

综述和进展

昆虫卵黄蛋白及其激素调控的研究进展*

戈林泉** 吴进才***

(扬州大学 园艺与植物保护学院 扬州 225009)

Research progress in insect vitellin and its hormone regulation. GE Lin-Quan**, WU Jin-Cai*** (School of Horticulture and Plant Protection, Yangzhou University, Yangzhou 225009, China)

Abstract The study of structure and synthesis of vitellin, uptake process by ovary and the mechanism of hormone regulation is one of concentrated studies in insect physiology. In recent years, with the development of the molecular cloning technology, genetic engineering and bioinformatics, the study of vitellin gene will provide a new method to biological control of pests. In this article, we reviewed the researches on insect vitellin and its hormonal regulation, which is helpful to understand mechanism of pest resurgence and to control the pests using natural enemy.

Key words vitellogenesis, vitellin, vitellogenin, juvenile hormone, 20-hydroecdysone

摘 要 卵黄蛋白的结构及其合成、摄取过程与激素的调控机理是目前昆虫生理学的研究热点之一。近几年,随着分子克隆技术、基因工程手段和生物信息学的发展,对卵黄蛋白基因的研究将为寻找害虫生物防治提供新途径。本文对昆虫卵黄蛋白及其激素调控进行了综述。为防治害虫再猖獗的发生和促进大量繁殖益虫提供重要的理论依据。

关键词 卵黄发生, 卵黄蛋白, 卵黄原蛋白, 保幼激素, 20-羟基蜕皮酮

Telfer (1954) 首先用免疫化学的方法在惜古比天蚕蛾 *Hyalophora cecropia* 的血淋巴中发现了一种雌性特异性蛋白 (female specific protein), 并明确指出, 这种蛋白参与卵黄形成称之为卵黄原蛋白 (vitellogenin, Vg)^[1]。Vg 是由脂肪体合成并分泌到血淋巴中, 由发育的卵母细胞选择性地摄取而成为卵黄蛋白 (vitellin, Vn)^[2,3]。Pan 等 (1969) 命名此蛋白为卵黄蛋白以来, 对昆虫卵黄蛋白的研究主要集中在部分蜚蠊目、直翅目、双翅目、直翅目、鞘翅目、膜翅目昆虫及一些经济昆虫、卫生昆虫与蜘蛛等^[4-14]。蝇类不同于一般的昆虫, 它的 Vg 与哺乳动物的三酰基甘油酯酶的氨基酸序相似, 因此高等双翅目昆虫的卵黄蛋白属特殊类群, 称为卵黄蛋白 (yolk protein, YP)^[5,16]。本文对昆虫卵黄蛋白发生及其激素调控进行综述, 将更好的弄清昆虫激素在生理上和分子水

平上的作用机理, 也可以更清楚的揭示昆虫大量产卵的规律, 从而为防治害虫再猖獗的发生和为促进大量繁殖益虫提供重要的理论依据。

1 昆虫卵黄蛋白的结构

在大多数昆虫动物中, 卵黄原蛋白在天然状态下是一种寡聚糖磷脂蛋白, 分子量为 200 ~ 700 ku, 等电点为 6.1 ~ 6.3。昆虫 Vg 是由 6 ~ 7 个 kb 的 mRNA 编码的分子量约为 200 ku 的前体蛋白, 经修饰后成为由几个亚基组成的, 它的单体可由 1 ~ 4 个亚基构成, 包括一个分子量大于 180 ku 的大亚基和分子量小于 50 ku 的

* 资助项目: 国家自然科学基金 (30470285)。

** E-mail: lqge1027@163.com

*** 通讯作者, E-mail: jc.wu@public.yz.js.cn

收稿日期: 2009-3-25, 修回日期: 2009-09-09

小亚基^[7~19]。一些代表性昆虫及真水狼蛛 *Pirata piraticus* 的 Vg 或 Vn 分子量及亚基组成见表 1。

根据昆虫纲中 Vg 前体是否被转化酶水解或分解后亚基组成和分子量大小,可以将昆虫分为三类。第一类,Vg 的前体只含有一个大分子量的亚基,没有被内切酶所水解,主要包括一些膜翅目昆虫,如木工蚁 *Camponotus festinates*^[20]、日本瘤姬蜂 *Pimpla nipponica*^[21]、蝶蛹金小蜂 *Pteromalus puparum*^[22]、意大利小蜂 *Apis mellifera*^[23] 等。以及少量的鳞翅目昆虫,如:柞蚕 *Antraea pernyi*^[24] 和草地夜蛾 *Spodoptera frugiperda*^[25] 等。第二类,Vg 前体被酶切为一个大大分子量的亚基(>180 ku)和一个小分子量的亚基(<50 ku),包括绝大多数完全变态昆虫,如家蚕 *Bombyx mori*^[26]、蓖麻蚕 *Philosama cynthiaricin*^[27]、德国小蠊 *Blattella germanica*^[28] 等。第三类,Vg 前体被酶解为几个分子量约为 80~110 ku 的多肽,主要包括不完全变态昆虫,如棒蜂缘蝽 *Riptortus clavatus*^[29]、东亚飞蝗 *Locusta migratoria*^[30]、马

德拉蜚蠊 *Leucophaea maderae*^[31] 和美洲大蠊 *Periplaneta americana*^[32] 等。

20 世纪 90 年代,昆虫和其它动物的 Vg 的氨基酸序列研究有了很大的发展。棉铃虫象甲 *Anthonomus grandis*^[33]、埃及伊蚊 *Aedes aegypti*^[34]、家蚕 *Bombyx mori*^[26]、舞毒蛾 *Lymantria dispar*^[35] 和日本瘤姬蜂^[21] 等多种昆虫的 Vg 基本结构的氨基酸序列都有了详细的报道。它们的氨基酸序列存在明显的差异,但仍然有一定的同源性和较高的保守性^[5,34,36]。通常情况下昆虫 Vg 含有几个比较保守的结构域或氨基酸基序(motif),如多聚丝氨酸区(polyserine domains)、GL/ICG、RXXR、DGXR 和 C-端半胱氨酸等^[5,20]。昆虫 Vg 序列中的多聚丝氨酸区域多位于 N-末端,也有少数位于 C-端,其位置相对保守。多聚丝氨酸区域的个数在昆虫中也是不相同的。有些昆虫不含有,如舞毒蛾^[35];有些 1 个,如:红火蚁 *Solenopsis invicta* Vg2 和 Vg3^[37];有些 2 个,如:菜叶蜂 *Athalia rosae*^[38];也有一些 3 个,如:埃及伊蚊^[34](图 1)。

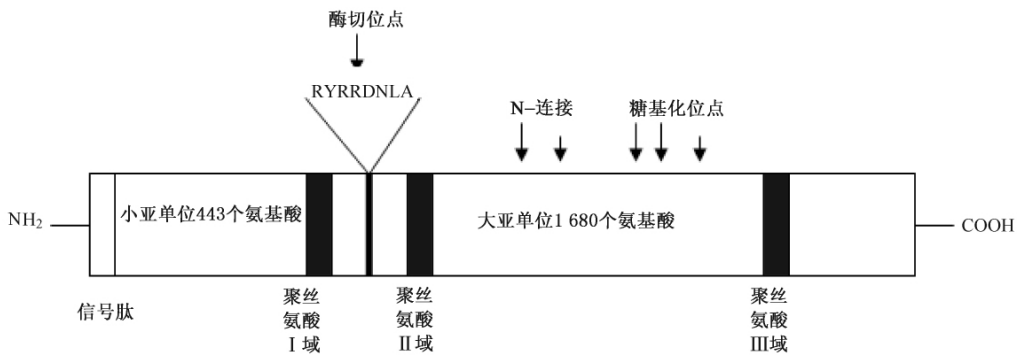


图 1 昆虫卵黄蛋白的结构示意图^[39]

2 昆虫卵黄蛋白的发生

昆虫的卵黄发生(Vitellogenesis)是昆虫生殖调控的一个核心问题。昆虫卵的成熟一般分为 3 个时期即:卵黄发生前期(previtellogenic stage)、卵黄发生期(vitellogenic stage)及卵黄发生后期(postvitellogenic stage)或卵壳形成期

(choriation stage)。昆虫卵黄发生是由内分泌调控的,现已证明,在大多数昆虫中卵黄发生是由保幼激素调控的^[1],如东亚飞蝗 *Locusta migratoria*^[30];但双翅目昆虫的卵黄发生较为复杂,主要由保幼激素和蜕皮素二者共同调控^[3,13,16,41],如家蝇 *Musca domestica*^[3,42]。目前昆虫卵黄发生的研究主要集中在 2 个方面:

表 1 一些代表性昆虫及真水狼珠的 V_g 或 V_n 的分子量及亚基组成 [7,18]

昆虫种类	分子量 ku			亚单位	
	卵黄蛋白质类型	天然卵黄蛋白	前体蛋白	大	小
蜚蠊目					
<i>Blattella germanica</i>	V _g	652	250	160 ~ 100	50
<i>Leucophaea maderae</i>	V _g	559	179 ~ 260	118	57
<i>Periplaneta americana</i>	V _n	440	—	104 ~ 135	62/59
直翅目					
<i>Locusta migratoria</i>	V _g	550	265 ~ 250	120	53
半翅目					
<i>Oncopeltus fasciatus</i>	V _n	470	—	160	60 ~ 65
<i>Rhodnius prolozrus</i>	V _n	480	—	160 + /160 -	59 ~ 50
鳞翅目					
<i>Hyalophora cecropia</i>	V _g	516	220	180	47
<i>Philo samia cynthia</i>	V _g	550	—	120	55
<i>Bombyx mori</i>	V _n	440	—	180	42
<i>Manduca sexta</i>	V _g	260	—	180	50
<i>Galleria mellonella</i>				159	74/44/37
<i>Protoparce sexta</i>	V _n	360	—	80	50
鞘翅目					
<i>Tenebrio molitor</i>	V _n	460	204	160 ~ 143	56 ~ 45
<i>Coccinella septempunctata</i>	V _n	—	33 ~ 130	46 ~ 43	
双翅目					
<i>Drosophila melanogaster</i>	V _n	190	45 ~ 46	—	44 ~ 46
<i>Calliphora erythrocephala</i>	V _n	210	—	—	46 ~ 51
<i>Lucilia cuprina</i>	V _n	190	—	—	49/47/45
<i>Aedes aegypti</i>	V _g	350	170 + /170 -	170	—
<i>Musca domestica</i>	V _n	283	—	—	58/50. 5/46
膜翅目					
<i>Apis mellifera</i>	V _g	210	190	190	—
蛛形纲					
<i>Pirata piraticus</i>	V _g	255	—	—	84/69/63/49. 8

(1) 卵黄原蛋白的合成及其激素调节;(2) 卵母细胞摄取活动及其调节机理。

2.1 昆虫 V_g 的合成及其激素调控

2.1.1 昆虫 V_g 的合成部位 Telfer [1] 发现在切除了卵巢的雌虫血淋巴中,卵黄原蛋白大量积累。这种现象表明卵黄原蛋白来源于卵巢以外的组织。Pan 等 [1] 利用惜古比天蚕蛾和美洲蜚蠊 *Periplaneta Americana* 两种很不相同的昆虫进行脂肪离体培养方法的实验,证明了卵黄原蛋白是在脂肪体中合成。近年来在东亚飞蝗、埃及伊蚊、黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 等许多昆虫进行了大量研究,无论是适体或离体试验都明确地证明 V_g 的合成场所是脂肪体中。Hoeppe 等 [3] 用南美洲的卵胎生马德拉蜚

蠊昆虫采用器官培养方法研究了生殖活动期雌虫脂肪体合成 V_g 的情况。Engelmann [2] 通过生化分析和电镜观察,又进一步研究了 V_g 在脂肪体中的合成部位,通过研究结果表明成熟雌虫的脂肪体与脊椎动物肝脏等合成分泌蛋白的组织一样,它们的微粒具有相同的功能特征和蛋白质合成方式。

除了脂肪体,是否还有别的卵巢外组织能够合成 V_g 呢?在黑腹果蝇、家蝇、惜古比天蚕蛾、七星瓢虫 *Coccinella septempunctata* 中都已证明肌肉、上皮、中肠、马氏管等组织均不能合成 V_n [8,13,44]。在其他昆虫中,用活体和离体方法也都没有发现其他卵巢外组织有合成 V_n 的能力。因此,目前一般认为,脂肪体是血淋巴中

V_g 的唯一合成场所。

2.1.2 昆虫 V_g 合成的激素调控 根据 V_g 的合成方式,可将激素调控机制分成三类^[69]: (1) 在东亚飞蝗、吸血蝽象 *Rhodnius prolixus* 和马德拉蜚蠊等半变态昆虫中, JH 是调控 V_g 为主要的激素。(2) 双翅目昆虫由 JH 和 20-羟基蜕皮酮(20-hydroecdysone, 20E) 共同控制 V_g 合成。在蚊子和果蝇中, 20E 对 V_g 的合成速率有重要的作用。(3) 鳞翅目昆虫在预成虫或蜕皮后, V_g 的发生受 JH 和 20HE 的启动。

2.1.2.1 不完全变态昆虫和鞘翅目昆虫 V_g 合成的激素调控 在不完全变态昆虫和鞘翅目昆虫中, JH 是控制雌性生殖的主要因子, 其主要通过调节脂肪体和卵巢滤泡细胞 V_g 基因的合成与摄取^[45,46]。这种调控方式目前已经在许多昆虫得到证明, 包括直翅目、网翅目、鞘翅目, 半翅目、蜚蠊目等, 其中以蜚蠊目中的德国小蠊和直翅目中的东亚飞蝗研究的最为清楚。

在直翅目中, JH 调节 V_g 的合成在一些蝗虫和蚱蜢中通过一些经典的试验包括咽侧体摘除和 JH 处理得到了证实^[45,47]。其中, 以东亚飞蝗研究的最为清楚(图 2), 其 V_g 的合成是周期性的^[48]。JH 只有在重复的点滴, 或使用高剂量并与 JH 酯酶的抑制剂一起使用才能诱导雌性飞蝗 V_g 的合成^[49]。已取食飞蝗个体的脑制备物和保幼激素类似物(JH analog, JHA) 同样可刺激体外培养的脂肪体合成 V_g^[50]。Renucci 等^[51] 研究美洲蟋蟀 *Achela domesticus* 利用放射性免疫测定法在生物体外来测定 JH 滴度, 使用 JH 刺激后, 结果发现交配与 JH 的合成有关, 还有血淋巴的滴度增加, 卵巢的发育和产卵能力都受到了刺激。Moon 等^[52] 研究甜菜粘虫 *Spodoptera exigua* 发现 V_g 合成虫期, 依靠于 JH 滴度, 而且在这最高峰是在成虫前期 5 h, 蜕皮素对 V_g 的合成没有影。

在鞘翅目中, 七星瓢虫的 V_g 合成是受 JH 调节的, JH 能有效的激活 V_g 基因, V_g 也受食物因子的刺激^[53~58]。在马德拉蜚蠊中, Engelmann 等通过放线菌 D(*actinomycin D*) 和 α -鹅膏菌素(α -amanitin) 对卵黄原蛋白合成的

抑制作用, 以及生殖活动期脂肪体 RNA 对卵黄原蛋白的合成有促进作用, 证明了 JH 激活特异 mRNA 的合成, 提出了 JH 在转录水平控制 V_g 合成的模式图(图 3): 即咽侧体(CA)分泌 JH, 控制遗传信息的转录, V_g 的信息在糙面内质网上进行翻译, 合成的 V_g 被分泌进血液中, 又被生长中的卵母细胞摄取, 摄取过程也受 JH 控制^[5]。

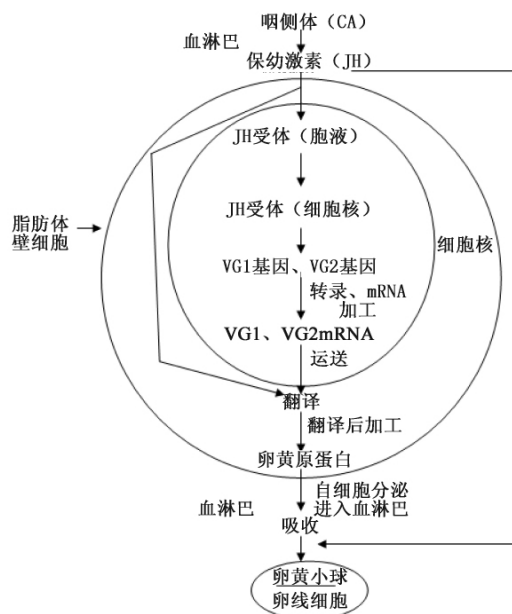


图2 蝗虫脂肪体中 V_g 合成的调控示意图^[5]

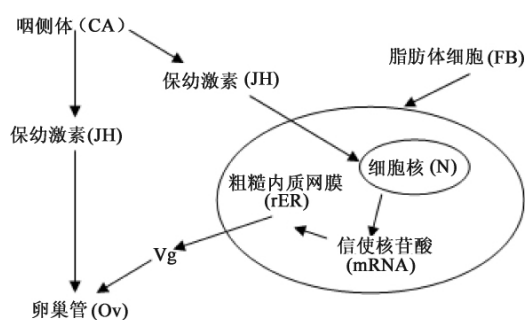


图3 马德拉蜚蠊激素调控卵黄发生示意图^[1]

2.1.2.2 双翅目昆虫 V_g 合成的激素调控 在双翅目昆虫, 就目前研究情况来看 V_g 的合成及其激素调控的机理十分复杂。由 JH、蜕皮激素(molting hormone, MH)、卵发育神经激素

(由脑神经分泌细胞分泌并储存在心侧体中) (egg developmental neurosecretory hormone, EDNH) 和抑卵激素 (oostatic hormone) 共同参与^[41]。关于双翅目昆虫 Vg 合成的激素调控, 已在 20 多种昆虫开展了大量研究, 其中以家蝇和埃及伊蚊的研究最为深入。

在家蝇体内, 血淋巴中 Vg 在羽化后 24 h 或卵巢发育即进入卵黄发生期开始出现, 并随着卵巢周期性发育而波动^[42,43,59]。EDNH、JH 和 20-hydroecdysone (20E) 对 Vg 合成的起动和维持都是必需的, EDNH 的作用是刺激卵巢合成和释放蜕皮素, 而 20E 首先影响脂肪体的形态变化及卵母细胞的前期发育^[60,61]。Hagedorn^[62]研究表明在一些双翅目昆虫蜕皮激素刺激 Vg 合成; 而 Engelmann^[6]研究表明在蟑螂、甲虫等

昆虫中蜕皮激素却抑制 Vg 合成。来自大脑的卵发育神经激素也可能直接涉及调控 Vg 合成。另外也发现胸部神经节产生的抑卵激素控制卵巢的周期性发育^[33]。

在埃及伊蚊中, 与其它昆虫的卵黄发生不同, 其卵黄发生和 Vg 合成在成虫血餐后才被激活^[63], 其 Vg 合成受 JH、MH 和 EDNH 的共同调控; 蜕皮素的合成受 EDNH 的调控, 将 EDNH 注射到蚊虫体内后, 发现体内的胆固醇转化成了蜕皮素和 20E^[64]。在埃及伊蚊卵黄发生期, MH 的合成受 EDNH 调控, EDNH 的作用是刺激卵巢合成和释放 MH^[65] (图 4)。其血餐后可产生一种血因子 (blood factor) 激活卵巢合成 EDNH 释放因子, 与卵黄发生的 Vg 基因同时也被诱导表达^[6]。

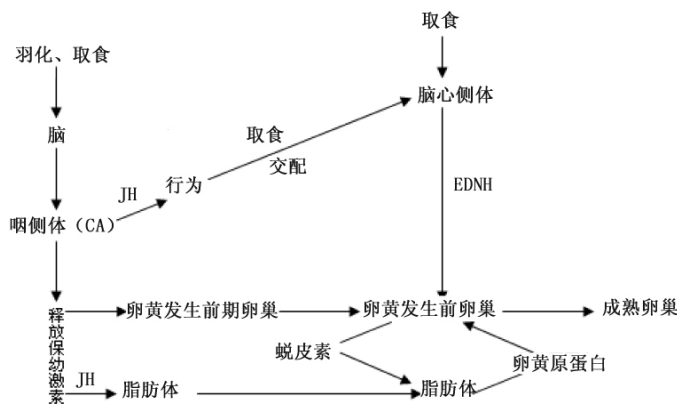


图 4 埃及伊蚊卵黄发生的激素调控示意图^[66]

2.1.2.3 鳞翅目昆虫 Vg 合成的激素调控

鳞翅目昆虫中的凤蝶总科 (如大菜粉蝶 *Pieris brassicae*, 黄钩蛱蝶 *Polygonia caureum* 等) 和夜蛾总科 (如烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*, 谷实夜蛾 *Helicoverpa zea* 和美洲粘虫 *Pseudaletia unipuncta* 等), 卵黄发生在成虫羽化前就已经开始, JH 对其 Vg 的合成和卵子成熟是必需的^[65-67]。从体外培养的美洲粘虫的咽侧体中释放出的 JH 与脂肪体 Vg 合成的速率呈正相关^[68]; 在去头的雌虫中, Vg 合成受到抑制, 而用 JH 处理时, 又能恢复 Vg 的合成^[65,66]。

有些鳞翅目昆虫的卵黄发生和卵黄蛋白的合成是在蛹期和隐成虫之间进行的。在卷叶蛾

总科中的云杉色卷蛾 *Choristoneura fumiferana* 和蔷薇斜条卷叶蛾 *Choristoneura rosaceana* 的去头实验研究中表明, 显著减少了卵子的成熟, 但血淋巴中仍含有较高含量的 Vg^[69]; 用类似物 (methoprene) 处理后, 则能恢复成熟卵的产生。在这些昆虫中, 蜕皮激素对 Vg 的合成具有引导作用, 因为蜕皮激素促效剂处理时能够提高血淋巴中 Vg 的含量, 但却对 Vg 的摄取没有影响^[70]。这些结果表明了这类昆虫的卵黄发生并不完全依赖于 JH, 但是 JH 在 Vg 摄取中起着重要的作用。蚕蛾总科中烟草天蛾 *Protoparce sexta* 的卵黄发生始于羽化前的 3~4 d, 且能在咽侧体摘除的条件下进行。在预蛹期的雌雄个

体中存在低水平的 Vg,至蛹蜕皮时,Vg 消失,而后在隐成虫期又重新出现。用美索普林(methorpin)处理能诱导预蛹和刚形成蛹中 Vg 的合成,而立即用蜕皮激素处又能解除这种诱导作^[71]。在印度谷螟 *Plodia interpunctella* 中,蜕皮激素滴度的降低能够引发早期蛹的卵黄发生,而蜕皮激素的处理抑制了卵母细胞对 Vg 的摄取^[72]。

在家蚕的蛹期,咽侧体摘除不能抑制 4 龄幼虫脂肪体中 Vg 的合成和卵成熟^[73],而用蜕皮激素处理时,血淋巴中 Vg 和卵巢内 Vt 的含量显著增加,并随着剂量的增加而增加^[74]。在吐丝期老龄幼虫的腹部和胸部处结扎,能够阻止前胸合成与分泌 20E,且能抑制 Vg 的合成;向其腹腔注射少量的 20E,则能诱导 Vg 的合成与成熟^[75]。因此,蜕皮激素对于家蚕卵黄发生和 Vg 的合成是必不可少,而 JH 在整个卵子发生过程中没有作用。

3 卵黄蛋白摄取

昆虫卵黄发生的另一个重要的过程就是卵黄蛋白的摄取,研究已经表明脂肪体合成的 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的,其摄取的途径和机制已经在埃及伊蚊中得到了证实。

3.1 卵黄蛋白受体

对卵黄蛋白受体的研究,也从以前的生理生化水平发展到现在的基因水平。通过配体印迹法从埃及伊蚊体中鉴定出其 VgR,其分子量约为 205 ku^[76],免疫组化的结果表明它只存在于卵母细胞中,而在滤泡细胞和滋养细胞中均不存在^[76,77]。Northern 印迹法和原位杂交法的试验表明,7.3 kb 的埃及伊蚊卵黄蛋白受体(AaVgR)转录子存在初级卵泡的卵母细胞和滋养细胞中以及卵巢的生殖嚷细胞中。AaVgR 转录水平在羽化后第 1 d 的卵巢中开始增加,在卵黄发生时期和前期都一直增加,并且在血餐后的 24 h 达到最高,表明 AaVgR 在卵母细胞分化的早期就开始表达^[78]。

3.2 受体调节的内吞通道

Snigirevskaya 等^[79]对埃及伊蚊卵母细胞摄取 Vg 的途径作了详尽的研究。用电子显微镜技术(EM)和免疫细胞化学对蚊子卵母细胞的研究表明,埃及伊蚊卵黄蛋白(AaVg)和 AaVgR 都能定位于胞吞途径的区室(compartment)中。随着卵黄发生的开始,卵母细胞周围滤泡细胞之间的间隙开始扩大。Vg 和 VgR 共同定位于卵母细胞的固定微区域(microdomain)上,而这些微区域则被限制在微绒毛(microvilli)的基部或两侧。另外,它们也存在于胞吞途径的的同种细胞器中,即有网格蛋白的小窝(clathrin-coated pit, CCP)、有网格蛋白的小泡(clathrin-coated vesicle, CCV)、脱被的小泡状区室(uncoated small vesicular compartment)和早期内吞体(early endosome, EE)。在埃及伊蚊的卵巢中除了能与 Vg 特异性结合的 VgR 之外,还有与脂蛋白(LP)、卵黄羧胺酶(VCP)和卵黄组织蛋白酶 B (VCB)结合的脂蛋白受体(LPR)。LP、VCP 和 VCB 进入卵母细胞与 Vg 具有相同的胞吞途径。

3.3 内吞作用的内分泌调控

在黑腹果蝇中,Giorgi 等^[80]首先发现产生成熟卵黄颗粒的内吞途径。通过固定,高尔基体和卵黄颗粒能够被碘化锇锌(osmium zinc iodide, OZI)所标记。饥饿导致 OZI 只能标记到高尔基体上,而喂食或 JH 处理能够导致卵黄颗粒能够被 OZI 所标记,并能结合过氧化物酶。体外培养的卵黄滤泡细胞组织,在不加入 JH,卵黄颗粒不被 OZI 所标记,而加入 JH 时,卵黄颗粒又可重新被标记。在黑腹果蝇的 ap 突变体中,也观察到相似的结果。这些研究表明,JH 有利于内吞作用的发生^[80]。在埃及伊蚊中,在其卵黄发生前期的滤泡细胞发育过程中,一个高度特异性的胞吞混合物(endocytic complex)在卵母细胞的皮层中出现,其含有大量的微绒毛(microvilli)、被膜小泡(coated vesicle)和内吞体(endosome)^[81]。在成虫羽化时,咽侧体的摘除能够阻止该混合物的形成,但是通过咽侧体的重新移植或者体外点滴 JH III

又以恢复它的形成。因此推测,胞吞混合物的形成受到 JH III 控制。

4 外界因子对昆虫 Vg 合成的影响

昆虫卵黄蛋白的合成不仅受激素的调控,还受诸多外界因子如:营养条件、环境因子、交配、杀虫剂的种类和施用等的影响。

4.1 营养对 Vg 合成的影响

在绝大多数雌性昆虫的生殖生物学中,营养起着重要的关键作用,缺少营养可抑制 Vg 的合成及卵子发育^[82]。营养对 Vg 合成的效应在半变态的直翅目和蜚蠊目中得到了详尽的研究。如德国小蠊在饥饿时均抑制 Vg 合成,而且这种效应通过 CA 合成 JH 来调节^[83]。鳞翅目昆虫利用幼虫取食期间的营养贮备供给卵子生成。例如,在眼蝶 *Pararge aegeria*, 取食糖水的雌成虫与仅取食水的相比,卵子数量与体重高了 4 倍^[84]。而绝大多数双翅目昆虫的卵子生成完全依赖于成虫期取食蛋白质。如未取食血餐和取食含大豆胰蛋白酶抑制剂血餐的埃及伊蚊雌蚊不能合成 Vg,这表明血餐只有消化吸收后才能促进 Vg 的合成^[85]。在高等双翅目中,蛋白取食和 Vg 合成之间的联系也是通过神经分泌因子对 JH 和蜕皮酮 (ecdysterone, ED) 水平的效应介导的。如:在家蝇中,若仅取食糖水,绝大多数雌蝇不能合成 Vg。然而,4 h 的脉冲式取食蛋白饲料可刺激血淋巴中 ED 和 Vg 水平显著升高^[86]。

4.2 温度对 Vg 合成的影响

相对于营养条件而言,温度对昆虫卵子发生的影响较少受昆虫学者的关注。涉及的昆虫:种子象 *Ceutorhynchus assimilis*、地中海斑螟 *Anagasta kuehniell*、温室粉虱恩蚜小蜂 *Encarsia formosa* 等^[87]。Ye 等对天蚕进行了研究,结果表明,高温(32℃)对 Vg 合成有明显影响,其作用与开始高温处理的蚕体发育阶段相关。刚结茧即 32℃ 持续处理,脂肪体中 Vg 含和血淋巴中 Vg 含量明显低于 26℃^[88]。衣维贤等研究温度对褐飞虱 Vg 的影响,结果表明,高温(34、38℃)对 Vg 的合成都产生明显的影响^[89]。

4.3 杀虫剂对 Vg 合成的影响

迄今,已有许多研究证明,亚致死剂量的杀虫剂能抑制昆虫 Vg 的合成,如硫丹 (Endosulfan)、艾氏剂 (Aldrin) 对一种剑角蝗 *Poekilocerus pictus*^[90];印楝素 (Azadirachtin, AZA) 对马铃薯叶甲 *Leptinotarsa decemlineata* 和地中海实蝇 *Ceratitis capitata*^[91];熊耳草 (*Ageratum houstonianum*) 提取物对东亚飞蝗^[92],氨基甲酸酯类农残杀威 (Propoxur) 对一种金蝇 *Chrysomys albiceps*^[93];敌灭灵 (Diflubenzuron) 对黄粉甲 *Tenebrio molitor* 和苹果皮小卷蛾 *Cydia pomonella*^[94]。三唑磷 (Triazophos) 和溴氰菊酯 (Deltamethrin) 对褐飞虱 *Nilaparvata lugens* 等^[95]。

现已明确,一些杀虫剂通过破坏昆虫的脂肪体从而抑制 Vg 合成。如印楝素处理致使溪岸蚰蝓 *Labidura riparis* 脂肪体细胞粗面内质网断裂,出现许多自噬泡、多囊泡体 (multi-vesicularbodies),最终导致脂肪体细胞解体^[93]。硫丹处理也会破坏剑角蝗 *Poekilocerus pictus* 的脂肪体^[92]。目前,本实验正在研究溴氰菊酯、三唑磷和吡虫啉等杀虫剂亚致死剂量和不同的温度条件下对褐飞虱 Vg 合成的影响及再猖獗的分子机制,已取得了一些研究成果^[95]。

5 小结与展望

在过去的几十年里就昆虫卵黄蛋白的生化性质,卵黄发生及其激素调控进行了大量的研究工作,如东亚飞蝗^[15]、马德拉蜚蠊^[2]、惜古比天蚕蛾^[7]、蓖麻蚕 *Philosama cynthiaricin*^[9]、埃及伊蚊^[6]等,已经取得了一些成效,但仍有不少方面有待深入探讨^[96]。

目前国外已有部分科学家已经开展了这方面的工作,如:东亚飞蝗的 *tfp1* 保幼激素基因^[97]、意大利蜜蜂的保幼激素酯酶基因^[98]、巴西排点褐蝗 *Tropidacris latrillei* Vg 相关基因^[99]、马德拉蜚蠊 Vg1 和 Vg2 基因^[100]等。此外,研究 Vg 相关受体已经取的一定进展,如:Vg 和 YP 同源性较低,而它们受体却具有较高的同源性,对于昆虫 Vg 与 YP 高级结构的解析

将有助于我们对这一问题的认识^[101]。而且昆虫卵黄蛋白基因存在明显的分子多态性,即使同一种昆虫也存在几个编码卵黄蛋白基因。我们还可以从昆虫卵黄蛋白基因的分子进化,对昆虫卵黄蛋白作进一步的研究和探讨。

卵黄蛋白除了作为昆虫卵内的贮藏蛋折,为胚胎发育提供营养外,而且作为分子进化研究的对象而备受人们关注。尤其是随着分子克隆技术和生物信息学的发展,解析昆虫卵黄蛋白基因序列已经成为可能。因此采用昆虫卵黄蛋白作为现代昆虫分类学的参考依据是未来研究的重点领域。其次,目前对昆虫卵黄蛋白的研究仍局限在一级结构解析,卵黄蛋白的二级结构、高级结构仅在脊椎动物中进行研究^[102],而在昆虫未见报道。再次,除了营养外,温度和杀虫剂亚致死剂量对 Vg 合成影响的分子机制研究,也将是未来的研究重点,这将为研究害虫再猖獗提供新的途径,为生物防治提供新方法。

参 考 文 献

- Telfer W. H. Immunological studies of insect metamorphosis II. The role of a sex-limited blood protein in egg formation by the cecropia silkworm. *J. Gen. Physiol.*, 1954, **37**(4):539 ~ 558.
- Englemann F. Insect vitellogenin: Identification, biosynthesis and role in vitellogenesis. *Annu. Rev. Entomol.*, 1979, **14**(1): 49 ~ 108.
- Bowns B. Expressing of the genes coding for vitellogenin (yolk protein). *Annu. Rev. Entomol.*, 1986, **31**(5):507 ~ 531.
- Pan M. L., Bell W. J., Telfer W. H. Vitellogen in blood synthesis by insect fat body. *Science*, 1969, **165**(1):393 ~ 404.
- Dejmal R. k., Brookes V. Solubility and electrophoretic properties of ovarian protein of the cockroach, *Leucophaea maderae*. *J. Insect Physiol.*, 1972, **14**(5):371 ~ 381.
- Kunkel J. M., Pan M. L. Selectivity of yolk protein uptake: comparison of vitellogenesis of two insect. *J. Insect Physiol.*, 1976, **22**(9): 809 ~ 818.
- 叶恭银,胡萃,龚和. 天蚕卵黄蛋白的主要理化性质. *蚕业科学*, 1998, **24**(4): 248 ~ 249.
- Chino H., Chenzei Y., Wyatt G. R. Further characterization of lepidopteran vitellogenin from haemolymph and mature eggs. *Insect Biochem.*, 1977, **7**(2): 124 ~ 131.
- Ken I., Okitusugu Y. Egg-specific protein in silkworm. *Bombyx mori*: purification, properties, localization and titre changes during oogenesis and embryogenesis. *Insect Biochem.*, 1983, **13**(1):71 ~ 80.
- 彭宇,胡萃,赵敬钊. 真水狼珠 *Pirata piraticus* 卵黄蛋白的研究. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2000, **26**(1):69 ~ 74.
- 龚和,翟启慧. 虫卵黄原蛋白和卵黄发生. *昆虫学报*, 1979, **22**(2): 219 ~ 238.
- 龚和,李乾君. 家蝇的卵黄发生及其激素调节. *昆虫学报*, 1992, **35**(2): 129 ~ 137.
- Cheng D. J., Hou R. F. Determination and distribution of a female specific protein in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* Stål (Homoptera:Delphacidae). *Tissue Cell*, 2005, **37**(1):37 ~ 45.
- Chen T. T., Wyatt G. R. Juvenile hormone control of vitellogenin synthesis in *Locusta migratoria*. In: Senhal F., Zabzza A. (eds.). *The Regulation of Insect Development and Behavior*. Wroclaw. Poland: Technical University of Wroclaw, 1981. 535 ~ 536.
- Hagedorn H. H., Kunkel J. G. Vitellogenin and vitellin in insect. *Ann. Rev. Entomol.*, 1979, **24**(5):475 ~ 505.
- 李乾君,龚和,管致和. 昆虫卵黄发生研究进展. *昆虫学报*, 1995, **38**(2):237 ~ 252.
- Pateraki L. E., Stratakis E. Synthesis and organization of vitellogenin and vitellin molecular from the land crab *Potamon potamios*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 2000, **125**(1):53 ~ 61.
- Tufail M., Takeda M. Molecular characteristics of insect vitellogenins. *J. Insect Physiol.*, 2008, **54**(12):1 447 ~ 1 458.
- Martnez T., Wheeler D. Identification of vitellogenin in the ant, *Camponotus festinates*: changes in hemolymph proteins and fat body development in workers. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 1991, **17**(2-3):143 ~ 155.
- Nose Y., Lee J. M., Veno T., et al. Cloning of cDNA for vitellogenin of the parasitoid wasp, *Pimpla nipponica*: vitellogenin primary structure and evolutionary considerations. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 1997, **27**(12):1 047 ~ 1 056.
- Dong S. Z., Ye G. Y., Zhu J. Y., et al. Vitellin of *Pteromalus puparum* (Hymenoptera:Pteromalidae), a pupal endoparasitoid of *Pieris rapae* (Lepidoptera:pieridae): Biochemical characterization, temporal patterns of production and degradation. *Insect Physiol.*, 2007, **53**(5):468 ~ 477.
- Piulachs M. D., Guidugli K. R., Barchuk A. R., et al. The vitellogenin of the honey bee, *Apis mellifera*: structural analysis of the cDNA and expression studies. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2003, **33**(4):459 ~ 465.
- Liu C. L., Kajiura Z., Shiomi K., et al. Purification and cDNA sequencing of vitellogenin of the wild silkworm,

- Anteraea pernyi*. *J. Insect Biotech. Sericul.*, 2001, **70**(1): 95 ~ 104.
- 25 Sorge D., Nauen R., Range S., *et al.* Regulation of vitellogenesis in the fall armyworm, *Spodoptera frugiper*a (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.*, 2000, **46**(6): 969 ~ 976.
 - 26 Yano K., Sakurai M. T., Watabe S., *et al.* Structure and expression of mRNA for vitellogenin in *Bombyx mori*. *Biochim. Biophys. Acta*, 1994, **1218**(1): 1 ~ 10.
 - 27 刘朝良, 中桓雅雄. 蓖麻蚕卵黄原蛋白 cDNA 的克隆及序列分析. *激光生物学报*, 2003, **12**(1): 14 ~ 19.
 - 28 Commas D., Piulachs M. D., Belle W. J. Vitellogenin of *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera, Blattellidae): Nucleotide sequence of the cDNA and analysis of the protein primary structure. *Ach. Insect Biochem. Physiol.*, 2000, **45**(1): 1 ~ 11.
 - 29 Hirai M., Watanabe D., Kiyota A., *et al.* Nucleotide sequence of vitellogenin mRNA in the bean bug, *Riptortus clavatus*: analysis of processing in the fat body and ovary. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 1998, **28**(8): 537 ~ 547.
 - 30 Wyatt G. R. Vitellogenin synthesis and the analysis of juvenile hormone action in locust fat body. *Can. J. Zool.*, 1988, **66**(3): 2 600 ~ 2 610.
 - 31 Della-Cioppa G., Engelmann F. The vitellogenin of *Leucophaea maderae*: synthesis as a large phosphorylated precursor. *Insect Biochem.*, 1987, **17**(5): 401 ~ 415.
 - 32 Kim H. R., Lee S. D. Purification and characterization of vitellin-2 from the ovary of the American cockroach *Periplaneta americana*. *Comp. Biochem. Physiol. Biochem. Mol. Biol.*, 1994, **108**(1): 135 ~ 145.
 - 33 Trewitt R. M., Heilmann L. J., Degrugillier S. S., *et al.* The bell weevil vitellogenin gene: Nucleotide sequence structure and evolutionary relationship to nematode and vertebrate vitellogenin genes. *J. Mol. Evol.*, 1992, **34**(1): 478 ~ 492.
 - 34 Chen J. S., Cho M. L., Raikhel A. S. Analysis of mosquito vitellogenin cDNA: Similarity with vertebrate phosvitins and arthropod serum proteins. *J. Mol. Biol.*, 1994, **237**(5): 641 ~ 647.
 - 35 Hiremath S., Lentoma K. Structure of the *Gypsy moth* vitellogenin gene. *Arch. Insect Physiol.*, 1997, **36**(3): 151 ~ 154.
 - 36 Sappington T. W., Oishi K., Raikhel A. S. Structural characteristics of insect vitellogenin. In: Raikhel A. S., Sappington T. W. (eds.). *Reproductive Biology of Invertebrates*. Vol. 12. Part A: Progress in vitellogenesis. Science Publishers, Enfield, USA/Plymouth, UK, 2002. 69 ~ 101.
 - 37 Tian H., Vinson B. S., Coates C. Different gene expression between alate and dealate queens in the red imported fire ant: *Solenopsis invicata* (Hymenoptera: Formicidae). *J. Insect Biochem. Mol. Biol.*, 2004, **34**(1): 937 ~ 949.
 - 38 Kageyama Y., Kinoshita T., Umesono Y., *et al.* Cloning of cDNA for vitellogenin of *Athalia rosae* (Hymenoptera) and characterization of the vitellogenin gene expression. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 1994, **24**(6): 599 ~ 605.
 - 39 王萌长著. *昆虫生物化学*. 北京: 中国农业出版社, 2001. 316 ~ 337.
 - 40 Wyatt G. R. Vitellogenin synthesis in locust fat body, juvenile hormone stimulated gene expression. In: Hoffmann J. A., Pochts W. (eds.). *Biosynthesis, metabolism and mode of invertebrate hormone*. New York, London: Springer-Verlag, 1984. 475 ~ 484.
 - 41 Kelly T. J., Adams T. S., Cchwartz M. B., *et al.* Juvenile hormone and ovarian maturation in the Diptera: A review of recent results. *Insect Biochem.*, 1987, **17**(7): 1 089 ~ 1 093.
 - 42 Adams T. S. The role of juvenile hormone in housefly ovarian follicle morphogenesis. *J. Insect Physiol.*, 1974, **20**(2): 263 ~ 276.
 - 43 Hoeppe J., Ofengand J. Juvenile hormone induced biosynthesis of vitellogenin in organ cultures of *Leucophaea maderae* fat body. In: Kurstak E., Maramorosch K. (eds.). *Invertebrate Tissue Culture. Application in medicine, Biology and Agriculture*. New York: Academic Press, 1976. 185 ~ 194.
 - 44 Gell-Douka H., Gingers T. R., Kambysellis M. P. Yolk protein in *Drosophila*: Identification and site of synthesis. *J. Exp. Zool.*, 1974, **187**(1): 167 ~ 172.
 - 45 Wyatt G. R., Davey K. D. Cellular and molecular actions of juvenile hormone actions of juvenile hormone II. Roles of juvenile hormone in adult insects. *Adv. Insect Physiol.*, 1996, **26**(1): 1 ~ 156.
 - 46 Bells X. Vitellogenesis directed by juvenile hormone. In: Raikhel A. S., Sappington T. W. (eds.). *Reproductive Biology of Invertebrates*. Vol. 12. Part A: Progress in Vitellogenesis. Science Publishers, Enfield, USA/Plymouth, UK, 2004. 157 ~ 198.
 - 47 Wyatt G. R. Vitellogenin synthesis and the analysis of juvenile hormone action in locust fat body. *Can. J. Zool.*, 1996, **66**(3): 2 600 ~ 2 610.
 - 48 Chinzei Y., Azumi C., Miura K. Changes in hemolymph proteins and their synthetic activities during development and engorgement, and after juvenile hormone treatment in the kissing bug, *Rhodnius prolixus*. *J. Insect Physiol.*, 1994, **40**(5): 491 ~ 499.
 - 49 Chen T. T., Wyatt G. R. Juvenile hormone control of vitellogenin synthesis in *Locusta migratoria*. In: Senhal F.,

- Zabza A. , (eds). The Regulation of Insect Development and Behavior. Wroclaw. Poland: Technical University of Wroclaw, 1981. 535 ~ 536.
- 50 Glinka A. V. , Kleiman A. M. , Wyatt G. R. Roles of juvenile hormone. A brain factor and adipokinetic hormone in regulation of vitellogenin biosynthesis in *Locusta migratoria* . *Biochem. Mol. Biol. Intern.* , 1995, **35** (3) : 323 ~ 328.
 - 51 Renucci M. , Strambi A. , Strambi R. , et al. Ovaries and regulation of juvenile hormone titer in *Acheta domesticus* (Orthoptera). *Gen. Comp. Endoc.* , 1990, **78** (1) : 137 ~ 149.
 - 52 Moon J. , Kim Y. Purification and characterization of vitellin and vitellogenin of the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Noctuidae: Lepidoptera). *J. Asia. Pacific. Entomol.* , 2003, **6** (1) : 37 ~ 43.
 - 53 龚和, 翟启慧, 魏定义, 等. 七星瓢虫卵黄发生的研究: 卵黄蛋白的发生规律及取食代饲料的影响. *昆虫学报*, 1990, **37** (1) : 8 ~ 15.
 - 54 龚和, 张建中, 翟启慧. 七星瓢虫卵黄发生的合成. *昆虫学报*, 1982, **25** (1) : 9 ~ 15.
 - 55 翟启慧, 张建中. 七星瓢虫的卵黄发生: 体外培养脂肪体中卵黄蛋白的合成. *昆虫学报*, 1984, **27** (4) : 361 ~ 367.
 - 56 张建中, 翟启慧. 七星瓢虫的卵黄发生: 保幼激素类似物对卵黄原蛋白的调节. *昆虫学报*, 1985, **28** (2) : 121 ~ 128.
 - 57 Zhai Q. H. , Postlethwait J. H. , Bodley J. W. Vitellogenin synthesis in the lady beetle *Coccinella septempunctata*. *Insect Biochem.* , 1984, **14** (2) : 299 ~ 305.
 - 58 Zhai Q. H. , Zhang J. Z. , Gong H. Regulation of vitellogenin synthesis by juvenile hormone analogue in *Coccinella septempunctata*. *Insect Biochem.* , 1987, **17** (1) : 1 064 ~ 1 095.
 - 59 Agui N. M. , Takahashi M. The relationship between nutrition, vitellogenin, vitellin and ovarian development in the housefly, *Musca domestica*. *J. Insect Physiol.* , 1985, **31** (8) : 715 ~ 722.
 - 60 Adams T. S. , Grugel S. , Grest J. W. , et al. Interactions of the ring gland ovaries and juvenile hormone with brain neurosecretory cells in *Musca domestica*. *J. Insect Physiol.* , 1975, **21** (5) : 1 027 ~ 1 034.
 - 61 Adams T. S. Activation of successive ovarian gonotrophic cycles by the corpus allatum in the housefly *Musca domestica*. *Int. J. Reprod.* , 1981, **3** (1) : 41 ~ 48.
 - 62 Hagedorn H. H. The role of ecdysteroids in reproduction. In: Kerkut G. A. , Gilbert L. I. (eds.). Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology, Vol. 8, Oxford: Pergamon Press, 1985. 205 ~ 261.
 - 63 Raikhel A. S. , Dhadialla T. S. Accumulation of yolk proteins in insect oocytes. *Annu. Rev. Entomol.* , 1992, **37** (3) : 217 ~ 251.
 - 64 Borovsky D. , Thomas B. R. Purification and partial characterization of mosquito egg development neurosecretory hormone: evidence for gonadotropic and steroidogenic effects. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 1985, **2** (1) : 265 ~ 281.
 - 65 Cusson M. , Tobe S. S. , McNeil J. N. Juvenile hormones : their role in the regulation of the pheromonal communication system of the armyworm moth *Pseudaletia unipuncta*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 1994, **25** (3) : 329 ~ 345.
 - 66 Ramaswamy S. B. , Shu S. , Park Y. I. , et al. Dynamics of juvenile hormone-mediated gonadotropism in the Lepidoptera. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 1997, **35** (6) : 539 ~ 558.
 - 67 Sorge D. , Nauen R. , Range S. , et al. Regulation of vitellogenesis in the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *J. Insect Physiol.* , 2000, **46** (9) : 969 ~ 976.
 - 68 Cussion M. , Yu C. G. , Carruthers K. , et al. Regulation of vitellogenin production in armyworm moths. *Pseudaletia unipuncta*. *J. Insect Physiol.* , 1994, **40** (1) : 129 ~ 136.
 - 69 Delisle J. , Cusson M. Juvenile hormone biosynthesis, oocyte growth and vitellogenin accumulation in *Choristoneura fumiferana* and *C. rosaceana*: a comparative study. *J. Insect Physiol.* , 1999, **45** (5) : 515 ~ 523.
 - 70 Sun X. , Song Q. , Barrett B. Effect of ecdysone agonists on vitellogenesis and the expression of EcR and USP in codling moth (*Cydia pomonella*). *Arch. Insect Biochem. Physiol.* , 2003, **52** (1) : 115 ~ 129.
 - 71 Satyanarayana K. , Yu J. H. , Bhaskaran G. , et al. Hormonal control of egg maturation in the corn earworm *Heliothis zea*. *Entomol. Exp. Appl.* , 1995, **59** (1) : 135 ~ 143.
 - 72 Shirk P. D. , Zimowska G. , Silhacek D. L. Initiation of vitellogenesis in pharate adult females of the indianmeal moth, *Plodia interpunctella*. *Arch. Insect Biochem.* , 1992, **21** (1) : 53 ~ 63.
 - 73 Lossky M. , Wensink P. C. Regulation of Drosophila yolk protein genes by an ovary-specific GATA factor. *Mol. Cell. Biol.* , 1995, **15** (9) : 6 943 ~ 6 952.
 - 74 吴小锋, 徐俊良. 蜕皮激素对家蚕卵黄合成积累及卵巢发育的影响. *蚕业科学*, 1992, **18** (1) : 20 ~ 24.
 - 75 Swevers L. , Latrou K. The ecdysone agonist tebufenozide (RH-5992) blocks progression of the ecdysteroid-regulated gene expression cascade during silkworm oogenesis and causes developmental arrest at mid-vitellogenesis. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 1999, **29** (8) : 955 ~ 963.
 - 76 Deirsch K. W. , Dittmer N. , Kapitskaya T. , et al. Regulation of gene expression by 20-hydroxyecdysone in the fat body of *Aedes aegypti* (Dipter: Culicidae). *Eur. J. Entomol.* , 1995, **45** (5) : 515 ~ 523.

- 77 Sappingto T. W. , Hays A. R. , Raikhel A. S. Mosquito vitellogenin receptor: Purification, development and biochemical characterization. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 1995, **25**(9):807 ~ 817.
- 78 Cho K. H. , Raikhel A. S. Organization and developmental expression of the mosquito vitellogenin receptor gene. *Insect Mol. Biol.* , 2001, **10**(5):465 ~ 474.
- 79 Snigirevskaya E. S. , Sappington T. W. , Raikhel A. S. Internalization and recycling of vitellogenin receptor in the mosquito oocyte. *Cell Tiss. Res.* , 1997, **290**(1):175 ~ 183.
- 80 Giorgi F. , Baldini G. , Simonini A. L. Vitellogenesis in the stick insect *Carausius morosus*. II. Purification and biochemical characterization of two vitellins from eggs. *Insect Biochem.* , 1982, **12**(6):553 ~ 562.
- 81 Raikhel A. S. , Lea A. O. Hormone-mediated formation of the endocytic complex in mosquito oocytes. *Gen. Comp. Endocrinol.* , 1985, **57**(3): 422 ~ 433.
- 82 Wheeler D. E. , Buck N. A. A role for storage proteins in autogenous reproduction in *Aedes atropalpus*. *J. Insect Physiol.* , 1996, **42**(10):961 ~ 966.
- 83 Woodhead A. P. , Stay B. Neural inhibition of corpora allata in protein-deprived *Diptera Punctata*. *J. Insect Physiol.* , 1989, **35**(5):415 ~ 421.
- 84 Karlsson B. , Wickman P. O. Increase in reproductive effort as explained by body size and resource allocation in the speckled wood butterfly , *Pararge aegeria*. *Funct. Ecol.* , 1990, **4**(2):6 009 ~ 6 017.
- 85 Van Handel E. , Lea A. O. Vitellogenin synthesis in blood-fed *Aedes aegypti* in the absence of the head, thorax and ovaries. *J. Insect Physiol.* , 1984, **30**(9):871 ~ 875.
- 86 Adams T. S. , Gerst J. W. Interaction between diet and hormones on vitellogenin levels in the housefly, *Musca domestica*. *Int. J. Invertebr. Reprod. Dev.* , 1992, **21**(1): 91 ~ 98.
- 87 Daumal J. , Boinel H. Variability in fecundity and plasticity of oviposition behaviour in *Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: pyralidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* , 1994, **87**(2): 250 ~ 256.
- 88 Ye G. Y. , Hu C. , Gong H. Effect of a high temperature on vitellogenesis in the Japanese oak silkworm, *Antheraea yamamai* (Lepidoptera: Saturniidae). *Entomologia sinica* , 1999, **6**(1):242 ~ 252.
- 89 衣维贤, 褐飞虱 (*Nilaparvata lugens* Stål) 卵黄蛋白的性质及高温对卵黄蛋白发生的影响. 硕士学位论文. 南京:南京农业大学, 2003.
- 90 Kalpana J. , Bhide M. , Jain S. K. , et al. Endosulfan induced histopathological changes in the developing ovary of *Poecilocus pictus*. *Indian J. Toxic.* , 1998, **5**(1): 15 ~ 20.
- 91 Sayah F. , Fayet C. , Idaomar M. , et al. Effect of azadirachtin on vitellogenesis of *Labidura riparia* (Insect: demaptera). *Tissue Cell* , 1996, **28**(4):741 ~ 749.
- 92 Polivanova E. N. , Triseleva T. A. Suppression of development of *Locusta migratoria* L. during nymphal feeding on plants containing precocenes, and prospects for using these plants in biological control. *Doklady Biol. Sci.* , **306**(2): 289 ~ 291.
- 93 Shaurub E. H. Histochemical studies on the effect of propoxur on yolk synthesis in the ovarioles of the blow fly, *Chrysomya albiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae). *J. Egypt. Soc. Parasitol.* , 1994, **24**(2): 271 ~ 277.
- 94 Soltani N. , Pitozel N. , Soltani-Mazouni N. et al. Activity of an anti-ecdysteroid compound (KK-42) on ovarian development and ecdysteroid secretion in mealworms. *Mededelingen Faculteit Landbouwkundige en Toegepaste Biologische Wetenschappen, Univ. Gent.* , 1997, **62**:531 ~ 537.
- 95 Ge L. Q. , Hu J. H. , Wu J. C. , et al. Insecticide-Induced Changes in Protein, RNA, and DNA contents in Ovary and Fat body of Female *Nilaparvata lugens* (Stål) (Hemiptera: Delphacidae). *J. Economic. Entomol.* , 2009, **102**(4): 1 506 ~ 1 514.
- 96 陶淑霞, 张帆, 李成德. 昆虫卵黄蛋白及其激素调控研究进展. *世界农业* , 2004, **304**(8):43 ~ 45.
- 97 Zhou S. , Tajada M. , Wyatt G. R. , et al. A DNA-binding protein , ttp1 involved juvenile hormone regulation gene expression in *Locust migratoria*. *Insect Biochem.* , 2006, **36**(9):726 ~ 734.
- 98 Hartfelder K. , Simoes Z. L. P. Identification of a juvenile hormone esterase-like gene in the honey bee, *Apis mellifera*—Expression analysis and functional assays. *Comp. Biochem. Physiol.* , 2008, **150**(1):33 ~ 44.
- 99 Glinika A. V. , Wyatt G. R. Juvenile hormone activation of gene transcription in Locust fat body. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 1998, **26**(1):13 ~ 18.
- 100 Tufail M. , Takeda M. Molecular cloning and development expression pattern of vitellogenin receptor from the cockroach *Leucophaea maderae*. *Insect Biochem. Mol. Biol.* , 2007, **37**(1):235 ~ 245.
- 101 董胜张, 叶恭银, 刘朝良. 昆虫卵黄蛋白分子进化的研究进展. *昆虫学报* , 2008, **51**(11):1 196 ~ 1 209.
- 102 Sharrock W. J. , Rosenwasser T. A. , Goul J. , et al. Sequence of lamprey vitellogenin. Implications for the lipovitellin crystal structure. *J. Mol. Biol.* , 1992, **226**(3): 903 ~ 907.