



昆虫海藻糖及其合成酶基因的特性与功能研究进展*

唐 斌^{1**} 徐青叶¹ 赵丽娜¹ 王世贵¹ 张 帆^{2***}

(1. 杭州师范大学生命与环境科学学院, 杭州 310036; 2. 北京市农林科学院植物保护环境保护所, 北京 100097)

摘 要 海藻糖广泛存在于细菌、真菌、昆虫、无脊椎动物和植物等大量生物中。它不仅可以作为昆虫的能量来源, 而且在抗逆等方面起着重要作用。海藻糖合成酶 (Trehalose-6-phosphate synthase, TPS) 是海藻糖合成过程中的一个关键酶。目前细菌、真菌和植物中都被发现和克隆, 但其不存在于哺乳动物中。海藻糖是昆虫的“血糖”, 主要通过海藻糖合成酶和海藻糖-6-磷酸酯酶 (Trehalose-6-phosphate phosphatase, TPP) 在脂肪体中催化合成。TPS 基因所编码的蛋白序列一般都包含两个保守的结构域: TPS 和 TPP, 分别对应着酵母中的 *OtsA* 和 *OtsB* 基因。昆虫海藻糖合成酶的基因表达和酶活性的变化与昆虫的多项生理过程有着密切的关系, 海藻糖合成酶有可能成为控制害虫的新靶标。

关键词 海藻糖, 海藻糖合成酶, 海藻糖-6-磷酸酯酶, 基因克隆

Progress in research on the characteristics and functions of trehalose and the *TPS* gene in insects

TANG Bin^{1**} XU Qing-Ye¹ ZHAO Li-Na¹ WANG Shi-Gui¹ ZHANG Fan^{2***}

(1. Hangzhou Key Laboratory of Animal Adaptation and Evolution, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China;

2. Institute of Plant and Environment Protection, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

Abstract Trehalose can be used as an energy source, plays an important role in stress tolerance and is found in bacteria, fungi, insects, invertebrates, plants and a large number of other organisms. Trehalose-6-phosphate synthase (TPS) is a key enzyme in trehalose synthesis that has been found and cloned in bacteria, fungi and plants but not in mammals. Trehalose is catalyzed in the fat body by trehalase synthase and trehalose-6-phosphatase (TPP) is the insect sugar. The protein sequences encoded by the *TPS* gene include two domains: TPS and TPP respectively, corresponding to the *OtsA* and *OtsB* genes in yeast. The discovery that *TPS* gene expression and enzyme activity changes are closely related to a number of physiological processes in insects which may lay the foundation for TPS as a new target for pest control.

Key words trehalose, trehalose-6-phosphate synthase, trehalose-6-phosphate phosphatase, gene cloning

海藻糖是昆虫血淋巴中的重要糖类物质, 存在于幼虫、蛹和成虫阶段 (Becker *et al.*, 1996; Elbein *et al.*, 2003)。海藻糖不仅可以作为能量

物质为昆虫的生长发育和生命活动提供所需能量, 而且在冷冻和干旱等逆境下可以大量合成, 保护机体免受环境胁迫, 从而提高昆虫的生命力

* 资助项目: 国家“973”计划项目 (2013CB127600); 国家自然科学基金项目 (31071731 和 31371996); 国家级大学生创新创业训练计划项目 (201410346006); 杭州市科技局计划项目 (20140432B01)

**E-mail: tbzm611@163.com

***通讯作者, E-mail: zf6131@263.net

收稿日期: 2014-03-14, 接受日期: 2014-05-05

和活动能力 (Thompson, 2003)。在昆虫体内, 海藻糖主要通过海藻糖合成酶 (Trehalose-6-phosphate synthase, TPS) 和海藻糖磷酸化酶 (Trehalose-6-phosphate phosphatase, TPP) 在脂肪体中合成, 再释放到血淋巴中, 通过淋巴循环输送到各个组织中发挥功能 (Thompson, 2003; Tang *et al.*, 2010)。

1 海藻糖的功能

海藻糖作为一种应激代谢产物, 其含量可随环境条件的变化而变化 (Laere, 1989)。如大肠杆菌 *Escherichia coli* 在高盐环境中会积累海藻糖, 从而获得耐渗透压的特性 (Strom *et al.*, 1986); 海藻糖还能作为能量的储存物质和碳源参与代谢 (Argüelles, 2000)。此外, 高浓度的海藻糖也能增加酿酒酵母 *Saccharomyces cerevisiae* 对热、冷、营养缺乏、缺水、氧化剂等多种不良刺激的耐受性 (Argüelles, 2000; Elbein *et al.*, 2003; Bonnett, 2012); 其次, 在酵母中海藻糖还作为信号分子调控了糖酵解过程 (Argüelles, 2000; Bonini *et al.*, 2000)。生物在干旱环境下生存的能力被证实与海藻糖的大量合成及高浓度有着密切的联系 (Mitsumasu *et al.*, 2010)。酵母的耐冻性与胞内海藻糖含量紧密相关, 海藻糖能保护细胞免受冻伤 (周洁, 2005); 微生物等在高盐碱环境中积累海藻糖使其具备高渗透压耐受性, 海藻糖起到保护生物膜的完整性和维持生物活性的作用 (Lopez *et al.*, 2007; Jain and Roy, 2009)。再次, 热激反应刺激也导致海藻糖的积累, 如在白色念珠菌 *Candida albicans* 中发现, 海藻糖能提高其抵御氧化物毒害的能力 (Alvarez-Peral *et al.*, 2002); 而且海藻糖具有防护 DNA 免受辐射损害的功效 (Yoshinaga *et al.*, 1997)。综上所述, 海藻糖是许多生物的抗逆代谢物, 在生物抗逆中起着重要作用。

同样在昆虫中, 当进行某些耗能运动时 (例如飞行) 会导致海藻糖的水平急剧下降, 这表明海藻糖可以作为葡萄糖的储备形式用于提供能

量 (于彩虹等, 2008)。同样, 海藻糖在昆虫中的生理作用并不仅仅局限于能量储备, 海藻糖在异色瓢虫 *Harmonia axyridis* 短时低温储存中还发挥着特性, 对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 滞育蛹的抗寒机制有重要作用 (赵静等, 2010; 秦资等, 2012)。许多昆虫已经开展了滞育理的研究发现, 在滞育型和非滞育型棉铃虫 *H. armigera* 中, 海藻糖含量有显著差异, 当注射滞育激素打破滞育后, 海藻糖的含量急剧下降 (Xu *et al.*, 2009)。在既具有夏滞育又有冬滞育的葱蝇 *Delia antiqua* 中, 也发现了这一现象 (Nomura and Ishikawa, 2001; 李源等, 2013)。由此可以推测, 海藻糖对昆虫的滞育和抗逆同样具有重要的作用, 可保护蛋白质和稳定细胞结构。

2 昆虫海藻糖的合成途径

海藻糖的生物合成途径在不同的生物体内并不完全相同。目前发现至少有 5 种不同的海藻糖合成途径, 分别为海藻糖合成酶 (Trehalose-6-phosphate synthase, 简称 TPS) /海藻糖-6-磷酸酯酶 (Trehalose-6-phosphate phosphatase, 简称 TPP) 途径、TS (Trehalose synthase) 途径、TreY/TreZ (Maltooligosyl trehalose synthase/maltooligosyl trehalose trehalohydrolase) 途径、TreP (Trehalose phosphorylase) 途径和 TreT (Trehalose glycosyltransferring synthase) 途径 (Nelson *et al.*, 2006)。在 5 种海藻糖合成途径中, 研究最多和应用最广泛的是 TPS/TPP 途径。

TPS/TPP 途径进行的反应是由海藻糖合成酶 (TPS) 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 (TPP) 水解 6-磷酸海藻糖生成海藻糖 (Strom and Kaasen, 1993), 具体的合成途见图 1。

此反应最初在酵母中发现, 随后在包括昆虫在内的很多其他生物中也都有发现。而在植物和酵母中都发现了多个 TPS 和 TPP 基因, 但随着许多昆虫基因测序的完成, 目前仅发现和克隆出 TPS 基因, 并没有发现昆虫中存在另外的 TPP

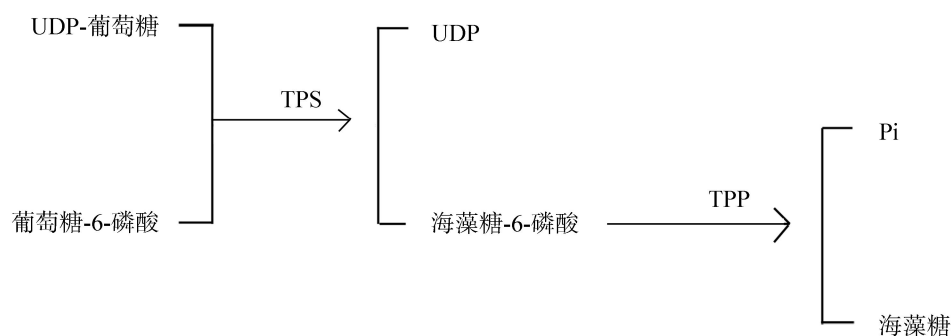


图 1 昆虫海藻糖的合成途径（源自于彩虹等，2008）

Fig. 1 The pathway of trehalose synthesis in insects (from Yu *et al.*, 2008)

基因，因此昆虫是否同样通过 TPS/TPP 途径合成海藻糖还有待实验证明。

3 昆虫海藻糖合成酶的基因克隆及特性

3.1 昆虫海藻糖合成酶的基因克隆

到目前为止，近 40 种昆虫的海藻糖合成酶基因被克隆，如埃及伊蚊 *Aedes aegypti*、黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* (Chen *et al.*, 2002)、东亚飞蝗 *Locusta migratoria* (崔淑燕, 2008)、赤拟谷盗 *Tribolium castaneum*、丽蝇蛹集金小蜂 *Nasonia vitripennis*、致倦库蚊 *Culex pipiens quinquefasciatus*、甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* (Tang *et al.*, 2010)、棉铃虫 *H. armigera* (Xu *et al.*, 2009)、褐飞虱 *Nilaparvata lugens* (陈静, 2010; Chen *et al.*, 2010)、红褐斑腿蝗 *Catantops pinguis* (Tang *et al.*, 2011)、冈比亚按蚊 *Anopheles gambiae*、白背飞虱 *Sogatella furcifera* (张道伟等, 2012) 及葱蝇 *D. antiqua* (李源等, 2013) 等 (表 1)。

昆虫的海藻糖合成酶基因的编码产物最长达 850 个氨基酸，包括两个非常保守的 TPS 和

TPP 结构域 (唐斌, 2008)，而这两个结构域对应着酵母中的 *TPS* (*OtsA*) 和 *TPP* (*OtsB*) 基因 (Cui and Xia, 2009)。但是昆虫中却没有发现单独的 *TPP* 基因，那么是否说明昆虫的 *TPS* 基因具有不同的剪接功能，从而可以分别行使 TPS 和 TPP 的功能参与海藻糖的合成。现有的研究证明有这种可能性，如从棉铃虫 *H. armigera* 和甜菜夜蛾 *S. exigua* 中不仅克隆出包含 TPS 和 TPP 两个保守结构域的基因 (序列登陆号分别为 EU878265 和 EF051258)，同时分别克隆出包含 TPS 保守结构域的 *TPS* 基因，其编码的蛋白长度分别为 536 aa (DQ086235) 和 588 aa (FJ792706)。在蓝蟹 *Callinectes sapidus* 中，克隆出了 4 种不同长度的基因 *CasTPS-mus1*, -1a, -1b, -1c (序列登录号分别为 EU910087, EU910088, EU910089 和 EU910090)，其中 *CasTPS-mus-1*, -1b 包含 TPS 和 TPP 两个保守结构域，-1a, -1c 仅含 TPS 保守结构域，并且 *CasTPS-1b* 在蓝蟹 *C. sapidus* 的血细胞中已被检测到 (Shi and Chung, 2014)。

另外，以甲壳纲的蚤状溞 *Daphnia pulex* 作为外群，对昆虫海藻糖合成酶进行聚类分析的结果表明，已知同一个目或相近昆虫的 *TPS*

* 资助项目：国家“973”计划项目 (2013CB127600)；国家自然科学基金项目 (31071731 和 31371996)；国家级大学生创新创业训练计划项目 (201410346006)；杭州市科技局计划项目 (20140432B01)

**E-mail: tbzm611@163.com

***通讯作者，E-mail: zf6131@263.net

收稿日期：2014-03-14，接受日期：2014-05-05

基因都能很好聚集在一起, 具有比较高的同源性。同样也发现了另外的一种情况, 等翅目昆虫中的台湾家白蚁 *Coptotermes formosanus* 的 *TPS* 基因, 与其它昆虫乃至外群物种蚤状蝽 *D. pulex* 不能聚类在一起 (图 1)。该结果表明某

些昆虫中应该存在另外一个 *TPS* 基因, 推测昆虫的海藻糖合成酶基因在进化过程中可能演化出两个 *TPS* 基因, 因而昆虫的海藻糖合成可能存在新的合成途径, 但这些尚需进一步深入的研究。

表 1 主要几种昆虫海藻糖合成酶基因及其编码蛋白的特性

Table 1 Characteristics of some insect trehalose-6-phosphasynthetase genes and proteins

物种 Organism	基因名称 Gene name	GenBank 登录号 GenBank accession no.	氨基酸数 Number of amino acids	分子量 Mw(ku)	等电点 pI	糖基化位点数 Number of N-glycosylation sites	文献 References
葱蝇 <i>Delia antiqua</i>	<i>DanTPS1</i>	JX681124	815	91.2	5.96	2	李源等, 2013
异色瓢虫 <i>Harmonia axyridis</i>	<i>HaxTPS</i>	FJ501960	805	90.58	6.15	2	秦资等, 2012
白背飞虱 <i>Sogatella furcifera</i>	<i>SfuTPS</i>	JQ013797	807	90.372	6.08	3	张道伟等, 2012
褐飞虱 <i>Nilaparvata lugens</i>	<i>NluTPS</i>	ACV20871	807	90.5	6.14	3	陈静, 2010
红褐斑腿蝗 <i>Catantops pinguis</i>	<i>CpiTPS</i>	ACV32626	809	91.129	6.25	2	Tang <i>et al.</i> , 2011
豌豆蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>ApiTPS</i>	XP_001944221	797	89.598	5.87	4	来源于 NCBI From NCBI
东亚飞蝗 <i>Locusta migratoria manilensis</i>	<i>LmiTPS</i>	ABV44614	813	91.685	6.12	1	崔淑燕, 2008 ;Xia and Cui, 2009
埃及伊蚊 <i>Aedes aegypti</i>	<i>AaeTPS</i>	XP_001657813	813	91.950	6.41	6	来源于 NCBI From NCBI
果蝇 <i>Drosophila melanogaster</i>	<i>DmeTPS</i>	NP_608827	809	91.135	6.40	1	来源于 NCBI From NCBI
赤拟谷盗 <i>Tribolium castaneum</i>	<i>TcaTPS</i>	XP_975776	828	93.072	6.58	2	来源于 NCBI From NCBI
金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i>	<i>NviTPS</i>	XP_001603693	798	89.751	6.74	3	来源于 NCBI From NCBI
意大利蜜蜂 <i>Apis mellifera</i>	<i>AmeTPS</i>	XP_392397	764	86.383	6.19	3	来源于 NCBI From NCBI
致倦库蚊 <i>Culex pipiens quinquefasciatus</i>	<i>CquTPS</i>	XP_001850998	829	93.66	6.30	4	来源于 NCBI From NCBI

甜菜夜蛾 <i>Spodoptera exigua</i>	<i>SexTPS</i>	ABM66814	826	92.65	6.69	3	Tang <i>et al.</i> , 2010
棉铃虫 <i>Helicoverpa armigera</i>	<i>HarTPS</i>	EU878265	826	92.61	6.79	3	Xu <i>et al.</i> , 2009
冈比亚按蚊 <i>Anopheles gambiae</i>	<i>AgaTPS</i>	XP_317243	816	92.024	6.27	3	

续表 1 (Table 1 continued)

物种 Organism	基因名称 Gene name	GenBank 登录号 GenBank accession no.	氨基酸数 Number of amino acids	分子量 Mw(ku)	等电点 pI	糖基化位点数 Number of N-glycosylation sites	文献 References
台湾家白蚁 <i>Coptotermes formosanus</i>	<i>CfoTPS</i>	JN565076	544	61.90	6.45	1	来源于 NCBI From NCBI
佛罗里达弓背蚁 <i>Camponotus floridanus</i>	<i>CflTPS</i>	GL441177	608	68.428	5.73		来源于 NCBI From NCBI
切叶蜂 <i>Megachile rotundata</i>	<i>MroTPS</i>	XM003702367	790	89.111	6.45	4	来源于 NCBI From NCBI
欧洲熊蜂 <i>Bombus terrestris</i>	<i>BteTPS</i>	XM003396060	803	90.728	6.34	4	来源于 NCBI From NCBI
丽蝇蛹集金小蜂 <i>Nasonia vitripennis</i>	<i>NviTPS</i>	XM001603643	798	89.751	6.74	3	来源于 NCBI From NCBI
猫栉首蚤 <i>Ctenocephalides felis</i>	<i>CfeTPS</i>	AFP67548	824	92.878	6.50	3	来源于 NCBI From NCBI
大红斑蝶 <i>Danaus plexippus</i>	<i>DplTPS</i>	AGBW01002884	734	82.583	6.04	5	来源于 NCBI From NCBI
家蚕 <i>Bombyx mori</i>	<i>BmoTPS</i>	XM004926755	829	98.586	6.83	2	来源于 NCBI From NCBI
体虱 <i>Pediculus humanus corporis</i>	<i>PhuTPS</i>	XM002433015	800	90.923	6.28	2	来源于 NCBI From NCBI
豌豆长管蚜 <i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>ApiTPS</i>	XM001944186	797	89.598	5.87	4	来源于 NCBI From NCBI
地中海实蝇 <i>Ceratitis capitata</i>	<i>CcaTPS</i>	XM004536149	835	94.299	6.53	2	来源于 NCBI From NCBI
拟果蝇 <i>Drosophila simulans</i>	<i>DsiTPS</i>	XM002078082	809	91.135	6.27	2	来源于 NCBI From NCBI
嗜凤梨果蝇 <i>Drosophila ananassae</i>	<i>DanTPS</i>	XM001965203	809	91.180	6.40	1	来源于 NCBI From NCBI

山松大小蠹 <i>Dendroctonus ponderosae</i>	<i>DpoTPS</i>	KB740989	862	96.796	6.21	1	来源自 NCBI From NCBI
---	---------------	----------	-----	--------	------	---	-----------------------

3.2 昆虫海藻糖合成酶基因的组织定位及基因结构

海藻糖合成酶主要存在于昆虫的脂肪体内 (Thompson, 2003)。在甜菜夜蛾 *S. exigua* 中, 海藻糖合成酶基因主要在脂肪体和卵巢中表达 (Tang *et al.*, 2010); 而在东亚飞蝗 *L. migratoria* 中, 发现海藻糖合成酶除在脂肪体外, 在肠道、血液和腿部肌肉中都有表达 (崔淑燕, 2008), 这一结果在蓝蟹 *C. sapidus* 中也得到了验证 (Shi and Chung, 2014)。通过东亚飞蝗 *L. migratoria* 的 TPS 蛋白进行 Signal P 分析, 结果发现其海藻糖合成酶为非分泌型蛋白 (崔淑燕, 2008)。在褐飞虱 *N. lugens* 中, 通过 RT-PCR 对脂肪体、卵巢、中肠、表皮的 TPS 表达进行分析发现, TPS 在脂肪体中有大量表达, 在中肠和卵巢的表达量次之, 在表皮中基本不表达 (陈静, 2010)。

对海藻糖合成酶基因结构分析的结果表明: 部分真核生物细胞中原大肠杆菌 *OtsA* 基因编码的 TPS 蛋白基因和 *OtsB* 基因编码的 TPP 蛋白基因, 在长期进化过程中已经发生基因融合, 两个外显子共同编码真核生物海藻糖合成酶。同样, 对模式昆虫的 TPS 基因组全长和基因结构分析发现, 黑腹果蝇 *D. melanogaster*、赤拟谷盗 *T. castaneum*、冈比亚按蚊 *A. gambiae*、意大利蜜蜂 *Apis mellifera* 和甜菜夜蛾 *S. exigua* 的 TPS 基因分别包含了 3、4、5、9 和 12 个外显子 (唐斌, 2008), 其中甜菜夜蛾 *S. exigua* TPS 基因的第 1、第 2 和第 8 个内含子序列较长, 分别达到 5 183 bp, 2 684 bp 和 1 766 bp。

3.3 昆虫海藻糖合成酶及其编码蛋白的结构与性质

不同昆虫的海藻糖合成酶基因同源性较高, 蛋白质序列相似度较高, 无信号肽和跨膜结构域。海藻糖合成酶的氨基酸数在 800 个以上, 并且一般具有两个保守结构域: TPS 和 TPP。海藻糖合成酶的相对分子质量 (Mw) 一般在 90 ku

左右, 等电点 (pI) 为 5~8 左右, 一般包括 1 至 6 个潜在的 N 糖基化位点 (图 2)。

4 海藻糖合成酶的活性及功能

4.1 海藻糖合成酶的活性

在昆虫中, 海藻糖合成酶在激素的调控下通常在脂肪体中催化海藻糖合成 (Mariano *et al.*, 2009)。Steele (1961) 发现, 向美洲大蠊 *Periplaneta americana* 注射心侧体的抽提液时, 体内血液中的海藻糖水平会明显升高, 表明心侧体含有某种激素, 他将此激素称为血糖上升激素。Bowers 和 Friedman (1963) 在伪死人头蟑螂 *Blaberus discoidalis* 中也测得了该激素。在一定的生理条件下, 神经肽 (Hypertre-halosaemic) 从心侧体中释放到血液中, 能激活脂肪体中海藻糖的合成, 随后并将其释放到血液中, 然而心侧体血糖上升激素并非在所有的昆虫中都有使血糖上升的效果。在飞蝗中, 该激素使蝗虫的磷酸化酶活性化, 脂肪体中糖原的蓄积量减少。另外, 在惜比古天蚕 *Hyalophora cecropia* 一类的鳞翅目昆虫中, 心侧体抽提液完全没有提升血糖上升效果, 磷酸化酶也没被活化 (Haruka, 1986)。Manuel 等 (2013) 用高静水压刺激墨西哥按实果蝇 *Anastrepha ludens* 幼虫, 发现较高的静水压可以诱导墨西哥按实果蝇 *A. ludens* 幼虫体内海藻糖-6-磷酸合成酶的高表达。而在异色瓢虫 *H. axyridis* 中, 低温同样能够诱导 TPS 的表达, 促进其合成海藻糖 (秦资等, 2012)。以上研究表明, 在环境胁迫条件下, 海藻糖合成酶基因通过激素的调控可被活化, 导致海藻糖合成的增加。

4.2 昆虫海藻糖合成酶的功能研究

在飞行及其他需要能量的活动中, 昆虫体内海藻糖的含量会迅速下降, 这表明海藻糖可以通过转变为葡萄糖, 进而为能量代谢提供底物 (Elbein *et al.*, 2003)。相关的研究同时发现,

海藻糖和 6-磷酸海藻糖还可以帮助黑腹果蝇 *D. melanogaster* 度过缺氧干燥等的不利境遇 (Chen and Haddad, 2004 ; Thorat, 2012)。此外, 在昆虫取食食物后, 其体内血液中的葡萄糖浓度会暂时升高, 葡萄糖在海藻糖合成酶的作用下合成为海藻糖 (张道伟等, 2012)。TPS 基因能够通过改变 TPS 的表达量来调节体内海藻糖的含量, 使其适应生长发育 (Tang *et al.*, 2010)。在蛹期

及昆虫的静止期, 昆虫海藻糖的含量均高于正常水平 (Wyatt, 1967), 这可能是由于昆虫在化蛹前通过 TPS 大量表达, 促进海藻糖合成, 导致蛹期高含量的海藻糖, 作为蛋白稳定剂, 可以保护昆虫免受外界干扰, 使昆虫顺利的完成形态转换及度过不良环境 (秦资等, 2012)。Chen 等 (2002) 对黑腹果蝇中海藻糖合成酶基因的

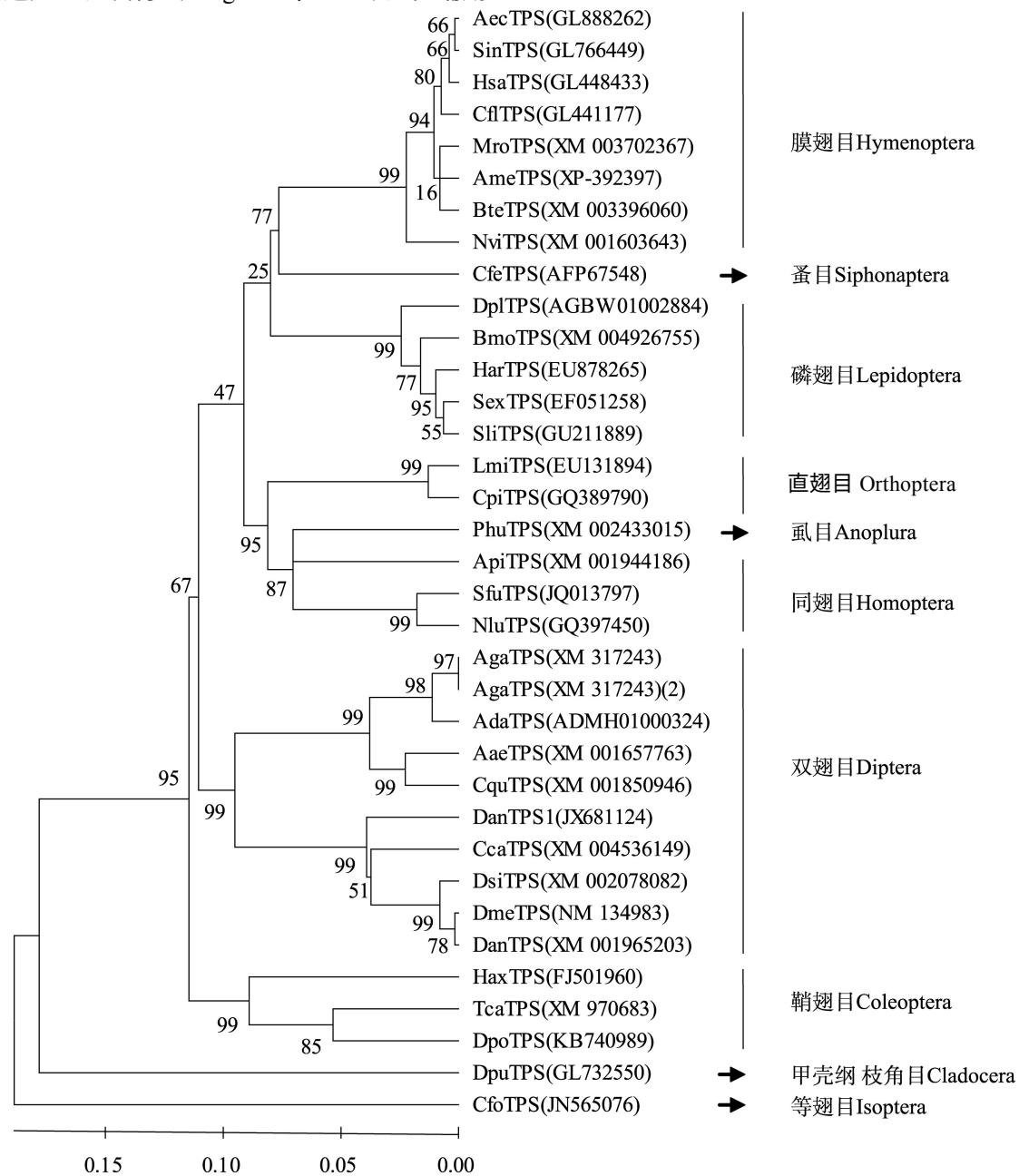


图 2 不同昆虫海藻糖合成酶的聚类分析

Fig. 2 Clustering analysis of trehalose-6-phosphate synthases in different insects

注: 相关符号分别代表物种名缩写加基因名, 如AecTPS(GL888262)代表切叶蚁*Acromyrmex echinator*的TPS基因, 括号

中为Genebank登录序列号,下同;其它分别为SinTPS:红火蚁*Solenopsis invicta*; HsaTPS: 印度跳蚁*Harpegnathos saltator*; CflTPS: 佛罗里达弓背蚁*C. floridanus*; MroTPS: 切叶蜂*M. rotundata*; AmeTPS: 意大利蜜蜂*A. mellifera*; BteTPS: 欧洲熊蜂*B. terrestris*; NviTPS: 丽蝇蛹集金小蜂*N. vitripennis*; CfeTPS: 猫栉首蚤*C. felis*; DplTPS: 大红斑蝶*D. plexippus*; BmoTPS: 家蚕*B. mori*; HarTPS: 棉铃虫*H. armigera*; SexTPS: 甜菜夜蛾*S. exigua*; SliTPS: 斜纹夜蛾*Spodoptera litura*; LmiTPS: 东亚飞蝗*L. migratoria manilensis*; CpiTPS: 红褐斑腿蝗*C. pinguis*; PhuTPS: 体虱*P. humanus corporis*; ApiTPS: 豌豆长管蚜*A. pisum*; SfuTPS: 白背飞虱*S. furcifera*; NluTPS: 褐飞虱 *N. lugens*; AgaTPS: 冈比亚按蚊*A. gambiae*; AaeTPS: 埃及伊蚊*A. aegypti*; CquTPS: 致倦库蚊*C. quinquefasciatus*; DanTPS: 葱蝇*D. antiqua*; CcaTPS: 地中海实蝇*C. capitata*; DsiTPS: 拟果蝇*D. simulans*; AdgTPS: 达氏按蚊*Anopheles darling*; DmeTPS: 黑腹果蝇*D. melanogaster*; DanTPS: 嗜凤梨果蝇*D. ananassae*; HaxTPS: 异色瓢虫*H. axyridi*; TcaTPS: 赤拟谷盗*T. castaneum*; DpoTPS: 山松大小蠹*D. ponderosae*; DpuTPS: 淡水枝角水蚤*Daphnia pulex*; CfoTPS: 台湾家白蚁*C. formosanus*(Cfo).

The related letters represent the abbreviations of species name and gene name, such as AecTPS(GL888262) represents the *TPS* gene of *Acromyrmex echinator*, the content of parentheses means the Genebank number from NCBI. And other else.

功能进行研究中发现,诱导 *TPS* 基因表达后海藻糖含量升高,并且与其对缺氧的耐受力有关,一旦将 *TPS* 基因突变能导致幼虫死亡,这些结果在甜菜夜蛾 *S. exigua* 和褐飞虱 *N. lugens* 中得到了验证 (Chen *et al.*, 2010; Tang *et al.*, 2010)。同样,将果蝇 *TPS* 基因转入人的 HEK-293 细胞中,不但能提高海藻糖含量,还能增强其耐氧能力。分析这种保护机制可能与蛋白变性程度降低有关,既细胞能够通过蛋白质-海藻糖相互作用提高缺氧压力下的细胞恢复能力 (Chen *et al.*, 2003)。

5 小结与展望

目前,人们对于海藻糖合成酶基因的研究,还是相对较少,尤其对昆虫体内的海藻糖合成酶种类、基因的特性及通过怎样的途径合成海藻糖还需要做进一步深入的研究。海藻糖合成酶基因是合成海藻糖的关键酶,在昆虫的生长及抗逆性等方面具有重要的调节作用。因此,一方面可以通过某个发育阶段或者某个特殊组织中海藻糖合成酶的活性和海藻糖及葡萄糖含量变化来研究 *TPS* 的功能,探讨通过诱导 *TPS* 基因的表达来提高昆虫快速抵御外界不良环境的分子机理,为培育高抗逆的天敌昆虫提供理论依据。另一方面,既然 *TPS* 对于昆虫的生长和发育非常重要,一旦 *TPS* 的表达被抑制可导致昆虫的死亡,并且 *TPS* 基因不存在于人等哺乳动物中,*TPS* 可以作为害虫防治的安全靶标。

参考文献 (References)

Alvarez-Peral FJ, Zaragoza O, Pedreno Y, Argüelles JC, 2002.

Protective role of trehalose during severe oxidative stress caused by hydrogen peroxide and the adaptive oxidative stress response in *Candida albicans*. *Microbiology*, 148(8): 2599–2606.

Argüelles JC, 2000. Physiological roles of trehalose in bacteria and yeasts: a comparative analysis. *Arch Microbiol.*, 174(4): 217–224.

Becker A, Schlöder P, Steele JE, Wegener G, 1996. The regulation of trehalose metabolism in insects. *Experientia*, 52(5): 433–439.

Bonini BM, Van Vaeck C, Larsson C, Gustafsson L, Ma P, Winderickx J, Van Dijck P, Thevelein JM, 2000. Expression of *Escherichia coli* *ostA* in a *Saccharomyces cerevisiae* *tps1* mutant restores trehalose 6-phosphate levels and partly restores growth and fermentation with glucose and control of glucose influx into glycolysis. *Biochem. J.*, 350: 261–268.

Bonnett TR, Robert JA, Pitt C, Fraser JD, Keeling CI, Bohlmann J, Huber DP, 2012. Global and comparative proteomic profiling of overwintering and developing mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Curculionidae), larvae. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 42(12): 890–901.

Bowersw S, Friedman S, 1963. Mobilization of fat body glycogen by an extract of corpus cardiacum. *Nature*, 198: 685.

Chen J, Zhang D, Yao Q, Zhang J, Dong X, Tian H, Chen J, Zhang W, 2010. Feeding-based RNA interference of a trehalose phosphate synthase gene in the brown planthopper, *Nilaparvata lugens*. *Insect Molecular Biology*, 19(6): 777–786.

Chen Q, Behar KL, Xu T, Fan C, Haddad GG, 2003. Expression of *Drosophila* trehalose-phosphate synthase in HEK-293 cells increases hypoxia tolerance. *J. Biol. Chem.*, 278(49): 49113–49118.

Chen Q, Haddad GG, 2004. Role of trehalose phosphate synthase and trehalose during hypoxia: from flies to mammals. *J. Exp. Biol.*, 207(18): 3125–3129.

Chen Q, Ma E, Behar KL, Xu T, Haddad GG, 2002. Role of trehalose phosphate synthase in anoxia tolerance and development in *Drosophila melanogaster*. *J. Biol. Chem.*, 277(5): 3274–3279.

- Cui SY, Xia YX, 2009. Isolation and characterization of the trehalose-6-phosphate synthase gene from *Locusta migratoria manilensis*. *Insect Science*, 16(4): 287–295.
- Elbein AD, Pan YT, Pastuszak I, Carroll D, 2003. New insights on trehalose: a multifunctional molecule. *Glycobiology*, 13(4): 17–27.
- Haruka C, 1986. Blood sugar. *Communication of Sericultural Science*, 4: 9–18.
- Jain NK, Roy I, 2009. Effect of trehalose on protein structure. *Protein Sci.*, 18(1): 24–36.
- Laere AV, 1989. Trehalose, reserve and/or stress metabolite. *FEMS Microbiol. Rev.*, 63(3): 201–210.
- Lopez MF, Manner P, Willmann A, Hampp R, Nehls U, 2007. Increased trehalose biosynthesis in Hartig net hyphae of ectomycorrhizas. *New Phytol.*, 174(2): 389–398.
- Manuel A, Vargas O, Rodolfo QC, Rosa M, Oliart R, Javier De la CM, José A, Ramírez de L, Hugo SG, 2013. High hydrostatic pressure induces synthesis of heat-shock proteins and trehalose-6-phosphate synthase in *Anastrepha ludens* larvae. *Arch Insect Biochem.*, 82(4): 196–212.
- Mariano AC, Santos R, Gonzalez MS, Feder D, Machado EA, Pascarelli B, Gondim KC, Meyer-Fernandes JR, 2009. Synthesis and mobilization of glycogen and trehalose in adult male *Rhodnius prolixus*. *Arch Insect Biochem.*, 72(1): 1–15.
- Mitsumasa K, Kanamori Y, Fujita M, Iwata K, Tanaka D, Kikuta S, Watanabe M, Cornette R, Okuda T, Kikawada T, 2010. Enzymatic control of anhydrobiosis-related accumulation of trehalose in the sleeping chironomid, *Polypedilum vanderplanki*. *FEBS J.*, 277(20): 4215–4228.
- Nelson A, Alfredo MV, Enrique M, Gabriel I, 2006. Insights on the evolution of trehalose biosynthesis. *BMC Evolutionary Biology*, 6:109.
- Nomura M, Ishikawa Y, 2001. Dynamic changes in cold hardiness, high-temperature tolerance and trehalose content in the onion maggot, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae), associated with the summer and winter diapause. *Applied Entomology and Zoology*, 36(4): 443–449.
- Strøm AR, Kaasen I, 1993. Trehalose metabolism in *Escherichia coli*: stress protection and stress regulation of gene expression. *Mol. Microbiol.*, 8(2): 205–210.
- Shi Q, Chung JS, 2014. Trehalose metabolism in the blue crab *Callinectes sapidus*: isolation of multiple structural cDNA isoforms of trehalose-6-phosphate synthase and their expression in muscles. *Gene*, 536(1): 105–113.
- Singer MA, Lindquist S, 1998. Thermotolerance in *Saccharomyces cerevisiae*: the Yin and Yang of trehalose. *Trends Biotechnol.*, 16(11): 460–468.
- Steele JE, 1961. Occurrence of a hyperglycemic factor in the corpus cardiacum of an insect. *Nature*, 192: 680–681.
- Strom AR, Falkenberg P, Landfald B, 1986. Genetics of osmoregulation in *Escherichia coli*: Uptake and biosynthesis of organic osmolytes. *FEMS Microbiology Letter*, 2: 79–86.
- Tang B, Chen J, Yao Q, Pan ZQ, Xu WH, Wang SG, Zhang WQ, 2010. Characterization of a trehalose-6-phosphate synthase gene from *Spodoptera exigua* and its function identification through RNA interference. *J. Insect Physiol.*, 56(7): 813–821.
- Tang B, Zheng HZ, Xu Q, Zou Q, Wang GJ, Zhang F, Wang SG, Zhang ZH, 2011. Cloning and pattern of expression of trehalose-6-phosphate synthase cDNA from *Catantops pinguis* (Orthoptera: Catantopidae). *Eur. J. Entomol.*, 108: 355–363.
- Thompson SN, 2003. Trehalose-the insect ‘ blood ’ sugar. *Adv. Insect Physiol.*, 31: 203–285.
- Thorat LJ, Gaikwad SM, Nath BB, 2012. Trehalose as an indicator of desiccation stress in *Drosophila melanogaster* larvae: A potential marker of anhydrobiosis. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 419(4): 638–642.
- Xu J, Bao B, Zhang ZF, Yi YZ, Xu WH, 2000. Identification of a novel gene encoding the trehalose phosphate synthase in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *Glycobiology*, 19(3): 250–257.
- Yoshinaga K, Yoshioka H, Kurosaki H, Hirasawa M, Uritani M, Hasegawa K, 1997. Protection by trehalose of DNA from radiation damage. *Biosci. Biotechnol. Biochem.*, 61 (1): 160–161.
- 陈静, 2010. 褐飞虱遗传多样性及其海藻糖合成酶基因功能分析. 博士学位论文. 广州: 中山大学. [Chen J, 2010. Genetic diversity and functional analysis of a trehalose phosphate synthase gene of *Nilaparvata lugens*. Ph. D. Dissertation. Guangzhou: Sun Yat-sen University.]
- 崔淑燕, 2008. 东亚飞蝗海藻糖合成酶基因的克隆与研究. 硕士学位论文. 重庆: 重庆大学. [Cui SY, 2008. Isolation, cloning and functional analysis of trehalose-6-phosphate synthase from *Locusta migratoria manilensis*. Master Degree Thesis. Chongqing: Chongqing University.]
- 李源, 郝友进, 张玉娟, 司风玲, 陈斌, 2013. 葱蝇海藻糖-6-磷酸合成酶基因的克隆、序列分析及滞育相关表达. *昆虫学报*, 56(4): 329–338. [Li Y, Hao YJ, Zhang YJ, Si FL, Chen B, 2013. Cloning, bioinformatic analysis and diapause-related expression of trehalose-6-phosphate synthase gene from the onion maggot, *Delia antiqua* (Diptera: Anthomyiidae). *Acta Entomologica Sinica*, 56(4): 329–338.]
- 秦资, 王魁, 魏萍, 徐彩娣, 唐斌, 张帆, 2012. 异色瓢虫海藻糖合成酶基因的克隆及低温诱导表达分析. *昆虫学报*, 55(6): 651–658.

- [Qin Z, Wang S, Wei P, Xu CD, Tang B, Zhang F, 2012. Molecular cloning and cold-induced expression of trehalose-6-phosphate synthase gene in *Harmonia axyridis*(Coleoptera: Coccinellidae). *Acta Entomologica Sinica*, 55(6): 651-658.]
- 唐斌, 2008. 甜菜夜蛾(*Spodoptera exigua*)几丁质合成通路中重要基因的特性与转录调控初步研究. 博士学位论文. 广州: 中山大学. [Tang B, 2008. Studies on the characteristic ad transcriptional regulation of important genes in chitin biosynthesis pathway of *spodoptera exigua*. Ph. D. Dissertation. Guangzhou: Sun Yat-sen University.]
- 于彩虹, 卢丹, 林荣华, 王晓军, 姜辉, 赵飞, 2008. 海藻糖-昆虫的血糖. *昆虫知识*, 45(5): 832-837. [Yu CH, Lu D, Lin RH, Wang XJ, Jiang H, Zhao F, 2008. Trehalose-the blood sugar in insects. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(5): 832-837.]
- 赵静, 陈珍珍, 曲建军, 张帆, 印象初, 许永玉, 2010. 异色瓢虫成虫冷驯化反应及体内几种酶活力的相关变化. *昆虫学报*, 53(2): 147-153. [Zhao J, Chen ZZ, Qu JJ, Zhang F, Yin XC, Xu YY, 2010. Responses of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) adults to cold acclimation and the related changes of activities of several enzymes in their bodies). *Acta Entomologica Sinica*, 53(2): 147-153.]
- 张道伟, 陈静, 郭玉双, 2012. 白背飞虱海藻糖合成酶基因的克隆及序列分析. *黑龙江农业科学*, (5): 14-19. [Zhang DW, Chen J, Guo YS, 2012. Cloning and sequence analysis of trehalose phosphate synthase gene from *sogatella furcifera*. *Heilongjiang Agricultural Science*, (5): 14-19.]
- 周洁, 2005. 海藻糖对酵母抗冻能力的影响. 硕士学位论文. 江苏: 江南大学. [Zhou J, 2005. Effects of trehalose on the freeze tolerance of yeast. Master Degree Thesis. Jiangsu: Jiangnan University.]