

昆虫卵黄原蛋白受体的研究进展*

汪明明^{1,2**} 黄家兴^{1***} 吴杰¹ 和绍禹²

(1. 中国农业科学院蜜蜂研究所 农业部授粉昆虫生物学重点开放实验室 北京 100093;

2. 云南农业大学东方蜜蜂研究所 昆明 650201)

Review on the insect vitellogenin receptor. WANG Ming-Ming^{1,2**}, HUANG Jia-Xing^{1***}, WU Jie¹, HE Shao-Yu² (1. Key Laboratory for Insect-Pollinator Biology of the Ministry of Agriculture, Institute of Apiculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100093, China; 2. Eastern Bee Research Institute, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract The insect yolk precursor protein, vitellogenin (Vg), is a lipoglycoprotein synthesized by the fat body and secreted into hemolymph from where it is sequestered by the growing oocytes via receptor mediated endocytosis. Vitellogenin receptor (VgR) is the major receptor of Vg. The sequences of several vertebrate and invertebrate vitellogenin receptors are known. VgR belongs to the low-density lipoprotein receptor (LDLR) superfamily. Considering the importance of VgR in insect reproduction, we summarize the cloning and expression character, function and regulation of this receptor in insects.

Key words vitellogenin receptor, insect, oocyte mature, endocytosis

摘要 昆虫卵黄发生的一个重要过程是卵黄蛋白的摄取,已有的研究表明脂肪体合成的卵黄原蛋白(vitellogenin, Vg)是通过受体介导的内吞作用(receptor mediated endocytosis, RME)被正在发育的卵母细胞所摄取。昆虫卵黄原蛋白受体(vitellogenin receptor, VgR)是介导昆虫卵黄原蛋白胞吞作用主要受体,它属于低密度脂蛋白家族,在结构与特性上具低密度脂蛋白家族的共性。卵黄原蛋白及其受体在昆虫生殖过程中起着重要的作用,本文综述了昆虫 VgR 的基本特性、分子结构及表达调控等方面的研究进展。

关键词 卵黄原蛋白受体,昆虫,卵母细胞成熟,胞吞作用

卵生动物的卵黄蛋白(yolk protein, YP)能够为胚胎发育提供需要的营养物质如:氨基酸、脂类、碳水化合物、维生素等。卵黄原蛋白(vitellogenin receptor, Vg)是几乎所有卵生动物 YP 的前体。卵生动物的 YP 合成方式有两种:一种可以卵母细胞本身合成,称外源性合成;另一种由卵母细胞以外合成,再进入卵母细胞,称作内源性合成。大部分昆虫的 YP 属内源性合成方式,主要在脂肪体内合成,再通过一种膜表面结合受体介导内吞作用(receptor mediated endocytosis, RME)将 YP 转运至卵母细胞内,转运 YP 的受体叫做卵黄蛋白受体(YPR),转运 Vg 的受体叫做卵黄原蛋白受体

(Vitellogenin receptor, VgR)^[1]。VgR 的主要功能是结合并通过介导胞吞作用的方式使卵母细胞摄取 Vg^[2],这是动物卵母细胞摄取 Vg 的主要方式,也是动物细胞选择性吸收大分子物质的普遍机制^[3, 4],对动物卵巢的成熟起着至关重要的作用。开展 VgR 方面的研究对深入了解昆虫的生殖生理机制、提高具有利用价值

* 资助项目:国家自然科学基金项目(30800805)、公益性行业(农业)科研专项经费项目(nyhyzx 07-041)和国家蜂产业技术体系建设专项经费项目资助。

**E-mail: wangmingming198561@163. com

***通讯作者, E-mail: huangjx7901@yahoo. com. cn

收稿日期:2009-10-10,修回日期:2010-01-29

的昆虫繁殖效率具有重要的意义;VgR 不仅在转运卵黄原蛋白机制中起重要作用,同样也是控制害虫的可能性手段^[5]。昆虫的 VgR 最初在 1993 年从飞蝗卵母细胞中得到纯化和鉴定^[6],之后相继纯化鉴定了埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 的 VgR (AaVgR) 和黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 的 YPR (DmYPR),并研究了编码 AaVgR 和 DmYPR 的 cDNA 序列及其基因的表达特点^[5, 7, 8],这两个基因都具有显著的同源性,在结构上也极为相似^[9],并与鸡 *Gallus gallus* 的 VgR (GgVgR) 和蟾蜍 *Xenopus* 幼虫的 VgR^[10, 11]也都有较高的同源性,这些 VgR 均属于低密度脂蛋白受体家族 (Low Density Lipoprotein Receptor, LDLR)^[3, 5, 12]。LDLR 家族能结合各种配体,并且参与类脂物代谢作用,而 VgR 却与生殖作用相关。例如:鸡 GgVgR,能转运极低密度脂蛋白 (VLDL),核黄素结合蛋白及 α_2 巨球蛋白进入发育中的卵母细胞^[13, 14]。前人通过克隆技术获取 7 种昆虫完整的卵黄原蛋白受体,并根据 3 种昆虫的基因组序列推测出完整的卵黄原蛋白受体氨基酸序列。尽管昆虫和脊椎动物的卵黄原蛋白受体在结构上及功能上均类似,但是在其他方面存在差异。例如:昆虫的 VgR 基因转录产物约 7.5 kb 编码的蛋白分子量为 180 ~ 215 ku,是脊椎动物 VgR 的 2 倍,为 95 ~ 115 ku^[15 ~ 17]。本文主要针对昆虫的 VgR 结构特性,VgR 基因克隆方法及表达特性等方面的研究展开综述。

1 昆虫卵黄原蛋白受体结构及特性

随着越来越多的不同昆虫 VgR 基因被克隆和序列解析,为其分子结构方面的研究提供了重要依据。昆虫 VgR 的结构显示其属于低密度脂蛋白受体 (LDLR) 家族^[18],具有一些 LDLR 家族典型的保守结构域,主要包括如下 5 个组成部分:配体结合域 (Ligand-binding domain)、表皮生长因子前体同源域 (Epidermal growth factor precursor homology domain)、跨膜域 (Transmembrane domain)、O-联糖功能域 (O-linked carbohydrate domain) 及胞质尾域

(Cytoplasmic domain)。

配体结合域是一个介导配体和受体相互作用的功能域,含有 A 型重复序列,每个重复序列含有 6 个半胱氨酸残基及一些保守性酸性残基。保守型酸性残基能与 Ca^{2+} 配合,修正配体结合时所需的立体结构^[19]。昆虫的 VgR 一般具有两个配体结合域,分别含有 5 个和 8 个 A 型重复序列,但是红火蚁 *Solenopsis invicta* 例外,其 VgR 的第 1 个配体结合域有 4 个 A 型序列^[20]。

表皮生长因子前体同源域一般是由 B 型重复序列及特征序列 YWTD 构成而形成的 β 螺旋域^[21]。昆虫的 VgR 有 2 个表皮生长因子前体同源域,分别由 4 个和 3 个 B 型重复序列构成,例如家蚕就具有 3 个 B 型重复序列。

O-联糖功能域是一个短小的富含苏氨酸和丝氨酸残基的延伸,位于质膜表面^[22]。在昆虫的 VgR 中,并不是所有昆虫都具有 O-联糖功能域,例如,在马德拉蜚蠊 *Leucophaea maderae*、美洲大蠊 *Periplaneta americana*、德国小蠊 *Blattella germanica* 及埃及伊蚊 *Aedes aegypti* 的 VgR 中具有此功能区^[9, 16, 23],而在果蝇 *Drosophila melanogaster*^[17]和红火蚁^[20]的 VgR 均不具有此功能域,说明 O-联糖域在昆虫 LDLR 家族并不广泛。

跨膜域位于 O-联糖域的羧基末端,在受体功能,质膜与胞吞小泡系统之间的循环方面起重要作用,功能类似膜锚^[24 ~ 26]。LDLR 家族成员一般包含 1 个跨膜域,此结构域富含疏水残基。昆虫的 VgR 在跨膜域上包含有丙氨酸、甘氨酸、异亮氨酸、亮氨酸、苯丙氨酸和缬氨酸疏水残基^[1]。

胞质尾域属于胞内域,所有 LDLR 家族通常至少有一个 NPXY 内化信号 (internalization signal)。昆虫 VgR 的胞尾具有特殊 LI (亮氨酸 - 异亮氨酸) 内化信号代替 NPXY 信号^[15, 16, 18]。红火蚁的 VgR 同时具有 NPXY 信号与 LI 信号^[20];蜚蠊目昆虫的 VgR^[15, 16, 23]同时具有 NPXY 及 LI 信号^[27]。此外,在其他昆虫的胞质尾域也发现了类似内化信号结构。以上说明 LDLR 家族中内化信号的多样性,也说明

在受体介导胞吞作用过程中可能会运用不同的潜能信号。

昆虫的 VgR 与其它家族受体进行比较时,发现其配体结合域,表皮生长因子同源域及胞

质尾域的结构及个数有明显区别。昆虫的 VgR 有 2 个配体结合域,而其它受体家族均有 1 个;昆虫的 VgR 有 2 个表皮生长因子前体同源域,而其它受体家族仅有 1 个(图 1)。

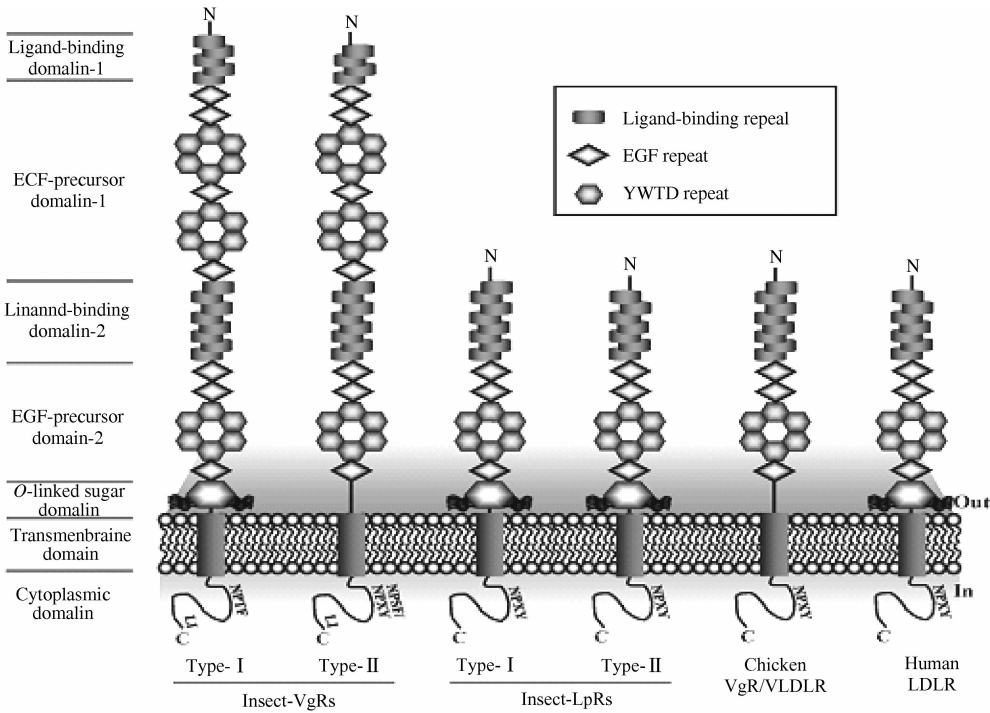


图 1 昆虫 VgRs 与 LpRs、鸡的 VgR/VLDLR 及人类 LDLR 典型结构域的比较(Tufail 和 Takeda,2009^[1])

2 昆虫卵黄原蛋白受体基因的克隆

2.1 昆虫卵黄原蛋白受体基因

近年来,随着人类对昆虫生殖生理的深入研究,科学家相继从按蚊 *Anopheles gambiae*, 丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis* 和西方蜜蜂 *Apis mellifera* 这 3 种昆虫基因组序列中推测出

VgR 基因序列(登录号:EAA06264, XM_001602904 和 XM_001121707),并克隆了埃及伊蚊(AaVgR)、红火蚁(SiVgR)、美洲大蠊(PaVgR)、德国小蠊(BgVgR)和马德拉蜚蠊 *Leucophaea maderae* (LmVgR) 及黑腹果蝇的卵黄蛋白受体(DmYPR)的完整基因^[9, 15, 16, 20, 23, 28],详见表 1。

表 1 在 GenBank 登录的昆虫 VgR cDNA 序列信息

基因来源	拉丁学名	分类 (目)	GenBank 登陆号	核苷酸序列 (bp)	参考文献
黑腹果蝇	<i>Drosophila melanogaster</i>	双翅目	U13637	6254	[17]
埃及伊蚊	<i>Aedes aegypti</i>	双翅目	L77800	5544	[9]
红火蚁	<i>Solenopsis invicta</i>	膜翅目	AY262832	5764	[20]
美洲大蠊	<i>Periplaneta americana</i>	蜚蠊目	AB077047	5722	[16]
德国小蠊	<i>Blattella germanica</i>	蜚蠊目	AM050637	5768	[22]
马德拉蜚蠊	<i>Leucophaea maderae</i>	蜚蠊目	AB255883	5689	[15]

2.2 昆虫卵黄原蛋白受体 cDNA 的克隆方法

通过前人对蜚蠊目昆虫、膜翅目昆虫及双翅目昆虫克隆的研究,发现昆虫 VgR 的 cDNA 主要的克隆方式是采用对保守元件进行设计引物,然后采用 RACE (Rapid-Amplification of cDNA Ends) 技术扩增全长,还有采用探针对 cDNA 文库进行筛查的方法获得 VgR。

蜚蠊目昆虫美洲大蠊和马德拉蜚蠊,用 Trizol 试剂提取总 RNA,用 mRNA 纯化试剂盒 (Amersham-Pharmacia) 纯化 mRNA。获得高质量的 mRNA 后,用 AMV 反转录酶及 Oligo(dT) 引导下合成 cDNA 第 1 链,cDNA 第 2 链的合成,用 RNA 酶 H 和大肠杆菌 DNA 聚合酶 I,同时使用 T4 噬菌体多核苷酸酶和大肠杆菌 DNA 连接酶进行修复反应。美洲大蠊及马德拉蜚蠊均利用埃及伊蚊 AaVgR 及果蝇 DmYPR 的表皮生长因子前体同源域的保守区设计简并引物和连接引物,利用构建的双链 cDNA 文库,通过 5' RACE-PCR 技术进行 PCR 扩增出 1 358bp 和 1 696 bp cDNA 片段,剩余的部分设计基因特异性引物再进行 3' RACE-PCR。PCR 扩增产物分别克隆至 TOPOTA 和 TOPOXL 克隆载体中,个别克隆还需要合适的限制酶消化,亚克隆至 pBluecrip II SK⁻ 载体^[15, 16]。德国小蠊是从 3 日龄的雌虫卵巢中提取 polyA⁺ RNA,利用埃及伊蚊 AaVgR 及果蝇 DmYPR 的配体结合域设计简并引物,扩增出来 980bp 片段亚克隆至 pBluecrip II SK⁻ 载体中,测序。利用 λZapII 表达文库作为模板,设计 λZap 特异性引物进行 PCR,PCR 产物进行琼脂糖凝胶电泳分析,克隆至 pSTBlueTM-1 载体中再进行测序^[23]。

膜翅目昆虫红火蚁用酸性酚-硫氰酸胍-提取法从受精后 10 d 的蚁王卵巢中提取出总 RNA,用 RT 试剂盒中的 oligo-dT16 引物反转录成 cDNA,通过埃及伊蚊 AaVgR 及果蝇 DmYPR 的一致性序列设计的简并寡核苷酸序列进行 PCR 扩增,获得 2.3 kb 的 PCR 产物克隆到 pGEM® -T Easy 载体,测序,并分别设计特异性引物用 5' RACE-PCR 和 3' RACE-PCR 法进行 PCR 扩增。扩增产物纯化,克隆并测序。

Guidugli-Lazzain 也是利用类似的方法从西方蜜蜂克隆得到蜜蜂的 VgR^[29]。

双翅目的埃及伊蚊 VgR 的基因组克隆是以 2.7 kb 及 3.2 kb 的 AaVgR 的 cDNA 片段作为分子探针,进行筛选 cDNA 文库,从而获得 VgR 基因的 cDNA 序列^[8]。综上所述,昆虫卵黄原蛋白受体基因的克隆主要是采用保守区设计引物扩增和利用探针筛选文库的方法。

3 昆虫卵黄原蛋白受体基因的表达研究

目前,利用 Northern 杂交、Western 杂交、实时荧光定量 PCR 等技术和方法对昆虫卵黄原蛋白受体基因的表达特性进行研究已取得了重要进展。在昆虫 VgR 表达时相及组织特异性表达也取得一定的进展,以下综述了前人对昆虫 VgR 表达特性研究所取得的进展。

3.1 昆虫卵黄原蛋白受体基因在不同发育阶段的表达特性

用 Northern 杂交方法对不同种类昆虫的 VgR 基因在不同发育阶段的表达进行研究,结果表明,昆虫 VgR 转录产物主要在成虫初期表达量比较高。美洲大蠊 PaVgR 的转录产物在最后一次蜕皮的若虫阶段表达量显著;原位杂交技术研究发现 PaVgR 转录产物在出房第 1 天的雌虫卵母细胞中表达丰富^[16]。马德拉蜚蠊 LmVgR 的转录产物主要在成虫阶段表达,在成虫 1 d 表达量很高,随后开始下降,在成虫 4 d 后下降幅度比较缓慢^[15]。而德国小蠊的 VgR 转录产物在整个成虫阶段都有表达,直至产卵前,表达量达到最高峰^[23]。双翅目昆虫埃及伊蚊的 VgR 研究发现在成虫羽化后 1 d,其转录产物表达量迅速增加,并在 24 h 喂食后达到峰值^[8]。红火蚁 SiVgR 的研究表明该基因主要在蛹到成虫羽化阶段表达^[20]。

用免疫杂交,SDS-PAGE 及结合 Northern 杂交分析研究昆虫 VgR 蛋白表达时发现不同种的昆虫蛋白表达阶段迥异。美洲大蠊 PaVgR 在成虫第 1 天就开始表达,并且表达量增加;成虫后第 5~7 天表达量显著。同是蜚蠊目的马

德拉蜚蠊 LmVgR 却不同,在成虫初期 1~2 d 表达量很低,2~3 d 后迅速增加,3~6 d 后又缓慢降低,直到 6~9 d 迅速增加达至峰值。埃及伊蚊的 VgR 在成虫羽化后开始表达^[8, 15, 16, 20, 23, 30]。综上所述,可以看出不同科的昆虫其 VgR 表达时期存在很大差异,而同一属内的昆虫差异较小。

3.2 昆虫卵黄原蛋白受体及蛋白的组织特异性表达

昆虫的 VgR 基因不仅在昆虫的生长发育时期具有特定阶段的表达,而且其表达还具有组织特异性。在观察美洲大蠊 PaVgR 的组织特异性表达及其发育时相时,发现 PaVgR 的转录产物特异性存在于卵巢组织中,并在整个卵巢发育阶段均会产生。PaVgR 基因在早期卵黄发生阶段表达量急剧增加,并且在整个卵黄发生阶段表达量都保持较高水平,而 LmVgR 转录水平在卵黄发生阶段下降^[16]。埃及伊蚊 AaVgR 转录水平在卵黄发生阶段都持续上升^[16]。用免疫荧光技术研究红火蚁 SiVgR 检测到在卵母细胞和滋养细胞上都有 VgR 信号^[15],而且在未交配过的蚁后比交配过的蚁后得卵巢内表达量高^[31]。Schonbaum 等^[7]利用原位杂交法对黑腹果蝇的 VgR 进行分析,结果表明,在卵母细胞发育早期就开始产生,早于卵黄原蛋白的摄取,说明卵黄原蛋白受体的表达并不限制卵黄原蛋白的摄取。与昆虫相比,脊椎动物家禽类鸡及彩虹鲷鱼 *Oncorhynchus mykiss* 的 VgR 转录产物在卵黄发生阶段前期表达量充足,而在卵黄发生活跃期表达量开始下降,在卵黄发生完全后则不表达^[11, 32, 33]。Guidugli-Lazzarini 研究西方蜜蜂的 VgR 基因表达时,发现其不仅在卵巢组织表达,在脂肪体,头部,咽下腺及中肠都表达,只是表达量非常微弱。在工蜂的卵巢及产后 0~6 h 的胚中检测到很强的表达水平。由于社会性昆虫的卵黄原蛋白配体多样性,致使卵黄原不仅仅作用于繁育后代,在蜂王的调控,工蜂免疫抑制及抗氧化行为等生理过程中均有作用,同时,也影响保幼激素对工蜂行为的控制^[29]。综上所述,可以看

出昆虫 VgR 基因在不同的昆虫中其组织特异性表达是不一样的,但均在卵巢上有特异性表达。

4 展望

近年来,昆虫卵黄原蛋白及其受体的研究已成为当今昆虫生殖生理学领域研究的热门。由于分子生物学技术的巨大进步,对昆虫卵黄原蛋白受体结构和特性研究越来越明确。目前常采用分子克隆技术,通过昆虫的 VgR 的保守结构域设计通用引物及特异性引物的方式来获得基因序列,并对它的分子特性,生化特性等方面进行研究。通过对昆虫 VgR 的结构研究表明,虽然昆虫的 VgR 属于低密度脂蛋白家族,但与其它低密度脂蛋白家族相比存在一些特殊结构,例如胞质尾域的独特内化信号序列 LI,有可能对昆虫 VgR 介导的胞吞作用产生一定的影响;研究昆虫 VgR 在不同昆虫发育期及组织内特异性的表达,可以了解到不同昆虫的卵巢发育时段及限制因素,从而能更好的把握及利用这个有利时段,为益虫的人工繁育利用和害虫的人工防治提供理论基础;许多昆虫的 VgR 全长已经测出,并且知道 VgR 保守区序列,通过对不同种属昆虫保守区序列的比较,可以从某一方面进一步确定昆虫之间的亲缘关系。

作为昆虫生殖生理的研究核心,有关 Vg 与 VgR 之间的协同关系研究已不少,但还有很多的研究有待进一步深入,如,是什么信号促使 Vg 与 VgR 开始运输的?除 VgR 对 Vg 的内吞起主要作用外,其它的载脂蛋白起的作用有多大?在人工益虫的饲养过程中,通过外激素等化学物质是否可以起到调控 Vg 与 VgR 作用,对益虫繁育能否起到实质性的作用;害虫防治是否能利用 Vg 与 VgR 相互作用,应用人为干扰的方法使害虫的繁殖受到抑制,从而控制害虫的发生。相信随着分子生物学技术、昆虫生殖生理学等学科的发展,上述问题定会得到解决。

参 考 文 献

- 1 Tufail M. , Takeda M. Insect vitellogenin/lipophorin receptors: molecular structures, role in oogenesis, and regulatory mechanisms. *J. Insect Physiol.* , 2009, **55**(2):87 ~ 103.
- 2 Roehrkasten A. , Ferenz H. J. Role of the lysine and arginine residues of vitellogenin in high affinity binding to vitellogenin receptors in locust oocyte membranes. *Biochim. Biophys. Acta.* , 1992, **1 133** (2):160 ~ 166.
- 3 Raikhel A. S. , Dhadialla T. S. Accumulation of yolk proteins in insect oocytes. *Annu. Rev. Entomol.* , 1992, **37**:217 ~ 251.
- 4 Anderson R. G. W. , Kaplan J. Receptor-mediated endocytosis. *Modern Cell Biol.* , 1983, 1 ~ 52.
- 5 Sappington T. W. , Raikhel A. S. Molecular characteristics of insect vitellogenins and vitellogenin receptors. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 1998, **28** (5/6):277 ~ 300.
- 6 Ferenz H. J. Yolk protein accumulation in *Locusta migratoria* (Orthoptera:Acrididae) oocytes. *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* , 1993, **22**:295 ~ 314.
- 7 Schonbaum C. P. , Perrino J. J. , Mahowald A. P. Regulation of the vitellogenin receptor during *Drosophila melanogaster* oogenesis. *Mol. Biol. Cell.* , 2000, **11** (2):511 ~ 521.
- 8 Cho K. H. , Raikhel A. S. Organization and developmental expression of the mosquito vitellogenin receptor gene. *Insect Mol. Biol.* , 2001, **10** (5):465 ~ 474.
- 9 Sappington T. W. Molecular characterization of the mosquito vitellogenin receptor reveals unexpected high homology to the *Drosophila* yolk protein receptor. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* , 1996, **93** (17):8 934 ~ 8 999.
- 10 Okabayashi K. cDNA cloning and expression of the *Xenopus laevis* vitellogenin receptor. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* , 1996, **224** (2):406 ~ 413.
- 11 Stifani S. , Nimpf J. , Schneider W. J. Vitellogenesis in *Xenopus laevis* and chicken: cognate ligands and oocyte receptors. The binding site for vitellogenin is located on lipovitellin I. *J. Biol. Chem.* , 1990, **265** (2):882 ~ 888.
- 12 van-Antwerpen P. Thiol-containing molecules interact with the myeloperoxidase/H2O2/ chloride system to inhibit LDL oxidation. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* , 2005, **337** (1):82 ~ 88.
- 13 Stifani S. A single chicken oocyte plasma membrane protein mediates uptake of very low density lipoprotein and vitellogenin. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* , 1990, **87** (5):1 955 ~ 1 999.
- 14 Mac-Lachlan I. , Nimpf J. , Schneider W. J. Avian riboflavin binding protein binds to lipoprotein receptors in association with vitellogenin. *J. Biol. Chem.* , 1994, **269** (39):24 127 ~ 24 132.
- 15 Tufail M. , Takeda M. Molecular cloning and developmental expression pattern of the vitellogenin receptor from the cockroach, *Leucophaea maderae*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 2007, **37** (3):235 ~ 245.
- 16 Tufail M. , Takeda M. Molecular cloning, characterization and regulation of the cockroach vitellogenin receptor during oogenesis. *Insect Mol. Biol.* , 2005, **14** (4):389 ~ 401.
- 17 Sappington T. W. , Hays A. R. , Raikhel A. S. Mosquito vitellogenin receptor: purification, developmental and biochemical characterization. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 1995, **25** (7):807 ~ 817.
- 18 Sappington T. W. , Raikhel A. S. Ligand-binding domains in vitellogenin receptors and other LDL-receptor family members share a common ancestral ordering of cysteine-rich repeats. *J. Mol. Evol.* , 1998, **46** (4):476 ~ 487.
- 19 Fass D. Molecular basis of familial hypercholesterolaemia from structure of LDL receptor module. *Nature* , 1997, **388** (6 643):691 ~ 693.
- 20 Chen M. E. cDNA cloning and transcriptional regulation of the vitellogenin receptor from the imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Mol. Biol.* , 2004, **13**(2):195 ~ 204.
- 21 Springer T. A. An extracellular beta-propeller module predicted in lipoprotein and scavenger receptors, tyrosine kinases, epidermal growth factor precursor, and extracellular matrix components. *J. Mol. Biol.* , 1998, **283** (4):837 ~ 862.
- 22 Willnow T. E. The low-density lipoprotein receptor gene family: multiple roles in lipid metabolism. *J. Mol. Med.* , 1999, **77** (3):306 ~ 315.
- 23 Ciudad L. , Piulachs M. D. , Belles X. Systemic RNAi of the cockroach vitellogenin receptor results in a phenotype similar to that of the *Drosophila* yolkless mutant. *FEBS J.* , 2006, **273** (2):325 ~ 335.
- 24 Maxfield F. R. , McGraw T. E. Endocytic recycling. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* , 2004, **5** (2):121 ~ 132.
- 25 Willnow T. E. , Nykjaer A. , Herz J. Lipoprotein receptors: new roles for ancient proteins. *Nat. Cell Biol.* , 1999, **1** (6):157 ~ 162.
- 26 Herz J. , Bock H. H. Lipoprotein receptors in the nervous system. *Ann. Res. Biochem.* , 2002, **71**:405 ~ 434.
- 27 Davis C. G. Acid-dependent ligand dissociation and recycling of LDL receptor mediated by growth factor homology region. *Nature* , 1987, **326** (6 115):760 ~ 765.
- 28 Schonbaum C. P. , Lee S. , Mahowald A. P. The *Drosophila*

yolkless gene encodes a vitellogenin receptor belonging to the low density lipoprotein receptor superfamily. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.* , 1995, **92** (5):1 485 ~1 489.

29 Guidugli-Lazzarini K. R. Expression analysis of putative vitellogenin and lipophorin receptors in honey bee (*Apis mellifera* L.) queens and workers. *J. Insect Physiol.* , 2008, **54** (7):1 138 ~1 147.

30 Mitchell R. D. Molecular characterization, tissue-specific expression and RNAi knockdown of the first vitellogenin receptor from a tick. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 2007, **37** (4):375 ~388.

31 Schneider W. J. Vitellogenin receptors: oocyte-specific members of the low-density lipoprotein receptor supergene family. *Int. Rev. Cyto.* , 1996, **166**:103 ~137.

32 Davail B. Evolution of oogenesis: the receptor for vitellogenin from the rainbow trout. *J. Lipid. Res.* , 1998, **39** (10): 1 929 ~1 937.

33 Bujo H. Chicken oocytes and somatic cells express different splice variants of a multifunctional receptor. *J. Biol. Chem.* , 1995, **270** (40):2 346 ~2 351.

* * * * *

《昆虫知识》2010 年第 47 卷第 5 期要目预告

综述和进展

外源抗虫基因与植物自身抗虫防御体系的互作
..... 施敏娟 等

雄尾蚋科分类学与生物学研究进展 盛雅琴 等

昆虫质型多角体病毒的研究进展 贺 倩 等

蜜蜂级型分化相关生理因子研究进展 李文峰 等

研究论文

外来入侵种红脂大小蠹 CO I 基因分化的研究
..... 姚 剑 等

光周期对国槐尺蠖生长发育状况的影响 ... 柳丽婷 等

蚁丘被破坏程度对红火蚂蚁群迁移的影响
..... 王 磊 等

杀蚋剂对蚋类不同蚋态 4 种毒力室内测定标准的建议
..... 张金勇 等

桃小食心虫的发育起点温度和有效积温 ... 李定旭 等

宁夏水洞沟湿地昆虫群落多样性分析与评价
..... 王建芳 等

广西杧果病虫害调查初报 陈永森 等

螺螄酯对山楂叶螨的生物活性和防治效果
..... 孙瑞红 等

不同人工代花粉对蜂群群势和生产性能的影响
..... 肖培新 等

蒙古高原天牛亚科昆虫种类组成及区系分析(鞘翅目: 天牛科) 袁淑珍 等

宁夏水洞沟湿地昆虫群落多样性分析与评价
..... 王建芳 等

不同人工代花粉对蜂群群势和生产性能的影响
..... 肖培新 等

茶银尺蠖雄蛾触角的扫描电镜观察 胡文静 等

黑水虻幼虫肠道和体表产酶细菌的分离和鉴定
..... 喻国辉 等

CO₂ 倍增和转 Bt 水稻对二化螟幼虫的生理影响
..... 常晓娜 等

水稻穗期大螟危害习性初步观察 冯成玉 等