

昆虫精氨酸激酶的研究进展*

张元臣 安世恒 原国辉**

(河南农业大学植物保护学院 郑州 450002)

摘要 精氨酸激酶(arginine kinase, AK)是广泛分布于无脊椎动物组织内的磷酸原激酶,在能量代谢方面起着关键性作用,与昆虫和其他无脊椎动物的一系列重要生命活动密切相关。本文从组织化学和结构特点、cDNA 序列特征和表达、生理学和生物学功能 3 个方面概述了昆虫精氨酸激酶的研究进展,探讨了未来的主要研究领域。

关键词 精氨酸激酶, 昆虫, 磷酸原激酶, 能量代谢

Advances in research on arginine kinase in insects

ZHANG Yuan-Chen AN Shi-Heng YUAN Guo-Hui**

(College of Plant Protection, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China)

Abstract Arginine kinase (AK) is a phosphagen kinase that is widely distributed in the tissues of invertebrates. AK plays a critical role in energy metabolism and is directly associated with the major life activities of insects and other invertebrates. This paper summarizes advances in research on insect AKs, including tissue chemistry and structural characteristics, sequence features and expression of cDNA, physiological and biological functions, and discusses key areas for future research.

Key words arginine kinase, insect, phosphagen kinase, energy metabolism

精氨酸激酶(arginine kinase, AK; ATP: arginine *N*-phosphotransferase EC 2.7.3.3)属磷酸原激酶家族中的重要一员,广泛存在于无脊椎动物体内(Ellington, 2001)。它起着类似于脊椎动物肌酸激酶(creatine kinase, CK; ATP: creatine *N*-phosphotransferase EC 2.7.3.2)的作用(Uda *et al.*, 2006),通过催化精氨酸与 ATP 之间的可逆性反应,将能量存储于磷酸精氨酸的高能磷酸键中,或将磷酸精氨酸分解产生 ATP,是一个与 ATP 再生、肌肉收缩和细胞内能量运转等直接相关的重要激酶(Wyss *et al.*, 1995; Ellington, 2001; Zuniga *et al.*, 2004),已在直翅目、蜚蠊目、鞘翅目、鳞翅目、双翅目、膜翅目等多种昆虫中得到证实(Werr *et al.*, 2009)。已有的研究表明,AK 仅存在于无脊椎动物体内,且磷酸精氨酸是昆虫肌肉中唯一有效形成 ATP 的磷酸基供体,这就意味着昆虫的能量代谢途径与脊椎动物完全不同(Brown *et al.*, 2004; Sookrung *et al.*, 2006; Tanaka *et al.*,

2007)。若将 AK 作为害虫控制的一个分子靶标,不仅可以开辟害虫分子调控的新领域,而且对高等动物也比较安全(Zhao *et al.*, 2008)。本文概述了国内外昆虫 AK 的研究概况,探讨了未来 AK 研究的主要领域,旨在为推进昆虫 AK 的相关研究提供参考。

1 精氨酸激酶的组织化学和结构特点

对昆虫 AK 的早期组织化学研究主要集中在酶的纯化、组织定位和酶活性分析等方面。Carlson 等(1971)从蜜蜂 *Apis mellifera* 单一提取物中获得首个昆虫 AK 蛋白结晶后,带动了多种昆虫 AK 的组织化学研究。Rockstein 和 Kumar(1972)从羽化 5 d 后的雄性家蝇 *Musca domestica* 体内纯化得到了有活性的 AK,发现在 4℃ 条件下保存 3 个月后酶活性丧失 68%。Wallimann 和 Eppenberger(1973)提取黑腹果蝇 *Drosophila*

* 资助项目:河南省杰出青年科学基金(074100510013);河南农业大学科技创新基金(2007-CX-014)。

**通讯作者, E-mail: hnndygh@126.com

收稿日期: 2011-06-13, 接受日期: 2011-07-05

melanogaster 3 龄幼虫不同部位的 AK, 发现在骨骼肌和肠内含量较高。Rosenthal 等(1977)从烟草天蛾 *Manduca sexta* 幼虫肌肉组织中纯化得到了有活性的 AK, 分析了其氨基酸组成, 并发现该激酶在体外能够磷酸化 *L*-精氨酸和 *L*-刀豆氨酸。此外, 在沙漠蝗 *Schistocerca gregaria* 的后肠和烟草天蛾的中肠中, 也发现存在有高活性的 AK (Chamberlin and Phillips, 1983; Chamberlin, 1987)。近年来研究发现, 意大利蜜蜂 *Apis mellifera ligustica* 雄虫的精液和雌虫的卵巢中也存在大量的 AK (Al-Lawati *et al.*, 2009); 蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum* 卵巢中的 AK 含量也较高 (Zhu *et al.*, 2010)。

昆虫 AK 的结构特点与大多数无脊椎动物的磷酸原激酶相似。大多是由 360 个左右氨基酸残基组成的单亚基酶, 分子量在 40 ku 左右, 此酶的热稳定性较差, 最适 pH 值介于 8.2 ~ 8.5 之间 (Brown *et al.*, 2004)。用化学修饰结合光谱学方法研究酶活性中心及其催化机制发现, AK 中的赖氨酸、酪氨酸、半胱氨酸和组氨酸是胍基底物及与核苷结合所必须的氨基酸残基 (Guo *et al.*, 2004)。其中赖氨酸残基是核苷与酶结合所必需的, 而酪氨酸是核苷和胍基底物与酶结合都必需的 (Brown *et al.*, 2004)。半胱氨酸可能仅对酶的活力有辅助作用或对结合具有协同作用, Gattis 等 (2004) 通过点突变和晶体结构研究发现, 半胱氨酸并不参与底物诱导构象变化的过程, 而是通过静电作用加快了催化速率。最近利用点突变技术研究东亚飞蝗 *Locusta migratoria manilensis* 的 AK, 发现该蛋白第 75 位的 Y 和第 272 位的 P 在结合底物过程中起着重要作用 (Wu *et al.*, 2008a), 第 272 位 P 附近的一些氨基酸残基在 AK 活性保持和稳定构象方面也起着重要作用 (Wu *et al.*, 2008b)。

2 精氨酸激酶的 cDNA 序列特征和表达

近年来随着分子生物学技术的发展, AK 基因的克隆逐渐受到关注。1998 年从南美沙漠蝗 *Schistocerca americana* 克隆得到首个昆虫 AK 的 cDNA 全序列以来 (Wang *et al.*, 1998), 目前已经有 9 个目 40 余种昆虫 AK 的 cDNA 全序列或部分序列被鉴定出来, 其中对美洲大蠊 *Periplaneta americana* (Brown *et al.*, 2004; Sookrung *et al.*, 2006; 陈家杰等, 2008)、东亚飞蝗 (Li *et al.*, 2006;

Wu *et al.*, 2007) 和家蚕 *Bombyx mori* (王华兵和徐豫松, 2006; Liu *et al.*, 2009) 的研究比较深入, 其次是意大利蜜蜂 (Kucharski and Maleszka, 1998)、印度谷螟 *Plodia interpunctella* (Binder *et al.*, 2001)、大红芫菁 *Cissites cephalotes* (Tanaka *et al.*, 2007)、黄曲条跳甲 *Phyllotreta striolata* (Zhao *et al.*, 2008)、猫蚤 *Ctenocephalides felis* (Werr *et al.*, 2009) 和入侵红火蚁 *Solenopsis invicta* (Wang *et al.*, 2009) 等昆虫。用 ExPASy 网站上的 Prosite 软件分析烟夜蛾 *HassAK* 基因的功能序列, 发现 *HassAK* 的氨基酸序列中第 270 ~ 276 位的氨基酸 (CPTNLGT)、第 61 位的天冬氨酸 (Asp) 和第 192 位的精氨酸 (Arg) 高度保守, 而且 CPTNLGT 是精氨酸激酶的活性中心部位序列, 其中第 270 位的半胱氨酸 (C) 是精氨酸激酶所必需的酶活性位点, 第 61 位的天冬氨酸与第 192 位的精氨酸可以形成离子偶结构 (张元臣等, 2011)。

AK 基因是一个可以在昆虫多种组织中表达的基因, 但在不同组织内的表达量差异较大。意大利蜜蜂的 *ArgK* 基因在触角、脑、复眼、胸部和卵巢内均可表达, 但在复眼中的表达量最高 (Kucharski and Maleszka, 1998)。在南美沙漠蝗的胚胎发育过程中, 除了外胚层细胞和中胚层细胞表达 AK 外, 成神经细胞也大量表达 AK, 表明 AK 基因的表达也与神经生长锥细胞的迁移有关 (Wang *et al.*, 1998)。家蚕的 *BmAK* 基因在测定的幼虫不同组织中均有表达, 但表达量存在明显差异, 以腹足中表达量最高, 其次是脂肪体、中肠和表皮, 丝腺中表达量最低 (王华兵和徐豫松, 2006)。入侵红火蚁的 AK 基因在有翅雄蚁、有翅雌蚁和工蚁的头部、胸部和腹部均有表达, 但以 3 种虫态的头部和工蚁的胸部表达量最高, 这些部位能量代谢均比较旺盛 (Wang *et al.*, 2009)。烟夜蛾 *Helicoverpa assulta* 的 *HassAK* 基因在幼虫头部、中肠、脂肪体、表皮和腹足内均有表达, 以腹足和中肠的相对表达量最高 (张元臣等, 2011)。

昆虫的不同发育阶段 AK 基因的表达量也存在明显差异。测定家蚕 *BmAK* 基因在卵和各龄幼虫体内的表达情况, 发现在 1 龄、4 龄和 5 龄幼虫期表达量最高 (Kang *et al.*, 2011)。测定家蚕 *BmAK* 基因在 5 龄幼虫不同发育阶段和化蛹期脂肪体内的表达变化情况, 发现 5 龄第 2 天时较少, 此后随幼虫发育表达量增加, 到 5 龄第 7 天 (熟蚕

期)时达到高峰,吐丝结束后(5龄第9天)开始下降,进入蛹期后恢复到5龄第2天幼虫的水平(王华兵和徐豫松,2006)。测定烟夜蛾 *HassAK* 基因在5龄幼虫脂肪体内的表达量变化,幼虫发育前期表达量较低,发育4d后表达量开始增加,预蛹期达到高峰,进入蛹期后开始下降(张元臣等,2011)。测定入侵红火蚁 *AK* 基因在不同虫态体内的表达情况,发现在3~4龄幼虫和蛹体内表达量较低,在有翅雄蚁和有翅雌蚁体内表达量较高,在工蚁体内表达量则最高,可达有翅蛹的12.2倍(Wang *et al.*, 2009)。

3 精氨酸激酶的生理学和生物学功能

AK 是参与能量代谢的关键性酶。昆虫的生理代谢是一个复杂的过程,中间需要多种酶类的参与,其中与能量代谢有关的 *AK* 起着重要作用,在代谢旺盛和能量需求较大的组织器官中,*AK* 的含量往往较高(Wu *et al.*, 2007)。在昆虫的肌肉中,磷酸精氨酸是唯一有效形成 *ATP* 的磷酸基供体,能在一定时间内给剧烈运动的肌肉提供能量,同时又维持 *ATP* 的恒定水平(Ellington, 2001; Zuniga *et al.*, 2004)。在飞蝗 *Locusta migratoria* 肌肉中,*AK* 和磷酸精氨酸起暂时能量缓冲库的作用,当蝗虫静止不动时,腿肌中磷酸精氨酸的浓度是 *ATP* 浓度的4倍;而当蝗虫跳跃时,*AK* 催化磷酸精氨酸形成所需要的 *ATP*,推测其与飞蝗的运动有关(Schneider *et al.*, 1989)。膜翅目昆虫成虫的胸部(Kucharski and Maleszka, 1998; Wang *et al.*, 2009)和鳞翅目昆虫幼虫的腹足内(王华兵和徐豫松,2006;张元臣等,2011) *AK* 的含量通常较高,因为这些部位是运动器官所在的部位。昆虫头部的 *AK* 含量一般也较高,因为这些部位着生有能量代谢旺盛的触角、复眼和大脑(Wu *et al.*, 2007)。在沙漠蝗的后肠(Chamberlin and Phillips, 1983)及烟草天蛾、家蚕和烟夜蛾的中肠(Chamberlin, 1987;王华兵和徐豫松,2006;张元臣等,2011),也存在高活性的 *AK*,这些部位是消化代谢的主要部位。此外,也有人推测 *AK* 可能还参与生殖过程(Al-Lawati *et al.*, 2009)和上皮细胞内的离子运输(Chamberlin, 1987)。

AK 可能参与昆虫的生长发育调控。昆虫不同生长发育阶段 *AK* 的含量和活性变化较大,黑腹

果蝇 *AK* 的含量和活性最大的预蛹期也是蜕皮激素分泌量最大的时期,推测果蝇 *ArgK* 基因的表达可能受蜕皮激素诱导的早期转录因子的调控(Jame and Collier, 1992),而果蝇 *E74A* 和 *BRCZ* 转录因子是受蜕皮激素诱导调控的早期转录因子(Karim *et al.*, 1993; Fletcher and Thummel, 1995),可以在较低的蜕皮激素浓度条件下调控基因的表达(Jiang *et al.*, 2000)。家蚕幼虫体内蜕皮激素在5龄中期后开始分泌,化蛹前后分泌量急剧减少(Sonobe and Yamada, 2004),而家蚕 *BmAk* 基因的表达量变化趋势与蜕皮激素分泌量一致,且在家蚕 *BmAk* 基因5'端调控区域也发现存在 *E74A* 和 *BRCZ* 转录因子结合位点,暗示 *BmAk* 基因的表达可能受蜕皮激素诱导的早期转录因子调控(王华兵和徐豫松,2006)。*D*-精氨酸和 *L*-刀豆氨酸等精氨酸类似物可以竞争性抑制 *AK* 的活性,进而影响昆虫的生长发育。如 *L*-刀豆氨酸是一种有毒的化感物质,该物质可以抑制烟草天蛾幼虫的发育,延缓或扰乱幼虫化蛹和成虫羽化(Rosenthal, 2001)。研究刀豆氨酸和 *D*-精氨酸对美洲大蠊 *AK* 的调节作用发现, *D*-精氨酸能够抑制 *AK* 的活性,可以用于蜚蠊的防治(Brown and Grossman, 2004)。昆虫卵巢的发育也与 *AK* 相关,用 *RNAi* 干扰技术将黄曲条跳甲 *Phyllotreta striolata* 的 *PsAK* 基因敲除,可以破坏其能量代谢途径,导致成虫产卵量减少,还会造成成虫大量死亡(Zhao *et al.*, 2008)。

AK 在昆虫免疫反应和适应环境方面可能也扮演重要角色。能量代谢在昆虫适应不良环境和免疫反应方面起到重要作用,与能量代谢有关的酶也直接或间接参与相关的免疫反应。研究发现, *AK* 是印度谷螟和美洲大蠊体内的致敏原,可以诱发人类的一些过敏性疾病(Binder *et al.*, 2001; Sookrung *et al.*, 2006; 陈家杰等, 2008)。*AK* 还可以引起家蚕的过敏性反应(Liu *et al.*, 2009),在核型多角体病毒抗性品系 *NB* 和 *BC₈* 家蚕幼虫的中肠内 *AK* 的表达量较高,而在敏感品系 *306* 幼虫的中肠内很少表达,说明 *AK* 参与了家蚕幼虫抵抗病毒侵染的过程(Kang *et al.*, 2011)。在蝶蛹金小蜂的毒液中也分离出了 *AK*,推测其能够麻痹蝶蛹金小蜂的寄主(Zhu *et al.*, 2010)。测定不同温度条件下烟夜蛾 *HassAK* 基因的表达情况,发现高温和低温均能诱导 *AK* 的表达,说明 *AK* 可以调控昆虫适应环境的能力(张元臣等, 2011)。滞育是

昆虫抵御不良环境的重要发育阶段,红尾肉蝇 *Sarcophaga crassipalpis* 蛹滞育初期体内的 AK 含量较高,但进入滞育 5 d 时含量急剧下降,滞育 25 d 后则检测不到(Pavlidis *et al.*, 2011);棉铃虫滞育蛹体内的 AK 含量也有类似的变化趋势,(Lu and Xu, 2010),说明 AK 参与了昆虫滞育的调控过程。

4 展望

磷酸精氨酸系统是广泛存在于无脊椎动物体内的磷酸原系统。由于 AK 是催化该系统的重要激酶,国内外已经对其分子构象、序列特征、特异表达、生理学与生物学功能等进行了广泛研究,但研究对象主要集中在贝类、虾、螃蟹、海参、海葵、蜃等海洋动物和锥体虫、线虫等寄生虫,而对昆虫 AK 的研究相对较少。昆虫是自然界种类最多、数量最大的无脊椎动物,许多种类还具有重要的经济价值。因此,可以借鉴其他无脊椎动物 AK 的研究成果,从基因的克隆、表达入手,纯化获得高活性的 AK,并利用酶动力学、空间结构模拟、定点突变和 X 衍射等现代酶学研究技术,全面推进昆虫 AK 的研究。

AK 是昆虫肌肉中唯一有效形成 ATP 的磷酸基供体。AK 不仅是昆虫生命活动过程中参与能量代谢的关键酶,直接与昆虫的生长、发育、繁殖和活动等密切相关,而且还可能参与昆虫的免疫反应和抵御不良环境。因此,全面解析昆虫 AK 的生理学和生物学功能,明确其调控生命过程的机理,将具有十分重要的理论意义和潜在的应用前景。现阶段可选择若干重大农林害虫为研究对象,在明确其 AK 表达调控模式和酶催化机制的基础上,广泛筛选各种环境友好的酶活性抑制物质,开辟害虫分子调控的新领域。

参考文献 (References)

Al-Lawati H, Kampb G, Bienefeld K, 2009. Characteristics of the spermathecal contents of old and young honeybee queens. *J. Insect Physiol.*, 55(2):117 – 122.

Binder M, Mahler V, Hayek B, Sperr WR, Schöller M, Prozell S, Wiedermann G, Valent P, Valenta R, Duchêne M, 2001. Molecular and immunological characterization of arginine kinase from the Indian meal moth, *Plodia interpunctella*, a novel cross-reactive invertebrate pan-allergen. *J. Immunol.*, 167(9):5470 – 7477.

Brown AE, France RM, Grossman SH, 2004. Purification and characterization of arginine kinase from the American cockroach (*Periplaneta americana*). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 56(2):51 – 60.

Brown AE, Grossman SH, 2004. The mechanism and modes of inhibition of arginine kinase from the cockroach (*Periplaneta americana*). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 57(4):166 – 177.

Carlson CW, Fink SC, Brosemer RW, 1971. Crystallization of glycerol 3-phosphate dehydrogenase, triosephosphate dehydrogenase, arginine kinase, and cytochrome c from a single extract of honeybees. *Arch. Biochem. Biophys.*, 144(1):107 – 114.

Chamberlin ME, 1987. Enzyme activities and mitochondrial substrate oxidation in tobacco hornworm midgut. *J. Comp. Physiol.*, 157(5):643 – 649.

Chamberlin ME, Phillips JE, 1983. Oxidative metabolism in the locust rectum. *J. Comp. Physiol.*, 151(2):191 – 198.

Ellington WR, 2001. Evolution and physiological roles of phosphagen systems. *Annu. Rev. Physiol.*, 63:289 – 325.

Fletcher JC, Thummel CS, 1995. The *Drosophila* E74 gene is required for the proper stage-and tissue-specific transcription of ecdysone-regulated genes at the onset of metamorphosis. *Development*, 121(5):1411 – 1421.

Gattis JL, Ruben E, Fenley MO, 2004. The active site cysteine of arginine kinase; structural and functional analysis of partially active mutants. *Biochemistry*, 43(27):8680 – 8689.

Guo Q, Chen B, Wang X, 2004. Evidence for proximal cysteine and lysine residues at or near the active site of arginine kinase of *Stichopus japonicus*. *Biochemistry (Mosc)*, 69(12):1336 – 1343.

James JM, Collier GE, 1992. Early gene interaction during prepupal expression of *Drosophila* arginine kinase. *Dev. Gene.*, 13(4):302 – 305.

Jiang C, Lamblin AF, Steller H, Thummel CS, 2000. A steroid-triggered transcriptional hierarchy controls salivary gland cell death during *Drosophila* metamorphosis. *Mol. Cell*, 5(3):445 – 455.

Kang L, Shi H, Liu X, Zhang C, Yao Q, Wang Y, Chang C, Shi J, Cao J, Kong J, Chen K, 2011. Arginine kinase is highly expressed in a resistant strain of silkworm (*Bombyx mori*, Lepidoptera): Implication of its role in resistance to *Bombyx mori* nucleopolyhedrovirus. *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.*, 158(3):230 – 234.

Karim FD, Guild GM, Thummel CS, 1993. The *Drosophila*

- Broad-Complex plays a key role in controlling ecdysone-regulated gene expression at the onset of metamorphosis. *Development*, 118(3):977–988.
- Kucharski R, Maleszka R, 1998. Arginine kinase is highly expressed in the compound eye of the honey bee, *Apis mellifera*. *Gene*, 211:343–349.
- Li M, Wang XY, Bai JG, 2006. Purification and characterization of arginine kinase from locust. *Protein Pept. Lett.*, 13(4):405–410.
- Liu Z, Xia L, Wu Y, Xia Q, Chen J, Roux KH, 2009. Identification and characterization of an arginine kinase as a major allergen from silkworm (*Bombyx mori*) larvae. *Int. Arch. Allergy Immunol.*, 150(1):8–14.
- Lu YX, Xu WH, 2010. Proteomic and phosphoproteomic analysis at diapause initiation in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *J. Proteome Res.*, 9(10):5053–5064.
- Pavlidis SC, Pavlidis SA, Tammariello SP, 2011. Proteomic and phosphoproteomic profiling during diapause entrance in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. *J. Insect. Physiol.*, 57(5):635–644.
- Rockstein M, Kumar SS, 1972. Arginine kinase from the housefly, *Musca domestica*: Purification and properties. *Insect Biochem.*, 2(7):344–352.
- Rosenthal GA, 2001. L-Canavanine a higher plant insecticidal allelochemical. *Amino Acids*, 21(3):319–330.
- Rosenthal GA, Dahlman DL, Robinson GW, 1977. L-Arginine kinase from tobacco hornworm, *Manduca sexta* (L.): Purification, properties, and interaction with L-canavanine. *J. Biol. Chem.*, 252(11):3679–3683.
- Schneider A, Wiesner RJ, Grieshaber MK, 1989. On the role of arginine kinase in insect flight muscle. *Insect Biochem.*, 19(5):471–480.
- Sonobe H, Yamada R, 2004. Ecdysteroids during early embryonic development in silkworm *Bombyx mori*: metabolism and functions. *Zoolog. Sci.*, 21(5):503–516.
- Sookrung N, Chaicumpa W, Tungtrongchitr A, Vichyanond P, Bunnag C, Ramasoota P, Tongtawe P, Sakolvaree Y, Tapchaisri P, 2006. *Periplaneta americana* arginine kinase as a major cockroach allergen among Thai patients with major cockroach allergies. *Environ. Health Persp.*, 114(6):875–880.
- Tanaka K, Ichinari S, Iwanami K, Yoshimatsu S, Suzuki T, 2007. Arginine kinase from the beetle *Cissites cephalotes* (Olivier). Molecular cloning, phylogenetic analysis and enzymatic properties. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 37(4):338–345.
- Uda K, Fujimoto N, Akiyama Y, Mizuta K, Tanaka K, Ellington WR, Suzuki T, 2006. Evolution of the arginine kinase gene family. *Comp. Biochem. Physiol.*, 1(2):209–218.
- Wallimann T, Eppenberger HM, 1973. Properties of arginine kinase from *Drosophila melanogaster*. *Eur. J. Biochem.*, 38(1):180–184.
- Wang HC, Zhang L, Zhang L, Lin Q, Liu NN, 2009. Arginine kinase: Differentiation of gene expression and protein activity in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Gene*, 430(1/2):38–43.
- Wang YE, Esbensen P, Bentley D, 1998. Arginine kinase expression and localization in growth cone migration. *J. Neurosci.*, 18(3):987–998.
- Werr M, Cramer J, Ilg T, 2009. Identification and characterization of two arginine kinases from the parasitic insect *Ctenocephalides felis*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 39(9):634–645.
- Wu QY, Li F, Wang XY, 2008a. Evidence that amino-acid residues are responsible for substrate synergism of locust arginine kinase. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 38(1):59–65.
- Wu QY, Li F, Wang XY, 2008b. Evidence that the amino acid residue P272 of arginine kinase is involved in its activity, structure and stability. *Int. J. Biol. Macromol.*, 43(4):367–372.
- Wu QY, Li F, Zhu WJ, Wang XY, 2007. Cloning, expression, purification, and characterization of arginine kinase from *Locusta migratoria manilensis*. *Comp. Biochem. Physiol. Part B*, 148(4):355–362.
- Wyss M, Maughan D, Wallimann T, 1995. Re-evaluation of the structure and physiological function of guanidino kinases in fruitfly (*Drosophila*), sea urchin (*Psammechinus miliaris*) and man. *Biochem. J.*, 309(Pt 1):255–261.
- Zhao YY, Yang G, Wang PG, You MS, 2008. *Phyllotreta striolata* (Coleoptera: Chrysomelidae): arginine kinase cloning and RNAi-based pest control. *Eur. J. Entomol.*, 105(5):815–822.
- Zhu JY, Fang Q, Wang L, Hu C, Ye GY, 2010. Proteomic analysis of the venom from the endoparasitoid wasp *Pteromalus puparum* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 75(1):28–44.
- Zuniga FI, Gina H, Ochoa, Shannon DK, Laura JR, 2004. S-crystallin and arginine kinase bind F-actin in light and dark adapted octopus retinas. *Curr. Eye Res.*, 28(5):343–350.

陈家杰, 夏立新, 刘志刚, 刘雯, 吉坤美, 2008. 美洲大蠊精氨酸激酶基因的克隆、表达及变应原活性测定. 中国寄生虫学与寄生虫病杂志, 26(5):356 – 360.

王华兵, 徐豫松, 2006. 家蚕精氨酸激酶基因的克隆、基因

结构与表达分析. 中国农业科学, 39(11):2354 – 2361.

张元臣, 安世恒, 李为争, 郭线茹, 罗梅浩, 原国辉, 2011. 烟夜蛾精氨酸激酶基因的克隆及 mRNA 表达分析. 昆虫学报, 54(7):754 – 761.