

昆虫蛋白类功能成分研究进展

田 华¹, 王 莉²

(1. 信阳师范学院 生命科学学院, 河南 信阳 464000; 2. 信阳供电公司 调通中心, 河南 信阳 464000)

摘要: 随着对昆虫蛋白类功能成分研究的不断深入, 已陆续发现了多种昆虫多个类别的功能蛋白, 主要包括抗冻蛋白、储存蛋白、热休克蛋白、抗菌肽、干扰素、类免疫球蛋白、甾体载体蛋白-2、信息素结合蛋白、滞育关联蛋白、昆虫几丁质酶等。对这些昆虫蛋白类功能成分的结构、功能、作用机制以及应用等方面的研究进展进行简要介绍和分析, 为昆虫功能蛋白的理论研究和应用提供参考。

关键词: 昆虫; 蛋白质; 蛋白类功能成分

中图分类号: Q966 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-3268(2011)04-0022-05

Research Advances of Functional Constituents of Insect Proteins

TIAN Hua¹, WANG Li²

(1. College of Life Sciences, Xinyang Normal University, Xinyang 464000, China; 2. Dispatching and Communication Center, Xinyang Power Supply Company, Xinyang 464000, China)

Abstract: With study on functional constituents of insect proteins, a variety of insect functional proteins had been discovered, mainly including antifreeze proteins, storage proteins, heat shock proteins, antibacterial peptides, interferon, hemolin, sterol carrier protein 2, pheromone binding protein, diapause associated proteins and chitinase. This paper provides an overview of structures, functions, mechanisms and applications of these insect functional proteins and other new progresses, in order to provide necessary information for theoretical research and application of insect functional proteins.

Key words: Insects; Proteins; Functional constituents of insect proteins

昆虫特殊的形态及生活方式、异乎寻常的环境适应能力等因素决定了其体内必然含有丰富的蛋白类化合物, 它们是昆虫体内主要的构成物质, 且含量明显高于其他生物体内的蛋白质。昆虫粗蛋白含量一般在 20% ~ 70%, 如蝇蛆为 63%、蝗虫 64.1%、蛴螬 70%、血蛆虫 55%、蚕蛹 71%、蝴蝶 75%、蟋蟀 75%、蝉 72%、蚂蚁 67%, 黄粉虫成虫、幼虫及蛹的粗蛋白含量分别为 64.8%、47.7%、55.2%, 还有的昆虫粗蛋白含量甚至在 80% 以上, 如黄蜂达 81% 等^[1,2]。近年来, 昆虫蛋白类功能成分的研究备受瞩目, 研究的重点主要为抗冻蛋白、储存蛋白、热休克蛋白、抗菌肽、干扰素、类免疫球蛋白、甾体载体蛋白-2、信息素结合蛋白、滞育关联蛋白、昆虫几丁质酶等, 国内外发表了一系列的研究论文, 但目前还没有昆虫蛋

白类功能成分的综述。鉴此, 对此问题做一简短的回顾和展望, 以供参考。

1 抗冻蛋白(AFPs)

抗冻蛋白是一类具有提高生物抗冻能力的蛋白质类化合物的总称, 目前在生物体内已经发现了多种类型的抗冻蛋白, 例如: 鱼类抗冻蛋白、植物抗冻蛋白和昆虫抗冻蛋白, 其中昆虫抗冻蛋白的研究开展较晚。昆虫抗冻蛋白的分子量大都在 7~20 kD, 无糖基, 与鱼类 I 型 AFPs 相似, 含有较多的亲水性氨基酸(例如 Thr、Ser、Asx、Glx、Lys、Arg), 有 40%~59% 的氨基酸残基能形成氢键; 有些昆虫 AFPs 类似于鱼类 II 型 AFPs, 含有一定数量的半胱氨酸。从抗冻蛋白的分子结构来看, 昆虫的抗冻蛋

收稿日期: 2010-10-19

基金项目: 信阳师范学院青年骨干教师资助计划

作者简介: 田 华(1979-), 女, 河南南阳人, 在读博士研究生, 研究方向: 生物技术。E-mail: xynu0818@163.com

© 1994-2011 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

白中含有比鱼类更多的亲水性氨基酸,同时有着不同于鱼类抗冻蛋白的独特结构。虽然不同的抗冻蛋白氨基酸序列和组成不同,但很多关键的残基具有保守性,这些氨基酸可能在维持抗冻蛋白结构和功能的完整性中发挥着重要的作用^[3-4]。黄粉甲和赤翅甲抗冻蛋白存在着数10个编码基因,其多样性暗示了这些抗冻蛋白可能由多基因家族控制编码,而且这种基因特点在一定程度上决定了它们产生热滞活性的潜在机制。

一般认为,抗冻蛋白在昆虫的脂肪体中合成,然后释放到血淋巴中,通过氢键与冰晶连接阻止冰晶的进一步增长,从而降低体液的结冰点,增大熔点与冰点之间的差异^[5]。昆虫 AFPs 在昆虫抗冻生理过程中起着相当重要的作用,表现在以下3个方面:①抑制一些冰晶形成;②提高冰冻耐受性;③可能参与水平衡过程^[6-8]。气温降低、相对湿度降低以及其他因子会加强刺激 AFPs 合成。对一些昆虫 AFPs 的研究表明,激素也参加调节 AFPs 的合成过程^[5]。

由于昆虫抗冻蛋白比植物和鱼类抗冻蛋白有较高的热滞活性,其在食品的冰冻、储藏、运输和解冻过程中均能更有效抑制重结晶化,并能减少滴液,防止营养成分的损失。因此,可以充分利用昆虫抗冻蛋白的这一特点,将其应用于农业、医学以及食品工业等领域。以抗冻蛋白的化学合成和基因工程为突破口,实现抗冻蛋白的工业化生产,从而开发昆虫抗冻蛋白在低温保护、低温储藏等方面的巨大应用前景^[9-10]。

2 储存蛋白(SP)

储存蛋白是昆虫体内普遍存在的一种特异性血淋巴蛋白,是由6个亚单位聚合而成的球形六聚体,其分子量为 $(6.6\sim 8.5)\times 10^4$ kD。储存蛋白是研究昆虫生长发育和变态期间蛋白质合成、代谢、功能及基因调控等方面的极好模式分子。储存蛋白通常在幼虫的脂肪体内合成,释放进入血淋巴并在其中积累,在未龄幼虫血淋巴中含量达到高峰,在幼虫-蛹转换期间,这种蛋白重新从血淋巴中吸收入脂肪体,同时在脂肪体细胞中出现致密的蛋白颗粒,致使血淋巴中该蛋白含量降低^[11]。储存蛋白是全变态昆虫幼虫主要的体液蛋白,作为氨基酸储存库对成虫变态发育和雌性卵发育起着重要的作用。另外,储存蛋白在亲脂性物质的运输中也发挥着重要的作用^[12-13]。到目前为止,已对昆虫纲的6个目,24个种的38种储存蛋白进行了研究。

储存蛋白的氨基酸有中性氨基酸——Gly、Ala、The、Ser、Val、Met、Leu、Ile,碱性氨基酸——Arg、Lys 和酸性氨基酸——Glu、Asp 等。但在不同昆虫中,各种氨基酸含量又有差异。Telfer 和 Kunkel 根据储存蛋白中芳香族氨基酸、甲硫氨酸等重要氨基酸组分含量,以及蛋白质的亚单位、二级以至三级结构特点,综合各方面研究结果,将储存蛋白分为:(1)芳香蛋白:酪氨酸和苯丙氨酸含量超过15%。(2)富甲硫氨酸蛋白:甲硫氨酸含量超过4%。(3)双翅目 LSP 2:其中芳香族氨基酸和甲硫氨酸的含量较芳香蛋白少。(4)其他储存蛋白,如保幼激素抑制蛋白、核黄素结合蛋白、极高密度脂蛋白和富酪氨酸蛋白^[11]。一般说来,昆虫体内储存蛋白的含量随昆虫发育阶段、生理状况和环境的不同而发生变化。储存蛋白具有多种生理功能,是蛋白质和氨基酸的储存库,参与昆虫表皮的形成,具有载体功能,有的储存蛋白与昆虫成虫滞育有关,例如马铃薯甲虫的储存蛋白。另外,在一些情况下发现有小部分储存蛋白转变为能量代谢^[11,14]。

3 热休克蛋白(HSPs)

热休克蛋白在原核生物和真核生物中普遍存在。细胞或生物体受到热胁迫后发生热休克反应,抑制一些正常蛋白质的合成,同时启动一类新的蛋白质合成基因——热休克蛋白基因合成热休克蛋白^[15-16]。除温度外的其他许多因子,如病原体侵入、胞外 pH 值变化、紫外线照射、某些重金属离子的破坏、高盐含量、氨基酸类似物、缺氧、水分胁迫、钙离子载体、营养饥饿等均能引起昆虫的热休克反应^[17]。不同的环境因子诱导产生不同的热休克蛋白,如温度胁迫能影响种群的适应能力,受高温胁迫与低温胁迫的影响,昆虫常表现出强的耐热性与耐寒性,进而演化形成适应性特征的种群^[18]。因此,研究昆虫热休克蛋白的产生、变化,可以了解昆虫的生长发育随各影响因子变化的规律,HSPs 还可作为遗传育种的生物标记。

根据 HSPs 的功能,把它分为热休克相关蛋白和热休克诱导蛋白。前者呈结构性表达;后者与 ATP 有很高的亲和性,可以诱导靶标蛋白,两者都参与细胞代谢^[16]。HSPs 的产生与生物体耐热性的获得紧密相关,昆虫耐热性获得的速度与 HSPs 积累速率呈正相关,耐热性的下降与 HSPs 的降解同步。HSPs 不仅有分子伴侣、耐热性功能,而且在耐冷性以及昆虫发育过程和细胞代谢中也具有特殊功能。神经^[19]、内分泌^[20]、衰老^[21]、环境因子^[22]、应

激程度^[23] 等对生物诱导 HSPs 的合成也都有很大的影响。

目前涉及昆虫热休克蛋白的研究很多,但大多停留在结构等方面,其功能、表达机制以及应用方面的研究较少。例如 HSPs 从加强自身体内细胞抗损伤潜能出发,加强对心脏保护作用,与一般药物比较具有明显优势^[24],因而有重要的理论意义和临床应用前景,但保护机制到目前为止还不十分清楚。

4 抗菌肽(AMP)

抗菌肽是昆虫受到刺激或感染之后,在其血淋巴中产生的一种抗菌类物质,是昆虫在漫长的进化过程中形成的自身特有的抗菌蛋白防疫体系。许多昆虫能够产生抗菌肽,如家蚕、蓖麻蚕、惜古比天蚕、烟草天蛾、麻蝇、果蝇、粉甲等,产生的抗菌肽具有明显的抑制肿瘤作用^[25]。迄今为止,在鳞翅目、双翅目、鞘翅目、半翅目、等翅目、膜翅目和蜻蜓目等 7 个目的昆虫中发现超过 200 多种抗菌肽类物质。

根据结构不同,可把抗菌肽分为 5 类:(1)单链无半胱氨酸的抗菌肽或由无规则卷曲连接的 2 段 α -螺旋组成的肽;(2)富含某些氨基酸残基但不含 Cys 的抗菌肽;(3)含一个二硫键的抗菌肽,该二硫键的位置通常在肽链 C 端;(4)有 2 个或 2 个以上二硫键具有 β -折叠结构的抗菌肽;(5)由其他已知功能较大的多肽衍生而来的具有抗菌活力的肽^[26]。

昆虫抗菌肽通常带正电荷,具两亲性,为阳离子多肽,长度为几十个氨基酸,线性或带有环状结构,其中环状结构是由一对或多对半胱氨酸残基相连而成的^[27]。在完全变态的昆虫中,抗菌肽由脂肪体和各种上皮细胞快速合成并分泌到血淋巴中^[28];而在非完全变态昆虫中,抗菌肽先是在健康的昆虫血细胞中合成,在受到刺激或感染后,才分泌到血淋巴中^[29]。抗菌肽的作用机制正在研究中,目前比较清楚的主要有 4 种^[30]:①形成细胞膜电势依赖型通道;②抑制细胞呼吸作用;③抑制细胞外膜蛋白的合成;④抑制细胞壁的形成。

昆虫抗菌肽具有分子小、稳定性好、广谱抗菌、无毒副作用等特点,在农业、医药、食品等领域有广泛的应用前景,极有可能成为抗菌素、抗菌毒素及抗肿瘤药的来源。抗菌肽的研究从最初简单的分离纯化发展到现在的基因表达调控,今后的研究重点在于抗菌肽工业化生产和应用中如何降低成本、提高生产效率及提高抗菌肽的抗菌活力。

5 干扰素(IFN)

干扰素是活细胞在病毒或其他干扰素诱生剂作

用下产生的一种糖蛋白,当它进入未感染的细胞时,可诱导该细胞产生抗病毒蛋白质,从而抑制其他病毒在该细胞中的复制。等翅目白蚁科、鼻白蚁科和脉翅目蚊科的昆虫成虫、鳞翅目大蚕蛾科的蛹,其网状组织细胞和白血球释放的一种干扰素,可以抑制病毒合成,杀灭癌细胞,可用于预防和治疗乳腺癌、子宫癌、食道癌等^[31]。

6 类免疫球蛋白(hemolin)

类免疫球蛋白是在无脊椎动物体内发现的唯一的免疫球蛋白家族成员,它对鳞翅目昆虫自身的免疫起着重要的作用。类免疫球蛋白只存在于鳞翅目昆虫体内,有可溶性和不溶性 2 种存在方式,在昆虫体内分别具有不同的功能。可溶性类免疫球蛋白通过一些酶和蛋白的作用,对入侵昆虫的细菌和病毒进行免疫防御,而不溶性类免疫球蛋白(即以膜结合蛋白的形式出现)对细胞和细胞黏着以及病毒和细菌入侵细胞有着延缓作用^[32]。

7 甾体载体蛋白 2(SCP-2)

甾体载体蛋白 2 是介导昆虫吸收和运输胆固醇的一种重要载体蛋白,已在双翅目中发现和鉴定。Kreb 和 Lan 从黄热伊蚊 cDNA 文库中鉴定了 SCP-2 的基因(简称 *AeSCP-2*),发现 *AeSCP-2* 与人和鼠的 SCP-2 蛋白的甾体转移结构域具有 69% 的同源性,并且 *AeSCP-2* 在蚊中具有胆固醇载体蛋白的功能^[33]。Lan 和 Massey 利用免疫电镜研究 *AeSCP-2* 在离体和活体的亚细胞定位,结果显示,*AeSCP-2* 定位于中肠上皮细胞或培养蚊子细胞的细胞质、线粒体和细胞核^[34]。Blitzer 等^[35]利用 RNAi 技术研究了 *AeSCP-2* 基因的功能,证明了 *AeSCP-2* 在黄热伊蚊中的胆固醇摄入功能,同时 *AeSCP-2* 的敲除影响成虫发育,引起成虫高的死亡率,还影响卵的存活率。同年,有学者筛选和鉴定了几种 *AeSCP-2* 的抑制剂并做了生测试验,由于黄热伊蚊和烟草夜蛾是不同目的昆虫,但对 *AeSCP-2* 抑制剂却有相同效应,这预示着 *AeSCP-2* 或类似的蛋白可能存在于鳞翅目昆虫中^[36]。在我国,迄今尚未见昆虫 SCP-2 方面的报道,国外有关昆虫 SCP-2 的研究主要集中在双翅目昆虫,鳞翅目昆虫的研究还是空白。

8 信息素结合蛋白(PBP)

昆虫信息素结合蛋白是气味结合蛋白家族的一种,在昆虫识别性信息素过程中起非常重要的作用。

它主要存在于雄虫触角中,感受昆虫的信息素,后来发现它也存在于雌虫触角内,其表达量一般少于雄虫,有少数雌雄虫相当。信息素结合蛋白与信息素特异性结合,用来启动昆虫的寻偶和交配等行为。昆虫信息素结合蛋白是一类水溶性的酸性蛋白,多肽链全长约120~160个氨基酸,相对分子量较小,一般为15~17kD,等电点为4~5。不同昆虫的信息素结合蛋白与信息素分子间的结合与释放机制存在差异^[37]。

9 滞育关联蛋白(DAP)

在漫长的进化过程中,昆虫对环境条件的不断适应和环境对昆虫个体的选择,最终出现了昆虫滞育的特性。昆虫滞育期间,一些种类的脂肪体或血液淋巴中会出现一些在非滞育期间没有的蛋白质,将这些蛋白质称为滞育关联蛋白。DAP是糖脂蛋白复合物,具有较大的分子量及较高的亲水性氨基酸成分。DAP只在滞育期间出现,在滞育开始后逐渐增加,滞育中期维持高的滴度,并且随着滞育的终止而逐渐消失。DAP对昆虫滞育状态的维持非常重要,不同昆虫DAP分子量及组成有较大差异。在滞育过程中,DAP既可能在滞育前期合成,也可能在滞育中后期合成。它们是分泌蛋白,与普通脂肪体合成的分泌蛋白一样,有的DAP在脂肪体内大量贮存,而在血液淋巴中含量很低;而有的则大量分泌到血液淋巴中^[38]。外界环境因子如光照、温度、湿度以及食物源等是影响昆虫滞育的外因和前提,尤其光周期,它是许多昆虫发生滞育的主要因素^[39]。目前,DAP在昆虫体内的作用方式仍不清楚,但根据目前的研究推断,DAP在昆虫体内可能作为储存蛋白或作为抗冻蛋白使用,作为贮藏蛋白的可能性较大,在滞育期间直接提供能源^[40]。

10 昆虫几丁质酶

昆虫几丁质酶的分子量大多在45~85kD,其活性范围在pH4~8之间,等电点为5~7。在昆虫中,几丁质酶存在于中肠、蜕皮腺及某些昆虫的毒腺中,中肠中的几丁质酶除了具有降解中肠壁和围食膜中的几丁质外,还具有消化功能。蜕皮腺中的几丁质酶可以调节昆虫在生长发育中周期性的蜕去旧表皮并合成新表皮,毒腺中的几丁质酶有助于毒腺物质在取食对象的组织中扩散^[41-43]。Shinoda等对普通蛾表皮几丁质酶进行研究,发现其在降解旧表皮中发挥着重要作用^[44]。

11 小结

昆虫是地球上种类最多且生物量巨大的生物类群,约有1000万种,繁殖速度快,营养结构合理,富含许多功能因子,其中蛋白类功能成分主要有抗冻蛋白、储存蛋白、热休克蛋白、抗菌肽、干扰素、类免疫球蛋白、甾体载体蛋白2、信息素结合蛋白、滞育关联蛋白、昆虫几丁质酶等。分子生物学尤其是基因工程技术和蛋白质组技术的迅猛发展,为昆虫蛋白类功能成分的研究增添了活力,从最初简单的分离纯化已发展到现在的基因表达调控。今后的研究重点在于工业化生产和应用中如何降低成本、提高生产效率及提高昆虫蛋白类功能成分的活力,提升其经济价值。

参考文献:

- [1] 文礼章. 食用昆虫学原理与应用[M]. 长沙: 湖南科学技术出版社, 1998: 1-37.
- [2] 杨海明, 万秋蓓, 王志跃. 昆虫作为禽饲料蛋白源的推广与运用[J]. 山东家禽, 2004(1): 18-19.
- [3] Graether S P, Kuiper M J, Gagne S M, et al. β -Helix structure and ice binding properties of a hyperactive antifreeze protein from an insect[J]. Nature, 2000, 406: 325-328.
- [4] 马纪, 赵干. 昆虫抗冻蛋白的结构与生物学特性研究[J]. 生物技术通报, 2006(5): 37-41.
- [5] 费云标, 江勇, 赵淑慧. 昆虫抗冻蛋白的研究进展[J]. 昆虫学报, 2000, 43(1): 98-102.
- [6] Ramsay R A. The rectal complex of the mealworm *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) [J]. Phil Trans R Soc Lond B, 1964, 248: 279-314.
- [7] Duman J G, Wu D W, Olsen T M, et al. Therm hysteresis proteins[M] // Advances in low temperature biology (Volume 2). London: JAI Press, 1993: 13-182.
- [8] Duman J G. Therm hysteresis factors in overwintering insects[J]. Insect Physiol, 1979, 25: 805-810.
- [9] Hays L M, Feeney R E, Crowe L M, et al. Antifreeze glycoproteins inhibit leakage from liposomes during thermotropic phase transitions[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1996, 93(13): 6835-6840.
- [10] Urrutia M E, Duman J G, Knight C A. Plant thermal hysteresis proteins [J]. Biochim Biophys Acta, 1992, 1121: 199-206.
- [11] 马彩霞, 刘惠霞, 沙忠利, 等. 昆虫体内储存蛋白的研究进展[J]. 昆虫知识, 2002, 39(6): 416-450.
- [12] 王文亮, 徐娜, 张奇志, 等. 我国蝗虫蛋白资源的开发与利用研究[J]. 中国食物与营养, 2007(8): 23-24.
- [13] 庞凌云, 段玉峰, 陈锦屏, 等. 蝗虫的功能成分与开发

- 前景[J]. 经济动物学报, 2004(8): 54-57.
- [14] 段玉峰. 蝗虫营养价值与生物学功能研究[D]. 西安: 陕西师范大学, 2005.
- [15] 王海鸿, 雷仲仁. 昆虫热休克蛋白的研究进展[J]. 中国农业科学, 2005, 38(10): 2023-2034.
- [16] 肖春霞, 杜予州, 强承魁. 昆虫热休克蛋白研究概况[J]. 广东农业科学, 2006(5): 110-112.
- [17] Lindquist S. The heat shock response[J]. Annu Rev Biochem, 1986, 55: 1151-1191.
- [18] 陈兵, 康乐. 昆虫对环境温度胁迫的适应与种群分化[J]. 自然科学进展, 2005, 15(3): 265-271.
- [19] 郭兴中, 吴炳义, 徐仁宝. 热休克蛋白的诱导机制及影响因素[J]. 生理科学进展, 1995, 26(3): 263-266.
- [20] Blake M J, Udelsman R, Feulner G J, et al. Stress induced heat shock protein 70 expression in adrenal cortex: an adrenocorticotropic hormone sensitive, age dependent response[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1991, 88: 9873-9877.
- [21] Heydari A, Wu B, Takahashi R, et al. Expression of heat shock protein 72 is altered by age and diet at the level of transcription[J]. Mol Cell Biol, 1993, 13: 2909-2918.
- [22] Goto S G, Kimura M T. Heat and cold shock responses and temperature adaptations in subtropical and temperate species of *Drosophila*[J]. Journal of Insect Physiology, 1998, 44(12): 1233-1239.
- [23] Lindquist S. Varying patterns of protein synthesis in *Drosophila* during heat shock: implications for regulation[J]. Dev Biol, 1980, 77: 463-479.
- [24] 程文伟, 马勇. 热休克蛋白对心脏的保护作用[J]. 山东医药, 2005, 45(2): 77-78.
- [25] 刘高强, 魏美才. 昆虫功能因子及其功能食品的开发前景[J]. 食品科技, 2002(8): 21-22.
- [26] 张召兄, 潘晓亮, 任推军. 抗菌肽概述及抗菌分子机理的研究进展[J]. 草食家畜, 2006(4): 7-9.
- [27] 马宝林, 宋宝珍. 昆虫抗菌肽研究和应用现状[J]. 生物技术通讯, 2007, 18(6): 1043-1045.
- [28] Bulet P, Charlet M, Hetru C. Antimicrobial peptides in insect immunity[M]//Ezekowitz R A B, Hoffmann J A. Innate immunity. Totowa: Humana Press, 2003: 89-107.
- [29] Lambert M, Zachary D, Lanot R, et al. Constitutive expression of cysteine rich antifungal and a linear antibacterial peptide in a termite insect[J]. J Biol Chem, 2001(6): 4085.
- [30] 安春菊, 盛长忠, 李德森, 等. 一类潜在的新药——抗菌肽[J]. 中国新药杂志, 2003, 12(9): 705.
- [31] 王晓玲, 刘高强, 周国英, 等. 昆虫体内的抗肿瘤功能因子[J]. 食品研究与开发, 2004, 25(4): 124-125.
- [32] 姚慧鹏, 吴小锋. 昆虫类免疫球蛋白结构和功能研究进展[J]. 昆虫学报, 2008, 51(1): 530-536.
- [33] Krebs K C, Lan Q. Isolation and expression of a sterol carrier protein 2 gene from the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*[J]. Insect Molecular Biology, 2003, 12(1): 51-60.
- [34] Lan Q, Massey R J. Subcellular localization of the mosquito sterol carrier protein 2 and sterol carrier protein x[J]. Journal of Lipid Research, 2004, 45(8): 1468-1474.
- [35] Blitzer E J, Vyazunova I, Lan Q. Functional analysis of AeSCP-2 using gene expression knockdown in the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti*[J]. Insect molecular biology, 2005, 14(3): 301-307.
- [36] 吴彦艳, 余学全, 彭建新, 等. 鳞翅目昆虫中甾体载体蛋白 2 的初步鉴定[J]. 生物技术通报, 2008(2): 188-190.
- [37] 钱荷英, 徐安. 昆虫信息素结合蛋白研究进展[J]. 安徽农学通报, 2007, 13(23): 128-130.
- [38] 张效梅, 王创云, 孙贵臣. 蛋白质组学方法在玉米螟蛋白质研究中的应用[J]. 山西农业科学, 2008, 36(6): 40-41.
- [39] 曾庆礼, 陈芳艳, 张冬燕. 昆虫滞育及滞育关联蛋白[J]. 广东蚕业, 2004, 38(2): 37-41.
- [40] 赵章武, 黄永平. 昆虫滞育关联蛋白的研究进展[J]. 昆虫知识, 1996, 33(3): 187-191.
- [41] Reynold S E, Samules R I. Physiology and biochemistry of insect moulting fluid[J]. Advances in Insect Physiology, 1996, 26: 157-232.
- [42] 欧阳石文, 刘江良, 冯兰香, 等. 昆虫几丁质酶的研究与应用[J]. 山地农业生物学报, 2001, 20(2): 147-153.
- [43] 肖业臣, 罗晓斌, 冯佩. 昆虫几丁质酶的研究进展[J]. 生物技术, 2003, 13(1): 38-39.
- [44] Shinoda T, Kobayashi J, Matsui M, et al. Cloning and functional expression of a chitinase cDNA from the common cutworm, *Spodoptera litura*, using a recombinant baculovirus lacking the virus encoded chitinase gene[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 2001(31): 521-532.