

昆虫中海藻糖代谢的研究进展

崔淑燕

(重庆大学生物工程学院基因工程研究中心,重庆市杀虫真菌农药工程技术研究中心,功能基因及调控技术重庆市重点实验室,重庆 400030)

摘要 海藻糖是由2个葡萄糖分子组成的非还原性双糖,存在于大量生物如细菌、真菌、植物和昆虫等中。作为昆虫血液中的主要成分,海藻糖是由脂肪体中的海藻糖合成酶和海藻糖磷酸化酶合成的。海藻糖必须被海藻糖分解酶分解成葡萄糖才能用于糖酵解,以提供昆虫能量的需求。脂肪体的海藻糖合成是受激素调控的,而血液中海藻糖的主要来源是脂肪体中的糖原。昆虫的海藻糖分解酶已经得到了很好的研究,但是它的活性控制机制还不清楚。

关键词 海藻糖;昆虫血液;脂肪体;调节

中图分类号 Q965 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2008)23-09998-02

Research Progress of Trehalose Metabolism in Insects

CUI Shu-yan (Genetic Engineering Research Center of Bioengineering College, Chongqing Engineering Research Center for Fungal Insecticides, Chongqing Key Laboratory of Gene Function and Expression Regulation, Chongqing University, Chongqing 400030)

Abstract Trehalose is a non-reducing disaccharide comprising of two glucose molecules. It was found in various organisms, including bacteria, fungi, plants and insects. As the main component in insect haemolymph, trehalose was synthesized by trehalose-6-phosphate synthase and trehalose phosphatase. To utilize trehalose, it must be hydrolyzed by trehalase for glycolysis. The trehalose synthesis in fat body was under the control of hormone and the main component of trehalose in haemolymph was glycogen. The trehalase in insects was well studied, but the mechanism by which its activity was controlled was still not clear.

Key words Trehalose; Insect haemolymph; Fat body; Regulation

海藻糖是由2个葡萄糖分子经半缩醛羟基结合而成的非还原性双糖,广泛存在于细菌、真菌、昆虫及某些低等动植物中^[1-2]。海藻糖对各种不同生物的抗逆耐受性起着重要作用,例如在高温和干燥条件下,酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)细胞合成海藻糖以抵抗逆境的胁迫,其合成量与抗逆能力呈正比关系^[3]。已经证明外加的海藻糖也能保护干燥状态下的酶、蛋白质和细胞膜,因此海藻糖在医药、农业、食品、化妆品等领域均有广阔的应用前景^[4]。自海藻糖被发现以来,已对其理化性质、生理功能、作用机理、代谢途径和在食品中的应用等方面进行了较深入的研究,同时对其分子生物学方面的研究也逐渐兴起,许多相关基因已被克隆和分析。

1 海藻糖的分布及生物学功能

海藻糖广泛存在于各种生物中,包括细菌、酵母、真菌、昆虫、无脊椎动物以及低等和高等植物等。1974年,通用的观点是海藻糖是用于储存葡萄糖以供能源和细胞成分合成所用^[5]。现在对于这种简单的双糖的各种功能有了更多的了解,已经清楚海藻糖不仅仅是作为存储的化合物。在一些生物中海藻糖具有存储的功能,在其他生物中它还具有建筑和运输的功能^[6],还有一些生物中海藻糖参与信号传导和调节,或者保护生物膜和蛋白免受逆境的影响,如热、冷、干旱和缺氧^[1]。

海藻糖的含量在固定的细胞中差别很大,取决于生长阶段、有机体或细胞的营养状况以及测定时的环境条件。在昆虫中,海藻糖是血液和胸肌中的主要糖类,在飞行过程中被消耗^[7]。海藻糖也是真菌孢子中的主要成分,它的合成是孢子早期萌发中的重要事件,因此推测海藻糖是作为碳源和能源以供消耗^[8]。体内外研究表明:海藻糖通过在高温下稳定蛋白质来保护细胞。

2 海藻糖的合成与分解

在不同生物中,海藻糖的生物合成途径并不完全相同,已经报道的至少有3种途径,其他几种可降解但是可逆的酶反应也可以被用来产生这种双糖(至少理论上可以)。这些不同的途径导致了6-磷酸海藻糖或海藻糖的产生。研究的最深入的海藻糖合成途径是由海藻糖合成酶(TPS1)催化葡萄糖从UDP-葡萄糖转移给6-磷酸葡萄糖生成6-磷酸海藻糖和UDP;然后6-磷酸海藻糖磷酸化酶(TPS2)水解6-磷酸海藻糖生成海藻糖。这个反应最早是在酵母中记述的^[9],此后又在大量的生物中被报道,包括昆虫^[10]、植物^[11]。

为了利用海藻糖,昆虫组织必须利用海藻糖分解酶($\alpha\alpha$ -海藻糖葡萄糖水解酶,EC 3.2.1.28)将1 mole海藻糖分解成2 mole的葡萄糖用于组织细胞的糖酵解。

3 昆虫中海藻糖代谢的调节

在动物界,海藻糖最早是在昆虫中被报道的,它不仅存在于血液中,也存在于幼虫或蛹中。海藻糖是由脂肪体专门合成的^[12]。在很多昆虫中,脂肪体是一个明显的从头部延伸到腹部,由组织突起物附着在器官上的一个网状结构组成,它被血液包被着。脂肪体是昆虫的中间代谢场所,它使脊椎动物中肝脏和动物脂肪执行的功能得到了结合^[13]。

3.1 昆虫中海藻糖合成酶的功能与调控 在昆虫成虫中,在需要能量的活动,如飞行过程中海藻糖含量会迅速下降,表明这种双糖可以作为葡萄糖的来源提供能量^[14]。昆虫中已有几个物种的海藻糖合成酶基因得到了克隆。脂肪体的海藻糖合成是受激素调控的。Steele发现将心侧体的水提取物注射到蟑螂(*Periplaneta americana*)中使得血液中的海藻糖水平升高^[15]。Bowers等在另一种蟑螂*Blaberus discoidalis*中也确认了这一发现^[16]。在生理条件下,神经肽(Hypertrehalosaemic激素)从心侧体(由神经连接到脑的神经体液器官)中释放到血液中,激活了脂肪体中海藻糖的合成,并将其释放到血液中。在大蠊属中的心侧体中鉴定到2种Hyper-

作者简介 崔淑燕(1982-),女,山西高平人,硕士研究生,研究方向:昆虫分子生物学。

收稿日期 2008-05-19

trehalosaemic 八肽, 分别命名为 Periplanetin CC1 和 CC2^[17]。后来在 *Blaberus discoidalis* 和 *Nauphoeta cinerea* 中发现了一种由 10 个氨基酸的类似的神经肽(HTH, Hypertrehalosaemic 激素)^[18]。

3.2 海藻糖的利用以及海藻糖分解酶活性的调节 海藻糖用于细胞代谢之前必须被重新转化成葡萄糖, 由海藻糖分解酶将海藻糖分解产生葡萄糖。然后葡萄糖可用于合成(如: 糖原)或者通过糖酵解以及戊糖磷酸途径被分解。尽管哺乳动物不能合成海藻糖, 但是当食物中有海藻糖的时候它们可以利用。

海藻糖分解酶的反应在生理条件下是不可逆的, 因此它将分解所有可用的海藻糖。由于这个原因, 昆虫组织中的海藻糖分解酶必须得到控制。昆虫的海藻糖分解酶已经得到了很好的研究, 控制机理还不清楚。不像在酵母中, 海藻糖分解酶的活性可通过可逆的磷酸化进行调节^[19], 昆虫海藻糖分解酶的互换作用还未被证实, 也未发现变构调节物。

4 小结

海藻糖是昆虫主要的血糖成分, 并作为昆虫组织重要的能量来源。海藻糖主要由脂肪体合成, 然后被释放到血液中, 并不在脂肪体中储存。为了利用海藻糖, 昆虫组织中的海藻糖分解酶可以将 1 mole 海藻糖分解为 2 mole 的葡萄糖用于组织细胞的糖酵解。脂肪体中海藻糖的合成受心侧体释放的神经肽的刺激。2,6-二磷酸果糖是昆虫海藻糖合成的关键调节信号, 而膜环境的变化可以调节生理条件下海藻糖分解酶的活性。海藻糖的平衡对昆虫起着至关重要的作用, 因此打乱昆虫血液中的海藻糖平衡是发展化学杀虫剂或者从基因水平提高微生物杀虫剂的潜在手段。

参考文献

- [1] CROWE J, CROWE L, CHAPMAN D. Preservation of membranes in anhydrobiotic organisms: The role of trehalose [J]. *Science*, 1984, 223: 701–703.
- [2] CROWE J H, HOEKSTRA F A, CROWE L M. Anhydrobiosis [J]. *Annu*

(上接第 9876 页)

化动态的数据库, 为建立对鱼类人工繁育中的科学选配与选育所必须的亲鱼档案发挥重要的作用。

RAPD 方法操作简便, 在一般的实验室就可进行, 但对仪器和试剂的要求较高, 试验条件要求严格。在试验中消化过程是一个重要环节, 一般消化时间应在 5.0~5.5 h, 消化时间过长, 扩增出的条带易出现拖尾现象。但随着技术的不断发展和更多应用, 这一新技术会越加完善, 应用也将越加广泛。

参考文献

- [1] WILLIAMS J G K, KUBELIK A R, LIVAK K J, et al. DNA polymorphism amplified by arbitrary primers are useful as genetic Markers [J]. *Nucleic Acids Research*, 1990, 18(22): 6531–6535.
- [2] WELSH J, MCCLELLAND M. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers [J]. *Nucleic Acids Research*, 1990, 18(24): 7213–7218.
- [3] 薛国雄, 刘棘, 刘洁. 三江水系草鱼种群 RAPD 分析 [J]. 中国水产科学, 1998, 5(1): 1–5.
- [4] 王荣平, 苗永旺. RAPD 技术及其在畜禽育种中的应用研究 [J]. 动物科学与动物医学, 2003, 20(11): 47–48.

Rev Physiol, 1992, 54: 579–599.

- [3] HOTTINGER T, BOLLER T, WIEMKEN A. Rapid changes of heat and desiccation tolerance correlated with changes of trehalose content in *Saccharomyces cerevisiae* [J]. *FEBS Lett*, 1987, 220(1): 113–115.
- [4] 戴秀玉, 程萍, 周坚, 等. 海藻糖的生理功能、分子生物学研究及应用前景 [J]. 微生物学通报, 1995, 22(2): 102–103.
- [5] ELBEIN A D, MITCHELL M. Levels of glycogen and trehalose in *Mycobacterium smegmatis*, and the purification and properties of the glycogen synthase [J]. *J Bacteriol*, 1973, 113(2): 63–873.
- [6] TAKAYAMA K, ARMSTRONG E L. Isolation, characterization, and function of 6-mycetyl-6'-acetyltrehalose in the H37Ra strain of *Mycobacterium tuberculosis* [J]. *Biochemistry*, 1976, 15(2): 441–446.
- [7] BECKER A, SCHLOEDER P, STEELE J E, et al. The regulation of trehalose metabolism in insects [J]. *Experientia*, 1996, 52(5): 433–439.
- [8] ROUSSEAU P, HALVORSON H O, BULLA L A J R, et al. Germination and outgrowth of single spores of *Saccharomyces cerevisiae* viewed by scanning electron and phase contrast microscopy [J]. *J Bacteriol*, 1972, 109(3): 1232–1238.
- [9] CABIB E, LELOIR L. The biosynthesis of trehalose-phosphate [J]. *J Biol Chem*, 1958, 231: 259–275.
- [10] MURPHY T A, WYATT G R. The enzymes of glycogen and trehalose and synthesis in silk moth fat body [J]. *J Biol Chem*, 1965, 240: 1500–1508.
- [11] EASTMOND P J, VAN DIJKEN A J, SPIELMAN M, et al. Trehalose-6-phosphate synthase 1, which catalyses the first step in trehalose synthesis, is essential for *Arabidopsis* embryo maturation [J]. *Plant J*, 2002, 29(2): 225–235.
- [12] CANDY D J, KILBY B A. The biosynthesis of trehalose in the locust fat body [J]. *Biochem J*, 1961, 78: 531–536.
- [13] BECKER A, SCHLÖDER P, STEELE J E, et al. The regulation of trehalose metabolism in insects [J]. *Experientia*, 1996, 52: 433–439.
- [14] ELBEIN A D, PAN Y T, PASTUSZAK I, et al. New insights on trehalose: a multifunctional molecule [J]. *Glycobiology*, 2003, 13(4): 17–27.
- [15] STEELE J E. Occurrence of a hyperglycemic factor in the corpus cardiacum of an insect [J]. *Nature*, 1961, 192: 680–681.
- [16] BOWERS W S, FRIEDMAN S. Mobilization of fat body glycogen by an extract of corpus cardiacum [J]. *Nature*, 1963, 198: 685.
- [17] SCARBOROUGH R M, JAMIESON G C, KALISH F, et al. Isolation and primary structure of two peptides with cardioacceleratory and hyperglycemic activity from the corpora cardiaca of *Periplaneta Americana* [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 1984, 81(17): 5575–5579.
- [18] GÄDE G, RINEHART K L JR. Amino acid sequence of a hypertrehalosaeic neuropeptide from the corpus cardiacum of the cockroach *Nauphoeta cinerea* [J]. *Biochem Biophys Res Commun*, 1986, 141(2): 774–781.
- [19] VAN LACRE A. Trehalose, reverse and/or stress metabolite? [J]. *FEMS Microbiol Rev*, 1989, 63: 201–210.

[5] 李金录, 李婉平, 韩占兵. 甘肃黄鸡随机扩增多态性 DNA 指纹分析 [J]. 甘肃畜牧兽医, 2000, 30(6): 1–3.

[6] F·奥斯卡. 精编分子生物学实验指南 [M]. 颜字颖, 等, 译. 北京: 科学出版社, 1998: 29–40.

[7] J·萨姆布鲁克, E·F·弗里奇, T·曼尼阿帝斯. 分子克隆实验指南 [M]. 2 版. 金冬雁, 黎孟枫, 等, 译. 北京: 科学出版社, 1996: 464–467.

[8] C·W·迪芬巴赫. PCR 技术实验指南 [M]. 北京: 科学出版社, 1999, 138–144.

[9] LYNCH M. The similarity index and DNA fingerprinting [J]. *Molecular Biology and Evolution*, 1990, 7: 478–484.

[10] 兰宏, 张文艳, 王文, 等. 滇金丝猴的随机扩增多态 DNA 遗传多样性分析 [J]. 中国科学 (C 辑), 1996, 26(3): 244–249.

[11] 何舜平, 王亚平, 陈宜瑜. 五种鲤科鱼类的 RAPD 分析兼论稀有鮈鲫的系统位置 [J]. 水生生物学报, 1997, 21(3): 262–267.

[12] 张建珍, 任俐, 郭亚平, 等. 山西省及邻近地区中华稻蝗 5 个种群 RAPD 分析及其亲缘关系 [J]. 遗传学报, 2004, 31(2): 159–165.

[13] WILLIAM S KLUG, MICHAEL R. Essentials of genetics [M]. Fourth Edition. Beijing: Higher Education Press, 2002: 392–415.

[14] 陈宜瑜. 淡水生态系统中的若干生物多样性问题 [J]. 生物科学信息, 1990, 2(1): 197–200.

[15] 施立明. 遗传多样性及其保存 [J]. 生物科学信息, 1990, 2(1): 158–164.