白	147
中国猎蝽 <i>T. protracta</i>	EP IE	卵黄原蛋白鉴定和激素控制	148
膜翅目 Hymenoptera			
蜜蜂 <i>Apis mellifica</i>	ES	图谱,型和个体发育	149
	EP, ES, ID, IE	图谱,个体发育	150—153
	EP	酯酶,脱氢酶酶谱	394
	ID, IE	在蜂王和工蜂中的卵黄原蛋白	154
	EC	卵黄原蛋白发生,合成,控制	155—159
桦三节叶蜂 <i>Arge pectoralis</i>	ES	图谱	59
一种熊蜂 <i>Bombus terrestris</i>	EP	图谱,卵黄原蛋白,寄生影响	160
一种蚂蚁 <i>Formica polyctena</i>	EPa, ES	图谱	46,47,51,148a
一种蚂蚁 <i>Formica pratensis</i>	EP	图谱,变态时的变化	48,50,51
	EP	脱氢酶,酯酶酶谱	395
红褐林蚁 <i>F. rufa</i>	EP	图谱,变态时的变化	47,49—51
锯角叶蜂 <i>Neodiprion</i> (4 spp.)	ES	图谱	59
<i>Pristophora erichsonii</i>	ES	寄生影响	161
一种胡蜂 <i>Vespa arenaria</i>	ES	图谱	59
等翅目 Isoptera			
一种大白蚁 <i>Macrotermes subhyalinus</i>	EP	由蚁王脂肪体的合成与释放	162
鳞翅目 Lepidoptera			
一种天蚕蛾 <i>Antheraea mylitta</i>	EP	图谱,卵黄原蛋白检测	18
柞蚕 <i>A. pernyi</i>	Enz	酚氧化酶原活化	163
多音天蚕 <i>A. polyphemus</i>	EP	脂蛋白,保幼激素结合	164
	EP	保幼激素效应,卵黄原蛋白检测	165
	EP	图谱,卵黄原蛋白检测	18
樱桃丑巢卷叶蛾 <i>Archips cerasivorana</i>	ES	图谱	59
地中海粉螟 <i>Anagasta</i> (<i>Ephestia</i>) <i>kuehniella</i>	EC	图谱,个体发育	166
	EC	寄生影响	167
	EP	碱性蛋白的变化	168
	EC	定量图谱,个体发育, hagation 蜕皮素作用	42
家蚕 <i>Bombyx mori</i>	Cm	由脂肪体合成血浆蛋白	169
	EP	图谱,个体发育	170
	EP	清蛋白的遗传	171
	EP	卵黄原蛋白的检测	172
	EP, Ch, ID, IE	卵黄原蛋白发生和合成	173
	EP	卵巢切除后血浆蛋白, <i>sm</i> 突变种	174,175
	EP	酚氧化酶原特征	176
	ES	酯酶酶谱	177
	EP, Ch	溶酶体特征	178
	EP	病毒影响	179
普罗米锡天蚕蛾 <i>Callosamia promethea</i>	EP	图谱,卵黄原蛋白检测	14
大美人蕉卷叶弄蝶 <i>Calpododes ethlius</i>	EP, ID	脂肪体摄取蛋白形成颗粒	180,181

续表 1

昆虫的目和种	方 法	观 察 项 目	参考文献
普累克西普斑蝶 <i>Danaus plexippus</i>	Enz	可溶性酸性磷酸酶	182
	ID, IE, IP	卵黄原蛋白合成时机、控制	26,183
	IE, IP	卵巢不影响卵黄原蛋白合成	184
巨座玉米螟 <i>Diatraea grandiosella</i>	EP	个体发育,脂肪体和血浆蛋白关系	185,186
帝国犀额蛾 <i>Eacles imperialis</i>	ES	图谱	59
大蜡螟 <i>Galleria mellonella</i>	ES, EP	图谱	59,60,187
	Ch, ES	酯酶,冷蛋白 结乳蛋白	188
	Ch, EF, EP	图谱,分子量, p ⁱ	189
	EP, ID	脂肪体摄取血浆蛋白	190
	Ch, EP	溶酶体特征,性质	178,191
	EP	病毒,原生动物感染作用	192
夜蛾 <i>Heliothis</i> 3 spp.	EC	图谱,个体发育	193
夜蛾 <i>Heliothis</i> 2 spp.	EP	寄生影响	194,195
棉铃虫 <i>H. zea</i>	EP	酯酶类	196
惜古比天蚕蛾 <i>Hyalophora cecropia</i>	ID	6 种血浆蛋白的个体发育	1
	ES, ID	酶类,个体发育,交叉反应	197—200
	EP	图谱,卵黄原蛋白检测	18
	Cm	蛋白质合成,滞育,损伤	201
	Cm, EP, Ch	蛋白质合成,损伤,灌注	16,45,202,203
	EP	蛋白质合成,血浆和表皮	204
	ID	卵黄原蛋白的发现	2
	ID	卵母细胞摄取蛋白质	205
	IP	由脂肪体合成卵黄原蛋白	206
	IP, EP	卵黄原蛋白合成,保幼激素无效应	207,208
	Ch	卵黄原蛋白分离,特征	35
	IE, Ch, Cm	卵黄原蛋白种类比较	28
	Ce	脂蛋白特征,合成	38 209
	EP	脂蛋白类,保幼激素输送	164
	Ch	脂蛋白类,胆固醇输送	210
	EP, ES, Enz	脱氧核糖核酸酶,多酶复合体	211
	ID, EP, Ch	羧酸酯酶类	212
	EP, ID, Ch	储存蛋白,特征	213
一种天蚕蛾 <i>H. gloveri</i>	EP	图谱,卵黄原蛋白检测	18
	Ce	脂蛋白类,卵黄原蛋白特征	39
	EP	保幼激素结合	164
	EP	酯酶类,保幼激素诱导	214
	EP, ID, Ch	羧酸酯酶类	212
美国白蛾 <i>Hyphantria cunea</i>	ES	图谱	59
美国天幕毛虫 <i>Malacosoma americana</i>	ES	图谱,个体发育,脂蛋白类,色蛋白类	59
	ID, ES, Ch	个体发育,分布	215—217
	EP	蛋白质合成,保幼激素类似物作用	218
甘蓝夜蛾 <i>Mamestra brassicae</i>	EP	个体发育,病毒影响	219
烟草天蛾 <i>Manduca sexta</i>	EP	图谱	220
	EP	个体发育,比较研究	18
	Cm	蛋白浓度,食物影响	221

续表 1

昆虫的目和种	方 法	观 察 项 目	参考文献
	EP, Ch	蛋白质输送进表皮	222,223
	EP	卵黄原蛋白鉴定	224
	Ch	保幼激素结合蛋白,分离,性质	225—227
	EP, IE,	脂肪体合成保幼激素结合蛋白	228
	IP, Ch		
	Ch, Enz	保幼激素酯酶纯化,作用,个体发育	229—231,396
黄缘蛱蝶 <i>Nymphalis antiopa</i>	EP	图谱,卵黄原蛋白鉴定	232
玉米螟 <i>Ostrinia nubilalis</i>	EP	图谱,酶类,同脂肪体关系	233, 234
蓖麻蚕 <i>P. cynthia</i>	ES, ID	个体发育,酶类交互反应	197—200
	Ch, EP	脂蛋白类,纯化,性质	3,235,236
	Ch, EP	卵黄原蛋白特征	237, 238
	Ce, Ch	蜕皮素输送	239
	EP	个体发育,卵黄原蛋白检测	18
蓖麻蚕 <i>Philosamia ricini</i>	Cm	浓度变化	240
大菜粉蝶 <i>Pieris brassicae</i>	ES	图谱,个体发育,酯酶	241,242
	EP	图谱,酶谱,食物影响	243,244
	EP	脂肪体储存二种血浆蛋白	245
小菜粉蝶 <i>P. rapae</i>	ES	图谱	59
印度谷螟 <i>Plodia interpunctella</i>	EP	图谱,组织化学,保幼激素结合蛋白	246—249
	EP	脂蛋白类分离和性质	250
番茄天蛾 <i>Protoparce quinquemaculata</i>	ES, ID	图谱,个体发育	59,251
美洲粘虫 <i>Pseudalelia unipuncta</i>	EP	病毒感染效应	252
<i>Rothschildia orizaba</i>	ES, ID	个体发育,分布	215—217
麦蛾 <i>Sitotroga cerealella</i>	EP	脂肪体摄取蛋白质	253
眉纹夜蛾 <i>Spodoptera mauritia</i>	EP	个体发育,病毒感染效应	254
<i>acronyctoides</i>			
红疣天社蛾 <i>Schizura concinna</i>	ES	图谱	59
粉纹夜蛾 <i>Trichoplusia ni</i>	EP	寄生影响	255
	EA, ID, EP	病毒影响	256,257
脉翅目 Neuroptera			
一种泥蛉 <i>Sialis</i> sp.	EP	寄生影响	69
蜻蜓目 Odonata			
<i>Uropetala carovei</i>	EP	图谱,酶谱	259
直翅目 Orthoptera			
家蟋蟀 <i>Acheta domesticus</i>	EP	图谱,组织化学,结合蛋白	60,260
	Cm	浓度变化	261,262
一种树蝗 <i>Anacridium aegyptium</i>	EP	寄生影响,卵黄原蛋白检测	263
东方蜚蠊 <i>Blatta orientalis</i>	Ce	幼虫特异蛋白和蜕皮	27,264
德国小蠊 <i>Blattella germanica</i>	EP, ID,	卵黄原蛋白鉴定,性质	265—267
	IE, Ch		
	Ce IE	卵黄原蛋白和血浆蛋白,性质	28
	IE IP	卵黄原蛋白合成,激素影响,卵巢	184
	Ce, ID, IE	幼虫特异蛋白,交叉反应	27
<i>Byrsotria fumigata</i>	ID	卵黄原蛋白产生,摄取,控制时机	268,269
<i>Cophopodisma pyremaea</i>	EP	图谱和物种形成	270

昆虫的目和种	方 法	观 察 项 目	参考文献
太平洋折翅蠊 <i>Diploptera punctata</i>	EP	脂肪体内蛋白颗粒	271
马得拉排蠊 <i>Leucophaea maderae</i>	Ce, IE, IP	卵黄原蛋白合成和控制	272—274
	Ce, EP,	卵黄原蛋白合成, 保幼激素控制, 多聚体	128, 275—279
	IE, IP	卵黄原蛋白, 卵黄磷蛋白, 分离, 性质	280—286
飞蝗 <i>Locusta migratoria</i>	Enz	多巴和酪氨酸脱羧酶	397
	Cm	浓度, 合成, 血淋巴体积	287—289
	ES	同蜕皮相关的蛋白	290
	EP	脂蛋白和飞行	291
	EP	图谱, 个体发育, 卵子发生, 控制	292
	EA, Cm	卵黄原蛋白, 合成, 时机, 控制	293, 294
	EP, ID	卵黄原蛋白鉴定, 定量	295, 296
	Ce, EP,	卵黄原蛋白, 卵黄磷蛋白, 纯化, 性质	297—300
	IE, IP,		
	Ce, Cm	脂蛋白特征	301—303
	Ce, EF	脂蛋白, 结合保幼激素, 性质	304
	EC, Enz	保幼激素羧酸酯酶	305
	EP, Ch	卵黄蛋白利用	306
	EP	合成	307
<i>Melanophus bivittatus</i>	ES	图谱	59
<i>Nauphoeta cinerea</i>	EP	卵黄原蛋白检测	308
	ID	在若虫中保幼激素对卵黄原蛋白诱导	309
	EP, IP	卵黄原蛋白, 保幼激素和卵母细胞生长	310, 311
	EP, Enz	胺氧化酶类	312
美洲大蠊 <i>Periplaneta americana</i>	EPa	结合蛋白, p ¹	313, 314
	ES	图谱	59
	FP	蛋白质水平, 切断神经, 瘤	315, 316
	EC	图谱, 卵黄原蛋白检测	317
	EP, Ch	当卵黄发生时图谱变化	318, 319
	IP	脂肪体内卵黄原蛋白合成, 时机	206
	EP, ID, IE	卵黄原蛋白合成, 摄取, 特异性	29, 320—324
	EP	卵黄原蛋白, 检测, 保幼激素类似物效应	325
	EP	在雄虫中植入卵巢作用	326
	EP	当蜕皮周期时图谱	327
	Cm	结合离子	328
	EP	脂蛋白, 脂类输送	329
	Enz	脂酶	330
	EP, Enz	胺氧化酶	312
	EP	α -葡萄糖苷酶活力	331
	Enz	多巴和酪氨酸脱羧酶	398
荒地蚱蜢 <i>Schistocerca gregaria</i>	EPa	激素控制	332
	Ce, EP	图谱, 成分的特征	333
	EF, IP	卵黄原蛋白检测	334
	EP	寄生影响	335
一种蚱蜢 <i>S. vaga</i>	IE	卵黄原蛋白检测	128
<i>Stenobothrus lineatus</i>	EP	图谱和物种形成	270

方法: Ce. 离心; Ch. 层析; Cm. 化学分析; EA. 琼脂糖电泳; EC. 醋酸纤维素薄膜电泳; EP. 聚丙烯酰胺凝胶电泳; EPa. 纸电泳; ES. 淀粉凝胶电泳; Enz. 酶试验; ID. 免疫扩散; IE. 免疫电泳; IP. 免疫沉淀。

表 2 一些昆虫血淋巴蛋白的物理化学性质*

蛋 白 质	实 验 材 料	沉降系数 $S_{20,w}^b$	分子重 $\times 10^{-3}$		脂类 (%)	碳水化合物 (%)	氨基酸 分析?	其 他 特 征	参考文献
			天然的	亚基 ^c					
卵黄原蛋白 (Vg) 和卵黄磷蛋白 (Vn)	德国小蠊 <i>Blattella germanica</i>	16.8	659	100	15.7	4.5	是	比容, 直径, 摩擦比, 等电点 5.0	28
	德国小蠊 <i>Blattella germanica</i>	—	—	52	7.6	8.0	—	—	267
	马德拉雄蛾 <i>Leucophaea maderae</i>	14.0	560	57, 87, 96, 118	7.0	8.6	是	脂类, 糖组成含磷量	282—286
	飞蛾 <i>Locusta migratoria</i>	17.1	550	52—140	9.6	13.3	是	比容, 糖组成	298, 299
	飞蛾 <i>Locusta migratoria</i>	16.3	530	55—130	—	11.0	是	扩散系数 ($D_{20,w}$)、摩擦比, 光度, 等电点 6.9	300
	飞蛾 <i>Locusta migratoria</i>	—	—	—	—	14.0	—	糖组成肽的氨基酸分析	297
	借古比天蚕蛾 <i>Hyalophora cecropia</i>	15.9	500	43, 120	10	1	是	比容, 直径扩散系数 ($D_{20,w}$)、摩擦比, 等电点 5.7 脂类组成	28, 35, 38
	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	—	540	50, 200	—	—	—	—	336
	一种天蚕蛾 <i>Hyalophora gloveri</i>	16.0	—	—	—	—	—	脂类组成	39
	蓖麻蚕 <i>Philosamia cynthia</i>	13.3	500	55, 230	10	2.5	是	比容, 直径, 脂类, 糖组成	3, 237, 238
输送脂类的蛋白 黄色蛋白 HDL	埃及伊蚊 <i>Aedes aegypti</i>	—	270	—	10.5	—	—	—	70
	黄褐果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	—	98 ^d	48.6	—	—	—	—	105
	飞蛾 <i>Locusta migratoria</i>	6.9	340	—	31.5	—	是	—	302
	借古比天蚕蛾 <i>Hyalophora cecropia</i>	8.7	189 ^d	—	48	—	—	比容, 脂类成分, 组成	38, 39
	一种天蚕蛾 <i>Hyalophora gloveri</i>	—	—	—	—	—	—	—	—
	蓖麻蚕 <i>Philosamia cynthia</i>	9.4	700	—	44	—	是	直径, 脂类成分	3, 235
	烟草天蛾 <i>Manduca sexta</i>	—	28	—	—	—	是	等电点 4.95	226
	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	—	485	85	—	—	—	—	337
	家蚕 <i>B. mori</i>	—	500	85	—	—	—	—	337
	借古比天蚕蛾 <i>Hyalophora cecropia</i>	—	480	85	—	—	是	—	213
DGLP-I 结合保幼激素的蛋白	借古比天蚕蛾 <i>H. cecropia</i>	—	530	89	—	—	是	—	213
	红头丽蝇 <i>Calliphora erythrocephala</i>	19.4	528	87	—	0.5	是	扩散系数 ($D_{20,w}$)、摩擦比, E_{280}/E_{290}	80
储存蛋白 蛋白质 1 蛋白质 2	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	—	485	85	—	—	—	—	337
	家蚕 <i>B. mori</i>	—	500	85	—	—	—	—	337
	借古比天蚕蛾 <i>Hyalophora cecropia</i>	—	480	85	—	—	是	—	213
	借古比天蚕蛾 <i>H. cecropia</i>	—	530	89	—	—	是	—	213
	红头丽蝇 <i>Calliphora erythrocephala</i>	19.4	528	87	—	0.5	是	—	80

蛋白质C	一种丽蝇 <i>C. stygia</i>	250	83	—	—	是	—	—	89
绿蝇蛋白	绿蝇 <i>Lucilia cuprina</i>	250	83	—	—	是	—	—	112
幼虫蛋白1	黄猩猩果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	450—480	75—81	—	—	是	—	—	368
血红蛋白									
	摇蚊 <i>Chironomus plumosus</i>	2	31.4	—	—	—	—	等电点 5.4	338
	摇蚊 <i>Chironomus plumosus</i>	2.7	32	—	—	—	—	扩散系数 ($D_{10,w}$)	339
		1.7 ^e	14.6 ^e	—	—	—	—		
	摇蚊 <i>C. tentans</i>	1.7	15.9	—	—	—	—		93
	摇蚊 <i>C. thummi</i>	—	16	—	—	—	—		340
			15	—	—	—	—		339
			15.9	—	—	—	—		341
酶类									
溶菌酶	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	—	16.5	—	—	—	—		178
溶菌酶	大蜡螟 <i>Galleria mellonella</i>	—	14.7	—	—	—	—		178
酰氧化酶原	家蚕 <i>Bombyx mori</i>	6.6	80	—	—	是	—	等电点4.98 含铜0.15%	176
酰氧化酶原	红头丽蝇 <i>Calliphora erythrocephala</i>	9.4	115	—	—	是	—		342
保幼激素酯酶	烟草天蛾 <i>Manduca sexta</i>	4.98	77, 70, 49	—	—	—	—	光密度, 等电点5.3, 5.4, 5.5	230
抗凝血蛋白			67	—	—	—	—		
P-5	惜古比天蚕蛾 <i>Hyalophora cecropia</i>	—	96	—	—	—	—		343
毒素			24	—	—	—	—		
Leptinotarsin	<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	—	50	—	—	—	—		58
色素蛋白									
昆虫花青素	烟草天蛾 <i>Manduca sexta</i>	—	72	—	—	是	—	等电点6.1	344
其他血浆蛋白									
Bg I	德国小蠊 <i>Blattella germanica</i>	19	476	—	—	是	—	比容, 直径扩散系数 ($D_{10,w}$), 摩擦比, 等电点5.5	28
Bg II	德国小蠊 <i>B. germanica</i>	5.4	511	—	53.2	—	—	比容, 直径扩散系数 ($D_{10,w}$), 摩擦比, 等电点6.9	28
脂蛋白	印度谷螟 <i>Plodia interpunctella</i>	—	70	—	—	是	—		250
蛋白质B	一种丽蝇 <i>Calliphora stygia</i>	—	240	—	—	是	—		89

a. 这些蛋白质至少是部分纯化的; b. 所有数据中没有进行外推到零浓度; c. 对卵黄原蛋白重要的亚基并没有对所有多肽进行观察; d. 可能不准确; 看本文;
e. 依赖于 pH。