

동 · 물 · 학 · 논 · 단

곤충의 저장단백질(Insect Storage Protein)



서 숙 재

1970~1974 경상대학교 과학교육과, 생물전공 (이학사)
 1980~1982 경상대학교 대학원 생물학과 (이학석사)
 1982~1988 고려대학교 대학원 생물학과 (이학박사)
 1989~1990 미농무성 곤충연구소 (플로리다) (Postdoc)
 1983~현재 경상대학교 생물학과 교수

1. 곤충의 저장단백질이란 무엇인가?

곤충의 저장단백질은 종령유충의 지방체에서 합성되어 혈림프로 방출됨으로서 종령기에 총단백질량의 60~70%를 차지하는 주요단백질이다 (Kinneer and Thomson, 1975). 취식기의 말기와 전용기에 저장단백질은 다시 혈림프로부터 선택적으로 지방체내로 흡수되어 단백질과립으로 축적되었다가 (Ueno and Natori, 1982; Kim *et al.*, 1989; Seo and Kim, 1988) 성충 발달동안 새로운 조직 형성에 이용되어 소모된다 (Robert and Brock, 1981; Levenbook, 1985). 한편 혈림프에 존재하는 저장단백질이 번데기 시기에도 완전히 흡수되지 않고 번데기 말기까지 혈림프에 존재하는 종류의 곤충도 있다 (Kramer *et al.*, 1980; Ueno and Natori, 1982; Kim *et al.*, 1989).

저장단백질의 특징은 일반적으로 한 종의 곤충에서 1~4 종류가 존재하는데 분자량은 약 500 kDa이고, 70~85 kDa되는 소단위로 구성된 hexamer이다. 기타 화학적 구성으로는 탄수화

물 함량이 전체단백질의 0.4~4% 정도 포함되어 있으며, 지질 함량은 1~2%로 보고되어 있다. 예외적으로 풀무치 (*Locusta migratoria*)에서 탄수화물 함량이 19%, 지질 함량이 4%에 달하는 저장단백질도 있다 (Levenbook, 1985).

아미노산 조성은 공통적으로 모든 저장단백질에서 아스파르트산과 글루탐산의 함량이 높은 것이 특징이며, 다시 방향족 아미노산 (티로신+페닐알라닌)의 함량이나 메티오닌 함량이 특별히 높은 종류에 따라 arylphorin과 methionine-rich storage protein로 각각 대별하는데 (Table 1), 이에 따라 각 저장단백질의 주요 기능도 달라지는 경향이 있다 (Kanost *et al.*, 1990).

2. 저장단백질의 종류

(1) Arylphorin

Arylphorin이란 방향족 아미노산의 함량 (18~26%)이 예외적으로 높은 저장단백질을 일컫는다. 일반적으로 이 저장단백질은 거의 모든 곤충에서 확인되며 서로 다른 목에 속하는 곤충, 예를들면 나비목 (Lepidoptera)과 벌목 (Hymenoptera)의 arylphorin 사이에서도 면역학적 유연 관계가 발견된다 (Ryan *et al.*, 1984a). arylphorin은 보통 72~83 kDa의 소단위로 구성된 hexamer로 1~2개 종류의 소단위로 구성된다.

누에나방 (*Bombyx mori*)과 *Manduca sexta* (tobacco hornworm)의 arylphorin 염기서열을 비교한 결과 두 종 사이에 60%의 상동성을 나타내며, *Manduca sexta*내의 2가지 arylphorin c-DNA 사이에는 64%의 상동성이 나타난다. 노랑 초파리 (*Drosophila melanogaster*)의 arylphorin과 다른 저장단백질의 N-말단 염기서열을 비교해 보면 누에의 methionine-rich storage protein과 30%, 절지동물의 헤모시아닌과도 24~27%의 상동성을 나타냄으로써 (Telfer and Massey, 1987), 곤충의 저장단백질과 절지동물의 헤모시

아닌이 오래된 공동유전자에서 진화된 것이라는 가설을 뒷받침하고 있다.

나비목의 arylphorin은 공유결합된 탄수화물(oligosaccharide)의 비율이 2.1~4%에 달하나 파리목의 arylphorin은 0.17~0.45% 혹은 당을 전혀 함유하지 않는 종류도 있다.

Arylphorin의 생합성은 주로 지방체에서 일어나나 구조적으로 표피조직(Palli and Locke, 1987b), 중장(Palli and Locke, 1987c), 위심강세포(Fife *et al.*, 1987), 정소(Miller *et al.*, 1990) 등에서도 합성능이 확인된다. 합성시기는 파리목(Diptera)에서는 종령 초기에 시작하여 전용기까지 지속되며(Sato and Roberts, 1983; Marinotti and Bianchi, 1986), 나비목에 속하는 몇 종류의 나방에서는 arylphorin의 합성이 종령 뿐 아니라 초기 유충에서도 시작된다(Riddiford and Hice, 1985; Ray *et al.*, 1987a; Izumi *et al.*, 1988).

한편 전용기에는 합성이 정지되는데, 이 시기는 arylphorin mRNA 농도의 감소와 일치한다. *Manduca sexta*의 경우 유약호르몬(juvenile hormone, JH)이 저장단백질의 합성에 영향을 미치지 않으며 대신 엑디손(ecdysone)의 농도가 증가하면 mRNA 양이 저하된다(Riddiford and Hice, 1985).

나비목에서는 영양물질의 공급도 이 단백질의 유전자 발현에 영향을 주는 것 같다(Ray *et al.*, 1987a; Webb and Riddiford, 1988b).

(2) Methionine-rich storage protein

이 저장단백질은 arylphorin과 구별되는 몇 가지 중요한 특징이 있는데 비교적 높은 메티오닌 함량(4~8%)과 대부분의 경우 암컷에서 특별히 높은 농도로 존재한다는 점이다. 최근까지 산누에나방(*Hyalophora cecropia*, Tojo *et al.*, 1978), 누에나방(*Bombyx mori*, Tojo *et al.*, 1980), *Manduca sexta*(Ryan *et al.*, 1985b), *Papilio polyxenes*(Ryan *et al.*, 1986c), 꿀벌부채명나방(*Galleria mellonella*, Bean and Silhacek, 1989), 양배추은무늬밤나방(*Trichoplusia ni*, Jones *et al.*, 1987) 등에서 이 종류의 저장단백질이 확인되었으며, 본인이 연구수행 중인 미국흰불나방(*Hyphantria cunea*)의 저장단백질-1도 여기에 속하며, N-말단 아미노산 서열 비교에서도 arylphorin보다는 위에 열거한 methionine-rich storage protein과 높은 상동성을 나타낸다(Table 1, 2).

누에나방, *Manduca sexta* 등의 methionine-rich storage protein에서는 탄수화물이 발견되지 않으며, 단백질의 합성시기도 arylphorin과 다르

Table 1. Amino acid composition of insect storage protein (mol %).

Specie	Asp	Glu	His	Arg	Lys	Asn	Gln	Thr	Ser	Gly	Ala	Val	Met	Ile	Leu	Cys	Phe	Tyr	Trp	Pro	Refs
Arylphorin																					
<i>B. mori</i> SP ₂	12.1	12.5	1.3	3.2	8.5			4.5	4.0	4.0	5.4	6.1	2.7	3.8	6.9	0.8	9.8	8.9		6.1	41
<i>M. sexta</i> aryl- α	12.0	10.5	2.6	3.4	7.6			2.0	5.3	4.1	4.6	7.3	2.5	4.3	6.6	0	9.0	10.9	0.9	6.6	47
<i>M. sexta</i> aryl- β	13.0	10.0	2.3	3.6	7.7			2.0	5.8	3.8	5.5	7.9	1.9	3.3	6.7	0	9.3	10.7	1.3	5.2	17
<i>G. mellonella</i> LHP76	5.4	6.7	0.9	4.4	5.7	7.1	5.3	3.2	5.7	4.2	4.5	0.4	1.0	5.8	8.2	0	6.1	11.7	1.9	5.4	36
<i>H. zea</i>	10.7	10.8	3.0	3.7	7.8	3.4	5.5	3.4	5.5	5.0	5.6	6.4	2.1	4.6	7.8		9.0	10.4		4.2	7
Met-rich SP																					
<i>H. cunea</i> SP ₁	13.9	7.8	3.6	8.8	8.4			6.2	3.3	2.5	2.2	6.1	4.6	7.9	8.6	1.2	5.3	6.9		2.9	*
<i>B. mori</i> SP ₁	8.0	5.1	1.2	5.4	7.3	4.1	2.2	6.2	5.2	4.8	3.3	7.5	11.1	4.7	7.6	1.8	4.4	5.1	1.3	3.8	41
<i>M. sexta</i> LSP	12.9	3.5	2.9	7.3	7.9			7.3	2.9	5.0	2.9	8.8	6.4	6.4	11.1	0.2	5.6	5.8	0.9	2.3	33
<i>G. mellonella</i> LHP82	13.0	7.0	3.2	6.8	8.8			5.3	5.3	4.9	4.2	6.5	8.4	4.9	8.6		3.8	5.4		3.9	36
BJHSP ₁	8.9	4.5	2.4	7.3	8.4	3.1	0.7	7.8	3.4	4.3	2.9	7.9	8.4	6.0	8.7	1.4	4.5	3.9	1.5	4.0	12
<i>H. cecropia</i> LHP ₂	13.4	9.4	0.9	5.1	10.0	7.8		5.5	4.9	3.9	3.6	7.5	4.9	5.2	10.6		6.2	6.8		1.9	40

Abbreviations are defined as: SP, storage protein; aryl- α , β , arylphorin α , β subunit; LHP76, LHP82, larval hemolymph protein 76 kDa, 82 kDa; LSP, larval serum protein; BJHSP₁, basic juvenile hormone suppressible protein 1; *H. cunea* SP₁ (* Seo *et al.*, unpublished data).

Asn, Glu, Cys, and Trp were not determined in many species.

Table 2. Alignment of the N-terminal amino acid sequence of insect storage protein

	10	20	30	40	50
Arylphorin					
BmSP ₁	MK S L L I A G I V A V A I S S A V P K P S	T I	K S K N V D A V A V F K Q K K I I S F F Q		
GmLHP76	M Q I V L F I A A I V S I A	A A G Y P Q Y	H Y D V E T R K L D P S L L N N Q T K V I S I L E		
Ms aryl-β	M K I V I I I A G I V A I A I G S E V P V	K H S F	K V K D V D A A A V F R Q K K V I D I F Q		
Ms aryl-α	M K I V I I A G I V A I A I S S A V P P	K Y Q L H Y	K T S P V D A I A V F K Q K K V F S I F K		
Met-rich SP					
HcSP ₁	M I I V L V V V A A I A I A S A S V V K D D T Y S S T	V I G R F S M V N V D V	K T K E I S I J I K I I N		
MslSP	M H A I V F A A I I A V A A A S Y I N V G D N F N V	V I G K F T L V N V D V	K V R E I C I I K I I N		
BJHSP ₁	M H I V L V L V A S I G L R G S V	V K D D T I V I G K D N M V T M D I	K M K E I C I I K I I N		
BJHSP ₂	M H A V L L F V V	S L A A L R M A R P E I D D T T L V T M D I	K Q R Q I V I K I I N		
BmSP ₁	M I I V L V L I A C I A A A S A S A I S G G Y G	I M V F T K F P M V N L D M K M K E I C I M K I I O			

HcSP₁, *Hyphantria cunea* storage protein-1* (Seo *et al.*, unpublished data).; MslSP, *Manduca sexta* larval serum protein; BJHSP₁, SP₂, *Trichoplusia ni* basic juvenile hormone suppressible protein-1, 2; BmSP₁, SP₂, *Bombyx mori* storage protein 1, 2; GmLHP76, *Galleria mellonella* larval hemolymph protein 76 kDa; Ms aryl α, β, *Manduca sexta* arylphorin α, β subunit. References are as in Table 1.

다 (Willot *et al.*, 1989). *Manduca sexta*에서는 이 단백질의 합성이 오직 종령에서만 일어나며, 예외적으로 누에나방에서는 어린 유충에서도 합성된다 (Izumi *et al.*, 1986).

mRNA의 출현은 JH 유사체인 methoprene을 처리하면 저해되고 알라타체의 작용을 저해시키면 암컷에서 이 단백질 mRNA의 조기 출현이 관찰된다 (Webb and Riddiford, 1988b). 이 후의 몇몇 연구에서 methionine-rich storage protein의 합성은 JH의 부재와 아마도 영양물질의 흡수에 의해 조절된다고 알려져 있다 (Tojo *et al.*, 1981).

누에나방의 암컷에서 methionine-rich storage protein의 합성이 증가하는 것은 유전적으로 결정되며, 성특이성 체액인자 (sex-dependent humoral factor)의 개입없이 발달단계에 따라 조절된다 (Mine *et al.*, 1983). 이 단백질의 mRNA 양은 암컷의 종령 유충 지방체에서 극적으로 증가하는 반면 수컷 지방체에서는 mRNA 양이 지극히 적다. 그러므로 이 단백질은 JH에 의해 저해 받는 것 이외에 또 다른 유전적 프로그램에 의한 조절작용을 받는 것으로 생각된다.

(3) 기타 저장단백질

몇 종의 파리목 곤충에서 발견되는 저장단백질 중에 단일소단위로 된 homohexamer이며 방향족 아미노산 함량이 비교적 높으나, arylphorin과는 면역학적으로 연관성이 없는 종류가

발견된다.

노랑초파리에서 유충혈림프단백질 (larval serum protein)-2는 3령 유충의 지방체에서만 합성된다. 이 저장단백질이 결핍된 곤충은 정상적인 생육을 하지 못하며 생존한 개체는 불임이 되므로 생존에 필수적인 저장단백질로 간주된다 (Robert, 1983).

또 다른 저장단백질로는 산누에나방에서 발견되는 플라보단백질 (hexameric flavoprotein)로서 히스티딘의 함량 (6.2%)이 예외적으로 높고 시스테인은 발견되지 않는다 (Telfer and Massey, 1987). 이 단백질에는 구리이온이 결합되어 있어, 헤모시아닌과 유사한 양상을 나타낸다. *Manduca sexta*에서도 arylphorin이나 methionine-rich storage protein과 유연관계가 없는 세계의 저장단백질이 발견되는데 산누에나방의 저장단백질과는 유연성을 보이나 arylphorin이나 methionin-rich storage protein만을 가진 누에나방과는 유연성을 보이지 않는다.

양배추은무늬밤나방에서 발견되는 76 kDa 단백질 역시 JH 유사체인 fenoxycarb을 곤충에 처리했을 때 출현이 저해되는 현상을 나타내는데 2가지 저장단백질중 어느 종류에도 소속되지 않는다.

3. 저장단백질의 흡수와 축적

파리목과 나비목에 있어서 유충말기에 저장단백질은 일부, 혹은 전부가 혈림프에서 사라지는

데, 이와 같은 혈림프중농도의 급격한 감소는 지방체과립내의 출현과 거의 일치한다 (Chippendale & Kilby, 1969; Martin *et al.*, 1971).

완전변태 곤충에서 지방체에 의한 저장단백질의 흡수는 전용기 (prepupal stage)에 일어나며, 일반적으로 번데기가 되면 흡수능이 거의 소멸된다. 연구자들은 방사성동위원소로 표지된 혈림프단백질을 유충에 주사하여 방사능이 지방체에 축적된다는 것을 증명함으로써 지방체내로의 저장단백질의 내포작용 (endocytosis)을 실험적으로 확인하였다 (Locke *et al.*, 1982; Miller & Silhacek, 1982). 지방체에 의한 hexamer의 합성은 섭식이 중단되면 종결되나 (Izumi *et al.*, 1980), 어떤 나비목에서는 내포작용이 일어나는 전용기에도 저장단백질이 계속적으로 소량 합성된다는 보고가 있다 (Miller & Silhacek, 1982).

이와 같은 저장단백질의 내포작용은 수용체를 경유한 것으로, 확인된 arylphorin 수용체로는 *Helicoverpa zea* (corn earworm)의 지방체막 성분에서 분자량 80 KDa, 9.02×10^{-8} M의 KD치를 나타내는 glycosylated receptor protein이 있다 (Wang & Haunerland, 1994). 파리목에 속하는 붉은뺨검정파리 (*Calliphora vicina*)에서는 130 KDa의 수용체가 확인되어 그 염기서열도 밝혀졌다 (Burmester & Scheller, 1995). 20-hydroxyecdysone의 농도가 증가하면 지방체내

로의 저장단백질 유입이 야기되는데 (Ismail & Gupta, 1990), 저장단백질의 선택적인 흡수와 발달단계에 따른 흡수능의 차이는 엑디손에 의한 지방체막 수용체의 활성화에 기인한다 (Ueno & Natori, 1982).

저자들이 미국흰불나방의 지방체에서 저장단백질-1의 축적을 면역세포화학적 방법으로 추적한 결과, 다량의 저장단백질이 단백질 과립에 병합, 축적되는 것을 관찰할 수 있으며 (그림 1, A), 마찬가지로 정소의 표면을 둘러싸는 testis sheath 내에서도 지방체와 유사하게 저장단백질의 축적이 관찰된다 (그림 1, B). 암컷에서 저장단백질-1은 난소형성기에 내포작용에 의해 알세포 (oocyte)내로 다량 유입되어 난황단백질 과립에 축적된다는 사실도 아울러 확인하였다 (그림 1, C, unpublished data)

4. 저장단백질의 기능

(1) 아미노산의 storage reservoir

유충의 섭식기에 저장단백질이 다량 축적된다는 사실은 이 단백질이 아미노산 저장고로서 작용하여 성충의 단백질 구조물에 이용된다는 것을 시사한다.

방사능으로 표지된 arylphorin을 붉은뺨검정파리의 유충에 주사한 후 이 단백질이 어느 조직으로 병입되는지 연구한 결과 광범위하게 다양

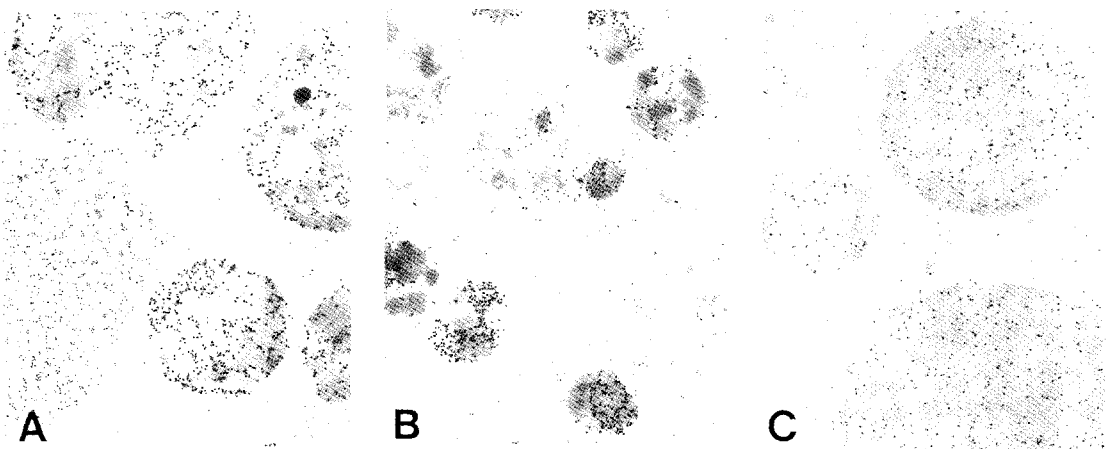


Fig. 1. The storage protein-1 accumulates in protein granules in fat body (A), testis sheath (B), and oocyte (C) of *Hyphantria cunea*. Samples are thin sections from three different organs treated with antiserum against SP-1 and IgG-gold conjugate. A, 17,000 \times ; B, 15,000 \times ; C, 12,000 \times

한 조직에서 방사능이 검출됨으로서 저장단백질이 성충의 조직형성에 사용된다는 사실이 입증되었다 (Levenbook & Bauer, 1984). 누에나방의 methionine-rich storage protein은 특히 암컷에서 난막 (chorion) 단백질과 난황전구물질 (vitellogenin) 형성에 이용된다고 알려져 있다 (Ogawa & Tojo, 1981). 누에나방의 난막단백질은 시스테인 함량이 높는데 메티오닌의 S기가 시스테인으로 전이된다고 알려져 있다. 저자들이 연구수행중인 미국흰나방 (*Hyphantria cunea*)의 저장단백질-1도 일종의 methionine-rich storage protein에 속하며 역시 알세포의 난황과립내에 다량 병입됨을 확인하였다 (그림 1, C). 그러나 성충 이후에는 면역학적 방법으로 거의 검출되지 않으므로 성충발달 시기동안 알내에서 이 단백질의 광범위한 변형 혹은 효소에 의한 분해작용이 일어난다고 생각된다 (Seo *et al.*, unpublished data).

한편 메티오닌 함량이 높은 저장단백질이 없는 매미나방 (*Lymantria dispar*)에서 arylphorin이 암컷에서 7배 이상 존재하는 경우도 있는데 이는 성충 발달 후 섭식물내의 단백질이 알형성에 관여하는 것으로 생각된다 (Karpells *et al.*, 1990).

(2) 큐티클의 성분

arylphorin이 큐티클의 성분이 된다는 사실은 많은 실험적 근거를 갖고 있다. 몇 종의 곤충에서 저장단백질의 양적 증감은 탈피주기와 큐티클의 cross-linking에 필요한 방향족 아미노산의 수요와 관련된다. 저장단백질이 큐티클 형성에 관여하는 방법으로는, 첫째 arylphorin의 분해산물인 아미노산 이용과, 둘째 펩티드절편 (peptide fragment)이 큐티클로 직접 병입되는 방법이다. 이것을 증명하기 위한 방법으로는 arylphorin에서 유래한 아미노산이 큐티클로 병입되는 것을 확인하는 일과, 면역학적인 방법으로 펩티드절편을 큐티클에서 확인하는 일이다. Scheller 등 (1980)은 붉은뺨검정파리의 arylphorin이 곤충의 체벽 (integument)에 병입된다는 사실을 증명하였다. 이들은 arylphorin에 대한 항체를 이용하여 형광항체법으로 추적한 결과 번데기와

성충의 내큐티클층 (endocuticle)에서만 양성적 반응을 확인할 수 있었다. 이와 유사한 결과로서 역시 같은 종의 곤충에서 방사능으로 표지된 arylphorin을 유충에 주사한 결과 이 단백질이 표피세포로 흡수되어 분해되지 않는 상태로 큐티클로 병입됨을 확인하였다 (König *et al.*, 1986).

*Manduca sexta*에 주입된 [¹⁴C]-tyrosine-arylphorin도 혈림프에서 분해되지 않고, 경화작용 (sclerotizing) 매개물질인 N-acetyldopamine, N- β -alanyldopamine, monophenolmone oxygenase와 cross link를 형성한다. 그러므로 경화작용은 큐티클에 존재하는 arylphorin의 티로신 잔기와의 중합반응 (copolymerization)에서 유래한다.

(3) 리간드 운반

몇가지 arylphorin은 1~2%의 지질을 함유하는데 이 단백질이 다량으로 존재함을 고려할 때 지질성분과 높은 함량의 방향족 아미노산이 소수성 포켓 (hydrophobic pocket)을 만들어 리간드의 결합과 운반을 수행하는 것으로 생각된다.

지금까지 밝혀진 예는 arylphorin과 엑디손과의 결합 (Enderle *et al.*, 1983)과 살충제와의 결합 (Haunerland & Bowers, 1986b) 등이 알려져 있으며 최근에 리보플라빈과 결합하는 arylphorin도 보고되고 있다 (Miller & Silhacek, 1992; Silhacek *et al.*, 1994).

위의 대표적인 3가지 기능 이외에 특별한 경우로서 *Leptinotarsa decemlineata* (Colorado potato beetle)에서 휴면단백질 (diapause protein)-1이 arylphorin 타입의 저장단백질로 판명되었다 (de Kort & Koopmanschap, 1994).

향후 저장단백질에 관한 연구는 유전자의 구조와 발현조절, 그리고 hexamer의 진화에 관한 연구다. 또한 기본적인 hexameric pattern을 유지하면서 구성적인 다양성을 나타내는 진화적인 선별력 (selective forces)에 대한 연구도 마찬가지로 중요하다. 위의 기능적 고찰에서 hexamer의 보존은 분자량 500 kDa이 적어도 중요한 의미를 갖는 것으로 생각된다. 이 정도 크기의 단백질은 더 작은 단백질로 재빠르게 turnover되

는 기작을 벗어날 수 있고, 최소한의 삼투농도로 다량의 아미노산을 방출할 수 있는 저장고로서 작용하는데 유리하다. 그럼에도 저장단백질의 크기는 지방체나 표피, 기타 다른 조직을 둘러싸는 기저막을 확산할 수 있다. 저장단백질 구성의 다양성과 4차 구조의 보존은 곤충의 생리와 발생에 대한 기본적인 의문점을 제기한다. 그러므로 저장단백질에 대한 연구는 기능적, 발생학적, 진화학적으로 곤충생물학에서 많은 기본적인 문제의 연구에 유용할 것이다.

참 고 문 헌

Bean, D.W. and Silhacek, D.L. 1989. Changes in titer of the female-predominant storage protein (81 k) during larval and pupal development of the wax moth, *Galleria mellonella*. *Arch. Insect. Biochem. Physiol.* 10: 333-348.

Burmester, T. and Scheller, K. 1995. Ecdysteroid-mediated uptake of arylphorin by larval fat bodies of *Calliphora vicina*: involvement and developmental regulation of arylphorin binding proteins. *Insect Biochem. Molec. Biol.* 25:799-806.

Chippendale, G., Kilby, B. 1969. Relationship between the proteins of the haemolymph and fat body during development of *Pieris brassicae*. *J. Insect Physiol.* 15:905-926.

Enderle, U., Kauser, G., Reum, K., Scheller, K. and Koolman, J. 1983. Ecdysteroids in the hemolymph of blowfly larvae are bound to calliphorin. *Sec. Ref.* 102:40-49.

Fife, H.U., Palli, S.R. and Locke, M. 1987. A function for the pericardial cell in an insect. *Insect Biochem.* 17:829-840.

Hauerland, N. and Bowers, W. 1986. Binding of insecticides to lipophorin and arylphorin, two hemolymph proteins of *Heliothis zea*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 3:87-96.

Hauerland, N. and Bowers, W. 1986. Aryl-

phorin from the corn earworm, *Heliothis zea*. *Insect Biochem.* 16:617-25

Ismail S.M. and Gupta A.-D. 1990. 20-Hydroxyecdysone mediated activation of larval haemolymph protein by fat body cells of *Corcyra cephalonica* (Insecta). *Biochem. Int.* 22:261-268.

Izumi, S., Sakurai, H., Fujii, T., Ikeda, W. and Tomino, S. 1988. Cloning of mRNA sequence coding for sex-specific storage protein of *Bombyx mori*. *Biochem. Biophys. Acta.* 949:181-188.

Izumi, S., Tojo, S., Tomino, S. 1980. Translation of fat body mRNA from the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Biochem.* 10:429-434.

Jones, G., Hiremath, S.T., Hellmann, G.M., Wozniak, M. and Rhoads, R.E. 1987. Inhibitory and stimulatory control of developmentally regulated hemolymph proteins in *Trichoptusia ni*. In "Molecular Entomology" (Ed. J.H. Law): 295-304, Alan R. Liss, New York.

Jones, G., Manczak, M., and Horn, M. 1992. Hormonal regulation and properties of a new group of basic hemolymph proteins expressed during insect metamorphosis. *J. Bio. Chem.* 268(2):1284-1291.

Karpells, S., Leonard, D. and Kunkel, J. 1990. Cyclic fluctuations in arylphorin, the principal serum storage protein of *Lymantria dispar*, indicate multiple roles in development. *Insect Biochem.* 20:73-82.

Kim H.R., Seo S.J., Mayer R.T., 1989. Properties, synthesis and accumulation of storage protein from *Pieris rapae*. *Arch. Insect. Biochem. and Physiol.* 10, 215-228.

Kinnear, J., Thomson, J. 1975. Nature, origin and fate of major haemolymph proteins in *Calliphora*. *Insect Biochem.* 5:531-52.

Konig, M., Agrawal, O., Schenkel, H. and Scheller, K. 1986. Incorporation of calliphorin

- into the cuticle of the developing blowfly, *Calliphora vicina*. *Wilhelm Roux's Arch. Dev. Biol.* 195:296-301.
- Kramer, S.J., Mundall, E.C. and Law, J.H. 1980. Purification and properties of manducin, an amino acid storage protein of the haemolymph of larval and pupal *Manduca sexta*. *Insect Biochem.* 10:279-288.
- Levenbook, L., Bauer, A. 1984. The fate of the larval storage protein calliphorin during adult development of *Calliphora vicina*. *Insect Biochem.* 14:77-86.
- Levenbook, L. 1985. Insect storage proteins. In "Comprehensive Insect Physiology. Biochemistry and Pharmacology", 10 (Eds G.A. Kerkut and L.I. Gilbert): 307-346. Pergamon Press, Oxford.
- Locke, J., McDermid, H., Brac, T., Atkinson, B. 1982. Developmental changes in the synthesis of haemolymph polypeptides and their sequestration by the prepupal fat body in *Calpododes ethlius* Stoll (Lepidoptera: Hesperidae). *Insect Biochem.* 12:431-440.
- Marinotti, O. and de Bianchi, A.G. 1986. Structural properties of *Musca domestica* storage protein. *Insect Biochem.* 16:709-716.
- Martin, M., Kinnear, J., Thomson, J. 1971. Developmental changes in the late larva of *Calliphora vicina*. IV. Uptake of plasma protein by the fat body. *Aust. J. Biol. Sci.* 24:291-299.
- Miller, S.G., Leclerc, R.F., Seo S.J., and Malon, C. 1990. The synthesis and transport of storage protein by testis in *Heliothis virescens*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 14: 151-170.
- Miller, S., Silhacek, D. 1982. The synthesis and uptake of haemolymph storage proteins by the fat body of the greater wax moth, *Galleria mellonella* (L.). *Insect Biochem.* 12 :293-300.
- Mine, E., Izumi, S., Katsuki, M. and Tomino, S. 1983. Developmental and sex-dependent regulation of storage protein synthesis in the silkworm, *Bombyx mori*. *Dev. Biol.* 97:329-337.
- Ogawa, K., Tojo, S. 1981. Quantitative changes of storage proteins and vitellogenin during the pupal-adult development in the silkworm, *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae). *Appl. Entomol. Zoo.* 16:288-296.
- Palli, S.R. and Locke, M. 1987b. The synthesis of hemolymph proteins by the larval epidermis of an insect *Calpododes ethlius* (Lepidoptera; Hesperidae). *Insect Biochem.* 17: 711-722.
- Palli, S.R. and Locke, M. 1987c. The synthesis of hemolymph proteins by the larval midgut of an insect *Calpododes ethlius* (Lepidoptera: Hesperidae). *Insect Biochem.* 17:561-572.
- Ray, A., Memmel, N.A. and Kumaran, A. K. 1987a. Developmental regulation of the larval hemolymph protein genes in *Galleria mellonella*. *Roux's Arch. Dev. Biol.* 196: 414-420.
- Riddiford, L.M. and Hice, R.H. 1985. Developmental profiles of the mRNAs for *Manduca* arylphorin and two other storage proteins during the final larval instar of *Manduca sexta*. *Insect Biochem.* 15:489-502.
- Roberts, D.B. 1983. The evolution of larval serum protein genes in *Drosophila*. In "The Larval Serum Proteins of Insects" (Ed. K. Scheller): 86-101. Thieme, Stuttgart.
- Roberts, D.B. and Brock, H.W. 1981. The major serum proteins of Dipteran larvae. *Experientia* 37:103-110.
- Ryan, R.O., Keim, P.S., Wells, M.A. and Law, J.H. 1985b. Purification and properties of a predominantly female specific protein from the hemolymph of the larva of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *J. Biol. Chem.* 260:782-787.

- Ryan, R.O., Schmidt, J.O. and Law, J.H. 1984a. Arylphorin from the haemolymph of the larval honeybee, *Apis mellifera*. *Insect Biochem.* 14:515-520.
- Ryan, R.O., Wang, X.-Y., Willott, E. and Law, J.H. 1986c. Major hemolymph proteins from larvae of the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 3:539-550.
- Silhacek, D., Bean, D. 1988. Storage protein physiology in *Galleria mellonella*. In *Proc. Int. Conf. Endocrinol.* ed. B. Cymborowski, F. Sehnal, A. Zabza: 1007-1011. Wrocław, Poland: Wrocław Unl. Press.
- Sato, J.D. and Roberts, D.B. 1983. Synthesis of larval serum proteins 1 and 2 of *Drosophila melanogaster* by third instar fat body. *Insect Biochem.* 13:1-5.
- Seo S.J., and Kim H.R., 1988. The uptake and accumulation of storage protein in fat body during metamorphosis of *Pieris rapae* L. *Kor. J. Entomol.* 18:73-80.
- Telfer, W.H. and Massey, H.C. Jr. 1987. A storage hexamer from *Hyalophora* that binds riboflavin and resembles the apoprotein of hemocyanin. In "Molecular Entomology" (Ed. J.H. Law): 305-314. Alan R. Liss, New York.
- Tojo, S., Betchaku, T., Ziccardi, V.J. and Wyatt, G.R. 1978. Fat body protein granules and storage proteins in the silkworm *Hyalophora cecropia*. *J. Cell Biol.* 78:823-838.
- Tojo, S., Nagata, M., Kobayashi, M. 1980. Storage proteins in the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Biochem.* 10:289-303.
- Tojo, S., Kiguch, K. and Kimura, S. 1981. Hormonal control of storage protein synthesis and uptake by the fat body in the silkworm, *Bombyx mori*. *J. Insect. Physiol.* 27:491-497.
- Tojo, S., Nagata, M. and Kobayashi, M. 1980. Storage proteins in the silkworm, *Bombyx mori*. *Insect Biochem.* 10:289-303.
- Ueno K. and Natori S. 1982. Activation of fat body by ecdysone for the selective incorporation of storage protein in *Sarcophaga peregrina* larvae. *Insect Biochem.* 12:185-191.
- Wang, Z. and Haunerland N.H. 1994. Storage protein uptake in *Helicoverpa zea*: Arylphorin and VLDL share a single receptor. *Arch. Insect Biochem. Physiol.* 26:15-26.
- Webb, B.A. and Riddiford, L.M. 1988b. Regulation of expression of arylphorin and female-specific protein mRNAs in the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Dev. Biol.* 130: 682-692.
- Willott, E., Wang, X.Y., and Wells, M.A. 1989. cDNA and gene sequence of *Manduca sexta* arylphorin, an aromatic amino acid-rich larval serum protein. *J. Biol. Chem.* 264:19052-19059.