

# 昆虫贮存蛋白主要种类及功能研究进展

林珠凤, 谢圣华, 吉训聪, 秦 双

(海南省农业科学院 植物保护研究所/海南省植物病虫害防控重点实验室, 海南 海口 571100)

**摘要:**贮存蛋白是昆虫体内一类特异性蛋白质, 幼虫或若虫期的脂肪体内合成, 并释入血淋巴中。化蛹时经脂肪体摄取, 在细胞中以蛋白颗粒形式贮藏, 贮存蛋白对成虫的变态发育和生殖等方面具有重要作用。综述了昆虫贮存蛋白分类和功能, 其主要功能包括蛋白质和氨基酸储存库、参与表皮的形成、载体运输功能及其它功能, 进一步分析了贮存蛋白的调节机理。

**关键词:**昆虫; 贮存蛋白; 分类; 功能

**中图分类号:**Q966 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2015)06-0156-05 **DOI:**10.11942/j.issn1002-2767.2015.06.0156

贮存蛋白(storage protein, SP)是昆虫体内一类特异性蛋白, 幼虫或若虫期脂肪体合成后, 进入血淋巴。化蛹前期被脂肪体摄取, 以蛋白颗粒形式贮藏于脂肪体内, 成虫前分解为各种必须氨基酸, 因而被称为贮存蛋白<sup>[1]</sup>。贮存蛋白是幼虫主要体液蛋白之一, 作为氨基酸贮存库, 对昆虫变态和雌性卵的发育具有重要作用, 同时参与表皮的形成<sup>[2]</sup>和小分子有机化合物的体内运输<sup>[3]</sup>等生理活动。其最主要功能是储存营养物质, 为昆虫成虫发育和变态的完成提供营养<sup>[4]</sup>。

自 1969 年, 首次报道丽蝇(*Calliphora erythrocephala*)体内一类蛋白在变态期间起主要作用, 被命名为丽蝇蛋白 Calliphorin<sup>[5]</sup>。随后陆续出现对昆虫贮存蛋白的报道<sup>[6-7]</sup>。国外对昆虫贮存蛋白研究较多, 涉及鳞翅目、半翅目、直翅目、双翅目等多种昆虫<sup>[8-10]</sup>。但国内相对较少, 主要对东方黏虫(*Mythimna separate* (Walker))<sup>[11]</sup>、黑豆蚜(*Aphis craccivora* Koch)<sup>[12]</sup>、亚洲玉米螟(*Ostrinia furnacalis* (Guenée))<sup>[13]</sup>、棕尾别麻蝇(*Boettcherisca Peregrina*)<sup>[14]</sup>等少数昆虫进行研究。贮存蛋白普遍存在于昆虫体内, 研究昆虫贮存蛋白的分类、功能及调节等对研究昆虫生理活动中物质代谢、能量转化和利用具有重要意义。

## 1 昆虫贮存蛋白的分类

贮存蛋白多数由 6 分子的亚基构成, 其亚基单位分子量在 60~85 kD<sup>[1]</sup>。贮存蛋白分为两

类: 一类为富含芳香族氨基酸(含量超过 15%)的芳基蛋白质; 另一类为芳香族氨基酸含量相对较低, 但甲硫氨酸含量超过 4% 的富甲硫氨酸蛋白质。两类蛋白分子量和亚基结构相似, 但免疫原性质相异<sup>[15]</sup>。

鳞翅目和双翅目贮存蛋白的研究结果表明, 昆虫进入成虫期后贮存蛋白消失。因此, 认为其具有幼虫特异性, 同时从芳香族氨基酸和甲硫氨酸的含量对贮存蛋白进行分类。但随着不完全变态昆虫贮存蛋白研究的不断深入, 发现贮存蛋白存在于各个时期, 因此对贮存蛋白幼虫特异性提出异议。此外, 贮存蛋白的分类依据不能完全包含所有已知贮存蛋白的氨基酸组成<sup>[16]</sup>。马彩霞等<sup>[11]</sup>对东方黏虫研究发现, 体内存在幼虫特异性贮存蛋白和成虫持续性贮存蛋白; 甘明等<sup>[12]</sup>对各龄黑豆蚜的血淋巴研究发现相类似的结果。在若蚜期, 贮存蛋白不断在血淋巴中积累。4 龄至成蚜后, 贮存蛋白的含量显著降低, 但以低浓度持续存在。黑豆蚜的贮存蛋白为糖蛋白, 其成分与飞蝗(*Locusta migratoria*)所含的一种持续性贮存蛋白氨基酸组成相类似<sup>[17]</sup>。甘明等<sup>[12]</sup>认为, 与完全变态昆虫贮存蛋白在幼虫期急剧增加和高浓度相比, 蚜虫贮存蛋白在若蚜期与成虫期积累程度和含量无显著差异, 这与蚜虫不完全变态发育特性有关。综上所述, 对不完全变态与完全变态昆虫的贮存蛋白在结构、组成、功能三方面的异同有待进一步研究。

1991 年, Telfer 等对包括贮存蛋白在内的六聚体蛋白在昆虫纲各个目的分布功能进行详细的论述<sup>[10]</sup>: 1) 双翅目昆虫贮存蛋白包括两种, 芳香基和甲硫氨酸含量均高, 首次从 *Calliphora erythrocephala* 中分离出来, 定名为丽蝇蛋白<sup>[5]</sup>; 比丽蝇蛋白中甲硫氨酸和芳香基氨基酸含量低的蛋

收稿日期: 2015-01-12

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项资助项目(2014 03075)

第一作者简介: 林珠凤(1980-), 女, 福建省漳州市人, 博士, 助理研究员, 从事农业昆虫与害虫防治研究。E-mail: linzhf123@126.com。

白,数量小于丽蝇蛋白,但外形相似,被称为 LSP2(larval serum protein 2)<sup>[18]</sup>。2)鳞翅目昆虫贮存蛋白包括两种,富含芳香基氨基酸,但甲硫氨酸含量低,被称为芳香基贮存蛋白<sup>[3,19-21]</sup>。甲硫氨酸含量高,芳香基氨基酸含量低,在末龄幼虫末期开始合成,但蛹期含量低于芳香基贮存蛋白<sup>[20]</sup>。3)膜翅目昆虫贮存蛋白属芳香基贮存蛋白<sup>[22]</sup>,但其含有更多的甲硫氨酸和酪氨酸。4)网翅目昆虫贮存蛋白。*Blattella germanica* 中发现的 16s 蛋白,富含芳香基氨基酸的六聚体,存在于成虫和幼虫体内;一些蜚蠊、白蚁和螳螂的成虫体内存在另一种贮存蛋白<sup>[23]</sup>。这两种蛋白含量随昆虫生长周期而变化,蜕皮前 1 d 达到最大值,蜕皮后最低。幼虫特异性的六聚体蛋白不存在于成虫体内,其它的则整个成虫生活期内和载脂蛋白浓度相似。5)直翅目昆虫贮存蛋白与网翅目相类似<sup>[17]</sup>,包括 LSP1 和 PSP(persistent storage protein)<sup>[24]</sup>。其含中等水平的芳香基氨基酸和低水平或中等水平的甲硫氨酸,成虫蜕皮时消失,但存在整个成虫期。6)半翅目昆虫贮存蛋白含有低水平的甲硫氨酸和中等水平的芳香基氨基酸<sup>[25]</sup>。只存在成虫期,不完全确定为贮存蛋白,但与脂类运输密切相关。

Telfer 依据氨基酸的含量,对已报道的各种昆虫贮存蛋白的相关性分布进行分析(见图 1)<sup>[10]</sup>。

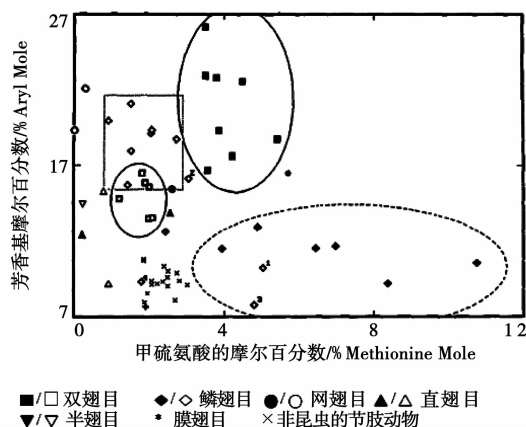


图 1 贮存蛋白的主要氨基酸组成  
Fig. 1 Principal amino acid composition of storage protein Haunerland

将昆虫贮存蛋白分为七类<sup>[4]</sup>:1)芳香基贮存蛋白,包括双翅目、鳞翅目、鞘翅目、网翅目(含蜚蠊目、等翅目等),为常见的一种贮存蛋白;2)双翅目 LSP-2 贮存蛋白,数量上少于芳香基贮存蛋白,其产生代谢过程极为相似,但无进化关系;

1990 年, Benes 研究表明该蛋白在成虫中依然表达,且起重要作用<sup>[25]</sup>;3)鳞翅目富含甲硫氨酸蛋白,甲硫氨酸的含量大于 4%,该类贮存蛋白未被糖基化修饰;4)保幼激素抑制蛋白,该类贮存蛋白主要存在幼虫末龄时,保幼激素浓度低时表达;5)核黄素结合蛋白, Magee<sup>[26]</sup> 首先在惜古比天蚕蛾、大蜡螟和烟草夜蛾中发现;同年 Silhacek 指出,一个与核黄素蛋白结合的贮存蛋白亚单位为 85 kDa,并用 Western 印迹法得到证实<sup>[27]</sup>;6)极高密度脂蛋白,该类蛋白具有两大特征,蓝色和极高密度的脂蛋白;7)富酪氨酸蛋白,该类蛋白酪氨酸含量达 27%<sup>[28]</sup>,且仅在化蛹前期才合成并在体内积累。

## 2 昆虫贮存蛋白的功能

### 2.1 蛋白质和氨基酸储存库

1969 年, Munn 等发现丽蝇蛋白由取食的幼虫合成,蛹期以蛋白质晶体储存脂肪体中,成虫期都降解为氨基酸<sup>[5]</sup>,因此被认为是蛋白质和氨基酸的储存库,其降解所得的寡肽或游离氨基酸为成虫发育、生殖所利用,重新参与蛋白质合成。小菜蛾(*Plutella xylostella*)老熟幼虫到羽化贮存蛋白量表明在蛹期达到高峰,羽化后 1 d 雄虫体内贮存蛋白含量最低<sup>[29]</sup>。研究发现 Calliphorin 降解所得的苯丙氨酸约 50%参与成虫飞行肌肌动蛋白和肌球蛋白组成<sup>[30]</sup>。

### 2.2 参与新表皮的形成

研究证明,贮存蛋白中的芳香类蛋白参与丽蝇(*C. vicina*)<sup>[31]</sup>、家蝇(*Musca domestica*)<sup>[32]</sup>、烟草天蛾(*Manduca sexta*)<sup>[33]</sup>等上表皮、外表皮、内表皮和其它含几丁质的组织如前肠、中肠、后肠等各种组织的构建。1980 年, Scheller 利用放射性免疫技术发现丽蝇蛋白直接参与昆虫表皮的形成<sup>[34]</sup>。将 14c-苯丙氨酸注射到末龄红头丽蝇研究表明,4 日龄成虫时丽蝇蛋白全部降解,而标记的苯丙氨酸主要分布胸部肌肉组织(占 46.5%)、表皮(占 10.8%)和其它组织<sup>[30]</sup>。从血淋巴中分离的丽蝇蛋白在离体条件下与二元醌交联,起到离体表皮的骨化作用<sup>[35]</sup>。此外,贮存蛋白对 JH 相关基因的表达具有调节作用,如影响白蚁(*Reticulitermes flavipes*)种群内部等级的非遗传多型性<sup>[36]</sup>。

### 2.3 载体运输功能

芳香基贮存蛋白在亲脂性物质的运输中发挥重要作用。研究表明用除虫菊酯处理小菜蛾后,其体内贮存蛋白表达量显著提高<sup>[37]</sup>;沙漠

蝗(*Schistocerca gregaria*)脂蛋白能结合并运输疏水性杀虫剂达到靶标组织,并对某些基质具有非选择性亲和力<sup>[38]</sup>。同时,载脂蛋白对疏水性的杀虫剂具有非特异性结合的能力,而芳香类蛋白对中等极性杀虫剂具有高度的亲和性,对于强极性杀虫剂和弱极性杀虫结合能力较弱。此外,研究发现棉铃虫(*Heliothis zea*)体内的两种贮存蛋白载脂蛋白和芳香类蛋白,二者均能结合疏水性的杀虫剂,并运输其到达靶标组织。载脂蛋白对疏水性的杀虫剂具有非特异性结合的能力,而芳香类蛋白则对中等极性杀虫剂具有高度的亲和性,对于强极性杀虫剂和弱极性杀虫则结合能力较弱。载脂蛋白含有大量的脂类物质,主要通过将杀虫剂溶解在其脂类基质中进行运输传递。而芳香类蛋白不含脂类物质,其与杀虫剂的结合位点可能由氨基酸和糖残基构成<sup>[3]</sup>。

## 2.4 其它功能

与生殖相关的贮存蛋白种类和功能存在种类和性别差异。鳞翅目富甲硫氨酸蛋白在雌虫体内的含量远远超过雄虫,为卵形成提供氨基酸和蛋白质。研究表明家蚕雌性特异性蛋白中大量蛋氨酸被用于构造卵壳,并转化为其它氨基酸,以满足卵发育的需要<sup>[39]</sup>。菜蛾的雌蛾体内贮存蛋白在羽化时降到最低,但羽化后 4 h 又上升至高峰值的 2/3,随雌虫体内卵黄原蛋白的合成和产卵,其贮存蛋白含量再一次下降<sup>[29]</sup>。通过同位素标记注射实验发现,贮存蛋白参与卵的形成和成虫组织蛋白的合成<sup>[40-41]</sup>。

Koopmanschap 等<sup>[42]</sup>对马铃薯甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)研究发现贮存蛋白对昆虫成虫起滞育作用。实验证明红萤火虫(*Pyrrhocoris apterus*)滞育虫个体的贮存蛋白含量显著高于非滞育个体<sup>[43]</sup>。

## 3 调节机理

贮存蛋白含量随发育历期、生理状况和环境而变化,并存在性别差异且受激素调节<sup>[24,44]</sup>。

1986 年,Marinotti 和 de Bianchi<sup>[32]</sup>研究表明预蛹期家蝇的脂肪体从血淋巴中吸收贮存蛋白,其脂肪体由包括贮存蛋白在内的经放射标记的幼虫血淋巴蛋白人工培养而成。氟化钠、叠氮化钠和降低培养温度均可抑制贮存蛋白的吸收;幼虫在停止取食的 12 h,脂肪体活化开始吸收贮存蛋白,在预蛹中期达到峰值。用<sup>35</sup>S-甲硫氨酸标记长红猎蝽(*Rhodnius prolixus*)后,用考马斯亮蓝染色后荧光显影技术检测血淋巴中贮存蛋白在各

个阶段的活性,研究结果表明在长红猎蝽的整个发育期的血淋巴内、在幼虫期及成虫期的脂肪体和卵巢中均能检测到贮存蛋白,贮存蛋白合成活性在成虫和若虫饱食后均增加,饥饿状态时下降<sup>[45]</sup>。

保幼激素可抑制贮存蛋白的合成,在幼虫蜕皮 24 h 后因保幼激素的消失引起贮存蛋白基因的转录,并且一旦激活后不再受保幼激素的抑制<sup>[46]</sup>。Chinzei 等的研究结果表明去掉长红猎蝽雌、雄虫的头部之后,用保幼激素处理,则可诱导贮存蛋白的合成,而用丙酮处理则检测不到蛋白合成<sup>[45]</sup>。此外,小菜蛾体内的两种甲硫氨酸蛋白基因的表达受保幼激素类似物的抑制,但亚致死剂量的除虫菊酯却能提高 mRNA 的表达量<sup>[37]</sup>。研究表明,保幼激素类似物可在转录水平上抑制美国白蛾(*Hyphantria Cunea*)贮存蛋白基因的转录,从而抑制贮存蛋白的表达合成<sup>[47]</sup>。

蜕皮激素则可通过控制贮存蛋白的受体来调节对其的吸收。研究表明 Fbp-1(Fat Body Protein 1)是黑腹果蝇(*Drosophila melanogaster*)体内贮存蛋白的结合蛋白,有助其通过脂肪体膜,被脂肪体吸收。黑腹果蝇能利用蜕皮激素调控 Fbp-1 的合成从而调节脂肪体对贮存蛋白的吸收,低浓度的 20-羟基-蜕皮激素( $\geq 10^{-7}$  M)可诱导 Fbp-1 基因的表达,随后较高浓度 20-羟基-蜕皮激素( $\geq 10^{-5}$  M)则对 FBP-1 蛋白的裂解有抑制作用<sup>[48]</sup>。近期的研究表明,蜕皮激素可通过调节极高密度脂蛋白受体和超气门蛋白,在转录及转录后两个水平上调节极高密度脂蛋白的吸收。若在幼虫期将极高密度脂蛋白受体敲除,幼虫则会因为脂肪体无法吸收血淋巴中的极高密度脂蛋白而导致羽化失败<sup>[49]</sup>。

## 4 展望

贮存蛋白是一类从功能上定义的蛋白,早期对贮存蛋白的研究主要集中于完全变态昆虫,其发育阶段经历蛹期、羽化和繁殖阶段,幼虫期积累的贮存蛋白,为生长发育、变态和生殖提供所需氨基酸,并发挥重要作用。同时,它也是研究昆虫生长发育和变态期间蛋白质合成、代谢、功能、基因调控机制等方面很好的模式分子。目前,贮存蛋白合成和选择性摄取有较多的研究,但对生理作用、储存、利用的调控机制,以及降解的机制和降解后游离氨基酸合成新的蛋白具体过程研究较少。因此,深入研究贮存蛋白的结构,功能及调控机制,对于分离其基因进行蛋白质工程的研究提

供重要的理论意义。另外,作为亲脂性杀虫剂的载体蛋白对运输杀虫剂到作用靶器官的生理功能的阐明,对了解杀虫剂的作用机制和害虫治理均有重大意义。

### 参考文献:

- [1] 王荫长. 昆虫生物化学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [2] Perter M G, Scheller K. Arylphorins and the integument[M]// Retnakaran A B K. The physiology of insect epidermis East Melbourne: Intaka Press, 1991: 115-124.
- [3] Haunerland N H, Bowers W S. Binding of insecticides to lipophorin and arylphorin, two hemolymph proteins of *Heliothis zea*[J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 1986, 3(1): 87-96.
- [4] Haunerland N H. Insect storage proteins, gene families and receptors[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 1996, 26(8-9): 755-765.
- [5] Munn E, Greville G. The soluble proteins of developing *Calliphora erythrocephala*, Particularly calliphorin, and similar proteins in other insects[J]. Journal of Insect Physiology, 1969, 15(10): 1935-50.
- [6] Miller S, Silhacek D. The synthesis and uptake of haemolymph storage proteins by the fat body of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (L.) [J]. Insect Biochemistry, 1982, 12(3): 293-300.
- [7] Kramer S, Mundall E, Law J. Purification and properties of manducin, an amino acid storage protein of the haemolymph of larval and pupal *Manduca sexta*[J]. Insect Biochemistry, 1980, 10(3): 279-288.
- [8] James H H, Norman A B, Wheeler D E. Storage proteins in vespid wasps: characterization, developmental pattern, and occurrence in adults[J]. Journal of Insect Physiology, 2003, 49(8): 785-794.
- [9] Jowett J, Postlethwait J H. Hormonal regulation of synthesis of yolk proteins and a larval serum protein (LSP2) in *Drosophila*[J]. Nature, 1981, 292: 633-635.
- [10] Telfer W H, Joseph G K. The function and evolution of insect storage hexamers[J]. Annual Review of Entomology, 1991, 36: 205-228.
- [11] 马彩霞, 刘惠霞. 粘虫体内储存蛋白的研究[C]//中国昆虫学会 2002 年学术年会论文集, 北京: 中国科学技术出版社, 2002: 119-123.
- [12] 甘明, 丁德诚, 周元聪. 一种黑豆蚜储存蛋白质的分离纯化及其亚基的性质[J]. 生物化学与生物物理学报, 2003, 35(2): 189-192.
- [13] 冯从经, 桑守亮, 翟会峰. 亚洲玉米螟幼虫体内储存蛋白 cDNA 片段克隆与序列分析[J]. 植物保护学报, 2010, 37(5): 391-397.
- [14] 韩成香. 棕尾别麻蝇贮存蛋白基因克隆及寄生对其表达的影响[D]. 杭州: 浙江大学, 2008.
- [15] Burmester T. Evolution and function of the insect hexamers[J]. European Journal of Entomology, 1999, 96: 213-235.
- [16] Sorge D, Nauen R, Range S, et al. Regulation of vitellogenesis in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) [J]. Journal of Insect Physiology, 2000, 46(6): 969-976.
- [17] De Kort C A D, Koopmanschap A B. Isolation and characterization of a larval hemolymph protein in *Locusta migratoria*[J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 1987, 4(3): 191-203.
- [18] Roberts D, Brock H. The major serum proteins of Dipteran larvae[J]. Experientia, 1981, 37(2): 103-110.
- [19] Karp X, Willott E, Lawells S T, et al. Cyclic fluctuations in arylphorin, the principal serum storage protein of *Lymantria dispar* indicate multiple roles in development[J]. Insect Biochemistry, 1990, 20(1): 73-82.
- [20] Ryan R, Keim P, Wells M, et al. Purification and properties of a predominantly female-specific protein from the hemolymph of the larva of the tobacco hornworm, *Manduca sexta* [J]. January of Biological Chemistry 1985, 260: 782-87.
- [21] Telfer W, Keim P, Law J. Arylphorin, a new protein from *Hlaphora cecropia*: Comparisons with calliphorin and manducin[J]. Insect Biochemistry, 1983, 13(6): 601-613.
- [22] Markl J, Winter S. Subunit specific monoclonal antibodies to tarantula hemocyanin, and a common epitope shared with calliphorin[J]. Journal of Comparative Physiology B, 1989, 159(2): 139-151.
- [23] Kunkel J, Lawler D. Larval specific serum protein in the order Dictyoptera — immunologic a germanica and cross-reaction throughout the order[J]. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry, 1974, 47(3): 697-710.
- [24] Ancsin J B, Wyatt G R. Purification and characterization of two storage proteins from *Locusta migratoria* showing distinct developmental and hormonal regulation[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 1996, 26(5): 501-510.
- [25] Benes H, Edmondson R G, Fink P, et al. Adult expression of the *Dorsophila* Lsp-2 gene[J]. Developmental Biology, 1990, 142(1): 138-146.
- [26] Magee J, Kraynack N, Massey H C, et al. Properties and significance of a riboflavin-binding hexamerin in the hemolymph of *Hyalophora cecropia* [J]. Archives Insect Biochemistry and Physiology, 1994, 25(2): 137-157.
- [27] Silhacek D L, Miller S F, Murphy C L. Purification and characterization of a flavin-binding storage protein from the hemolymph of *Galleria mellonella*[J]. Archives Insect Biochemistry and Physiology, 1994, 25(1): 55-72.
- [28] Delobel B, Rahbe Y, Nardon C, et al. Biochemical and cytological survey of tyrosine storage proteins in Coleoptera: Diversity of strategies[J]. Insect Biochemistry and Molecular Biology, 1992, 23(3): 355-365.
- [29] Wheeler E D, Tuchinskaya I, Buck N A, et al. Hexameric storage proteins during metamorphosis and egg production in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera)[J]. Journal of Insect Physiology, 2000, 46(6): 951-958.
- [30] Levenbook L, Bauer A C. The fate of the larval storage protein calliphorin during adult development of *Calliphora vicina*[J]. Insect Biochemistry, 1984, 14(1): 77-86.
- [31] Konig M, Agrawal O, Schenkel H, et al. Incorporation of calliphorin into the cuticle of the developing blowfly, *Cal-*

- liphora vicina* [J]. Roux's Archives of Developmental Biology, 1986, 195(5): 296-301.
- [32] Marinotti O, de Bianchi A. Structural properties of *Musca domestica* storage protein [J]. Insect Biochemistry, 1986, 16(4): 709-16.
- [33] Koeppe J K, Gilbert L. Immunochemical evidence for the transport of hemolymph protein into the cuticle of *Manduca sexta* [J]. Journal of Insect Physiology, 1973, 19(3): 615-624.
- [34] Seheller K, Zirnoerman H P, Sekeris C. CalliPhorin, a Protein involved in the cuticle formation of the blowfly, *Calliphora vicina* [J]. Zeitschrift fur Naturforschung, C, 1980, 35c(5/6): 387-89.
- [35] Sugumaram M. Molecular mechanisms for cuticular sclerotization [J]. Advances in Insect Physiology, 1988, 21: 179-231.
- [36] Zhou X G, Tarver M R, Scharf M E. Hexamerin-based regulation of juvenile hormone-dependent gene expression underlies phenotypic plasticity in a social insect [J]. Development, 2007, 134: 601-610.
- [37] Ashaq M, Sonoda S, Tsumuki H. Expression of two methionine-rich storage protein genes of *Plutella xylostella* (L.) in response to development, juvenile hormone-analog and pyrethroid [J]. Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry and Molecular Biology, 2007, 148(1): 84-92.
- [38] Nath A, Mehrotra K N. Binding of 14C p,p'-DDT with haemolymph protein of the desert locust *Schistocerca gregaria* F. [J]. Indian Journal of Experimental Biology, 1982, 20: 701.
- [39] Ogawa K, Tojo S. Quantitative changes of storage proteins and vitellogenin during the pupal-adult development in the silkworm, *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae) [J]. Applied Entomology and Zoology, 1981, 16(3): 288-296.
- [40] Pan M L, Telfer W H. Methionine-rich hexamerin and arylphorin as precursor reservoirs for reproduction and metamorphosis in female luna moths [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 1996, 33(2): 149-162.
- [41] Pan M L, Telfer W H. Storage hexamer utilization in two lepidopterans: differences correlated with the timing of egg formation [J]. Journal of Insect Science, 2001, 1: 1-8.
- [42] Koopmanschap A B, Lammers J H, De Kort C A. The structure of the gene encoding diapause protein 1 of the Colorado potato beetle (*Leptinotarsa decemlineata*) [J]. Journal of Insect Physiology, 1995, 41(6): 509-518.
- [43] Šula J, Kodrik D, Socha R. Hexameric haemolymph protein related to adult diapause in the red firebug, *Pyrrhocoris apterus* (L.) (Heteroptera) [J]. Journal of Insect Physiology, 1995, 41(9): 793-800.
- [44] Maruta K, Yoshiga T, Katagiri C, et al. Purification and characterization of biliverdin-binding vitellogenin from the hemolymph of the Common cutworm, *Spodoptera litura* [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2002, 50(2): 97-106.
- [45] Chinzei Yasuo, Chiyo Azumi, Ken Miura, et al. Changes in hemolymph proteins and their synthetic activities during development and engorgement, and after juvenile hormone treatment in the kissing bug, *Rhodnius prolixus* [J]. Journal of Insect Physiology, 1994, 40(6): 491-499.
- [46] Yiping Z, Sugie H, Tojo S. Juvenile hormone titre and hormone regulation of storage protein synthesis in the Common cutworm, *Spodoptera litura* [J]. Entomological Science, 2000, 3(1): 9-18.
- [47] Cheon H M, Hwang S J, Kim H J, et al. Two Juvenile hormone suppressible storage proteins may play different roles in *Hyphantria cunea* Drury [J]. Archives of Insect Biochemistry and Physiology, 2002, 50: 157-172.
- [48] Burmester T, Antoniewski C, Lepesant J A. Ecdysone-regulation of synthesis and processing of Fat Body Protein 1, the larval serum protein receptor of *Drosophila melanogaster* [J]. European Journal of Biochemistry, 1999, 262(1): 49-55.
- [49] Dong D J, Liu W, Cai M J, et al. Steroid hormone 20-hydroxyecdysone regulation of the very-high-density lipoprotein (VHDL) receptor phosphorylation for VHDL uptake [J]. Insect Biochemistry and Molecular biology, 2013, 43(4): 328-335.

## Classification and Function of Insect Storage Proteins

LIN Zhu-feng, XIE Sheng-hua, JI Xun-cong, QIN Shuang

(Institute of Agricultural Environment and Plant Protection, Hainan Academy of Agricultural Sciences/ Hainan Provincial Key Laboratory of Prevention and Control of Plant Diseases and Pests, Haikou, Hainan 571100)

**Abstract:** Storage proteins are a specific family of insect proteins. They were synthesized and secreted by the fat body of feeding larvae and nymphs and released into haemolymph. They reached extraordinary concentrations just prior to metamorphosis and recaptured by the fat body and stored as protein granules during metamorphosis. They played a very important role in adult molting, metamorphosis and reproduction. Classification and functions of insect storage proteins were interviewed. Such as the repository of proterin and amire acid, support of the synthesis of adult proteins, incorporated into cuticle, hydrophobic transport and other functions. And the adjustment mechanism was analyzed.

**Keywords:** insect; storage proteins; classification; function