

# 植物防疫

昭和五十二年  
昭和二十四年  
八月二十五日  
九月九日  
印刷  
第三十一卷  
第八号  
（每月一回）  
發行  
種郵便物認可



特集 昆虫のホルモン

1977

8

VOL 31

斑点落葉病、黒点病、赤星病防除に

# モルックス

斑点落葉病、うどんこ病、黒点病の同時防除に

# アールサン



大内新興化学工業株式会社  
〒103 東京都中央区日本橋小舟町1-3-7

これからは…… ディーエム

# 肥料散布もDM

## 共立背負動力散布機



**DM-11**  
余裕のある大形機

**DM-9A**  
最も普及している本格機

**DG-202**  
軽くて使いやすい小形機



株式  
会社 **共立**



**共立エコー物産株式会社**

〒160 東京都新宿区西新宿1-11-3 (新宿Kビル) ☎03-343-3231 (代表)



中外製薬株式会社

東京都千代田区岩本町1-10-6TMMビル  
TEL 03(862)8251

新抗生物質殺ダニ剤!!

## マイトサイジン®B乳剤

- 茶・リンゴ・花のハダニ類に適確な効果を発揮します。
- 各種薬剤に抵抗性のハダニにも有効です。
- 茶の開葉期、リンゴの旭種他にも葉害がなく安心して使用できます。
- ボルドー液や各種殺菌剤・殺虫剤と混用ができ、使用が便利です。
- 毒性が比較的 low、天敵・有用昆虫に影響の少ない薬剤です。
- 天然化合物利用のため土壌に入ると分解が早く環境汚染の少ない薬剤です。

抵抗性ツマグロ防除に

## 虫バツサジノン粒剤

- りん剤およびカーボメート剤が効きにくくなったツマグロヨコバイにもよく効きます。
- バツサおよびダイアジノンの効力でツマグロ・ウンカ類およびニカメイチュウの同時防除に最適です。
- 粒剤ですのでドリフト(薬剤の舞い上り)の心配がありません。養蚕地帯などに適した薬剤です。
- 効きめが長つづきます。

種子から収穫まで護るホクコー農薬



種もみ消毒はやりなおしが出来ません

★ばかなえ病・いもち病・こまはがれ病に卓効  
デュポン

**ベンレート<sup>®</sup>** 水和剤20



効めの長い強力殺虫剤

★アブラムシからヨトウムシまで、これ一発でOK  
安全・卓効・省力《新型浸透性殺虫剤》  
ホクコー

**オルトラン** 粒剤  
水和剤



いもち病に

**カスラサイド<sup>®</sup>** 粉剤・水和剤

果樹・野菜の各種病害に

**トップジンM<sup>®</sup>** 水和剤



北興化学工業株式会社  
東京都中央区日本橋本石町4-2 ㊦103  
支店: 札幌・東京・名古屋・大阪・福岡


キャベツ・さつまいも畑の除草に

**プラナビアン<sup>®</sup>** 水和剤

体系除草に(ウリカワにも)

**グラキール** 粒剤  $\frac{1.5}{2.5}$

きれいで安全な農産物作りのために!

 マークでおなじみのサンケイ農薬

★水田の多年生雑草の防除に

**バサグラン** 粒剤  
水和剤

★果樹園・桑園の害虫防除に  
穿孔性害虫に卓効を示す

**トラサイド** 乳剤

★かいよう病・疫病防除に

**園芸ボルドー**

★ネキリムシ・ハスモンヨトウの防除に

**デナボン5%ベイト**

★ナメクジ・カタツムリ類の防除に

**ナメトックス**

★線虫防除に

**ネマホルン**

**EDB** 油剤30

**DBCP** 粒剤



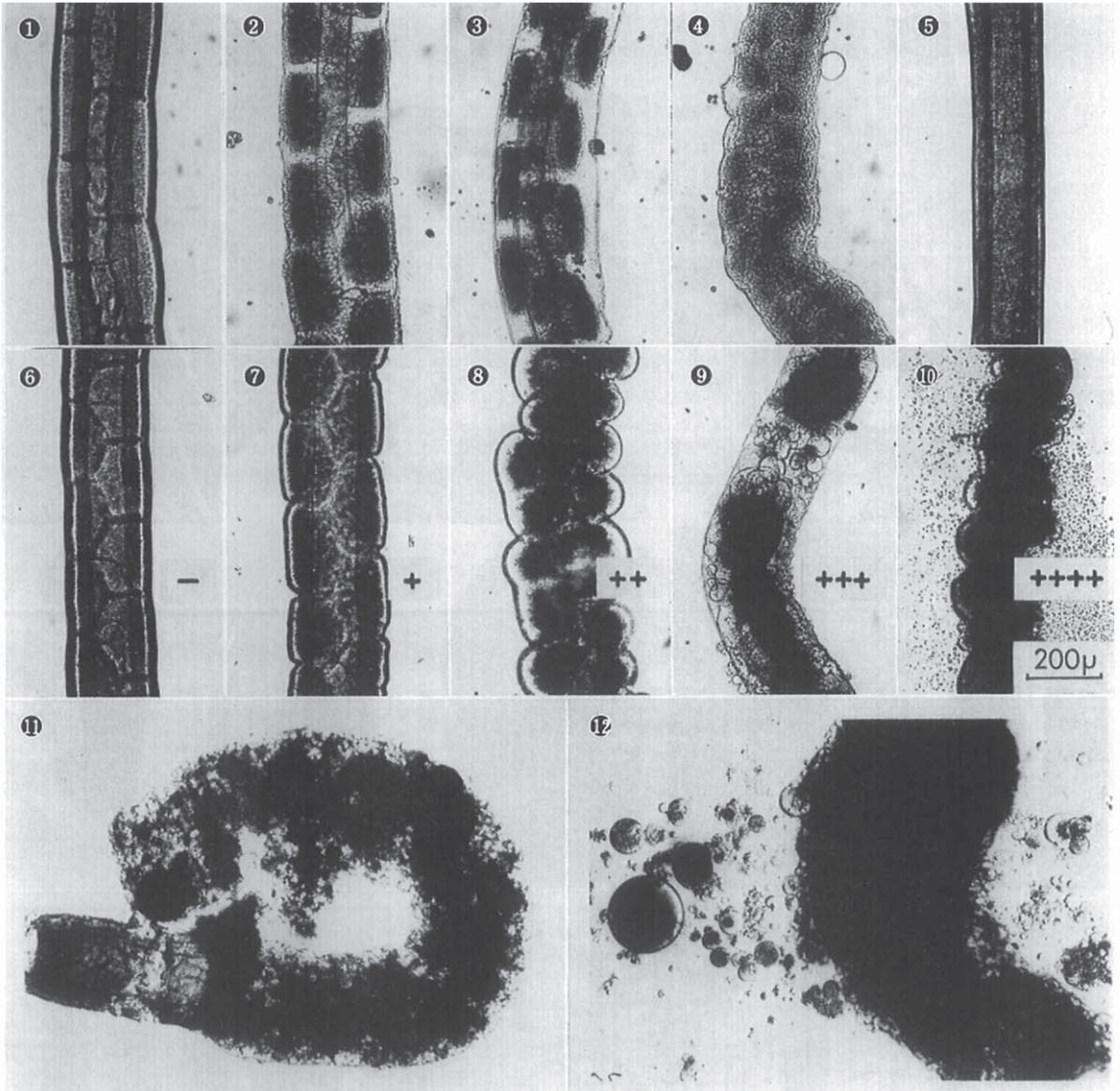
サンケイ化学株式会社

東京 (03)294-6981 大阪 (06) 473-2010  
福岡 (092)771-8988 鹿児島 (0992) 54-1161



# カイコ絹糸腺の崩壊とホルモン作用

三重大学農学部 鎮西康雄 (原図)



<写真説明> 一本文1ページ参照一

①～④ 生体内での絹糸腺崩壊像

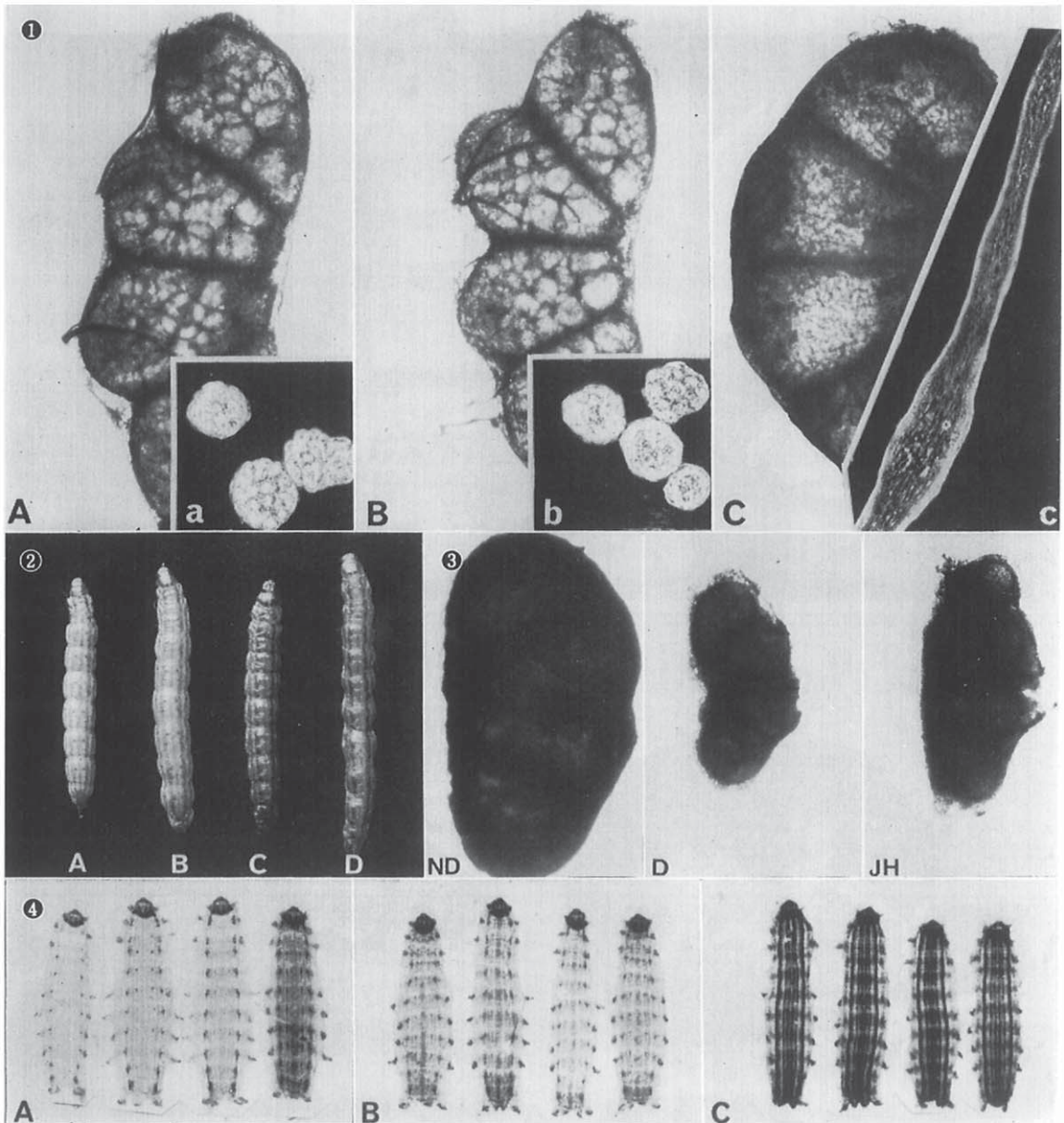
① 吐糸終了時, ② 蛹化時, ③ 蛹化 12 時間後, ④ 蛹化 1 日後

⑤～⑩ 吐糸開始 1 日後の絹糸腺の培養系での崩壊像

⑤ ホルモン不在下で 2 週間培養, ⑤, ⑥, ⑦, ⑧, ⑨ 及び ⑩ は, 0.5 μg/ml β-エクジゾンを含む培地で, それぞれ 0, 2, 3, 4 及び 5 日培養。+ の数は崩壊の程度を示す。⑪, ⑫ は, + 3 と + 4 の崩壊段階にあるものの拡大写真

# 鱗翅目昆虫の休眠・相変異とホルモン

筑波大学農林学系 八 木 繁 実 (原図)



<写真説明> 一本文 15 ページ参照一

- ① ニカメイガ幼虫の精巣と最も発育の進んだ精細胞 (各挿入図 a, b, c) (孵化後 70 日目)  
 A : 短日一休眠幼虫, B : 長日一JH 施用幼虫, C : 長日一非休眠幼虫
- ② ニカメイガ幼虫の体色変化  
 孵化後 35 日目 (休眠初期) の A : 長日一非休眠幼虫, B : 短日一休眠幼虫  
 孵化後 60 日目の C : 短日一休眠幼虫, D : 長日一JH 施用幼虫
- ③ アワノメイガ幼虫の精巣 (終令初期)  
 ND : 長日一非休眠幼虫, D : 短日一休眠幼虫, JH : 長日一JH 施用幼虫
- ④ アワヨトウ幼虫の体色変化  
 A : JH を施用し, 高密度で飼育した幼虫, B : 単独状態で飼育した幼虫, C : 高密度で飼育した幼虫

特集：昆虫のホルモン

昆虫のホルモンと代謝調節.....	{藤條 純夫..... 1 鎮西 康雄..... 1
昆虫の脱皮ホルモン.....	茅野 春雄..... 9
鱗翅目昆虫の休眠・相変異とホルモン.....	八木 繁実.....15
昆虫の移動とホルモン.....	満井 喬.....20
昆虫の脳ホルモンの働き.....	{宇尾 淳子.....26 西村 将司.....26
昆虫の卵休眠とホルモン.....	山下 興亜.....32
新しく登録された農薬 (52.6.1~6.30) .....	38
紹介 新登録農薬.....	38
中央だより.....	40
協会だより.....	40
学界だより.....	14
人事消息.....	31
換気扇.....	39

## 豊かな稔りにバイエル農薬



説明書進呈

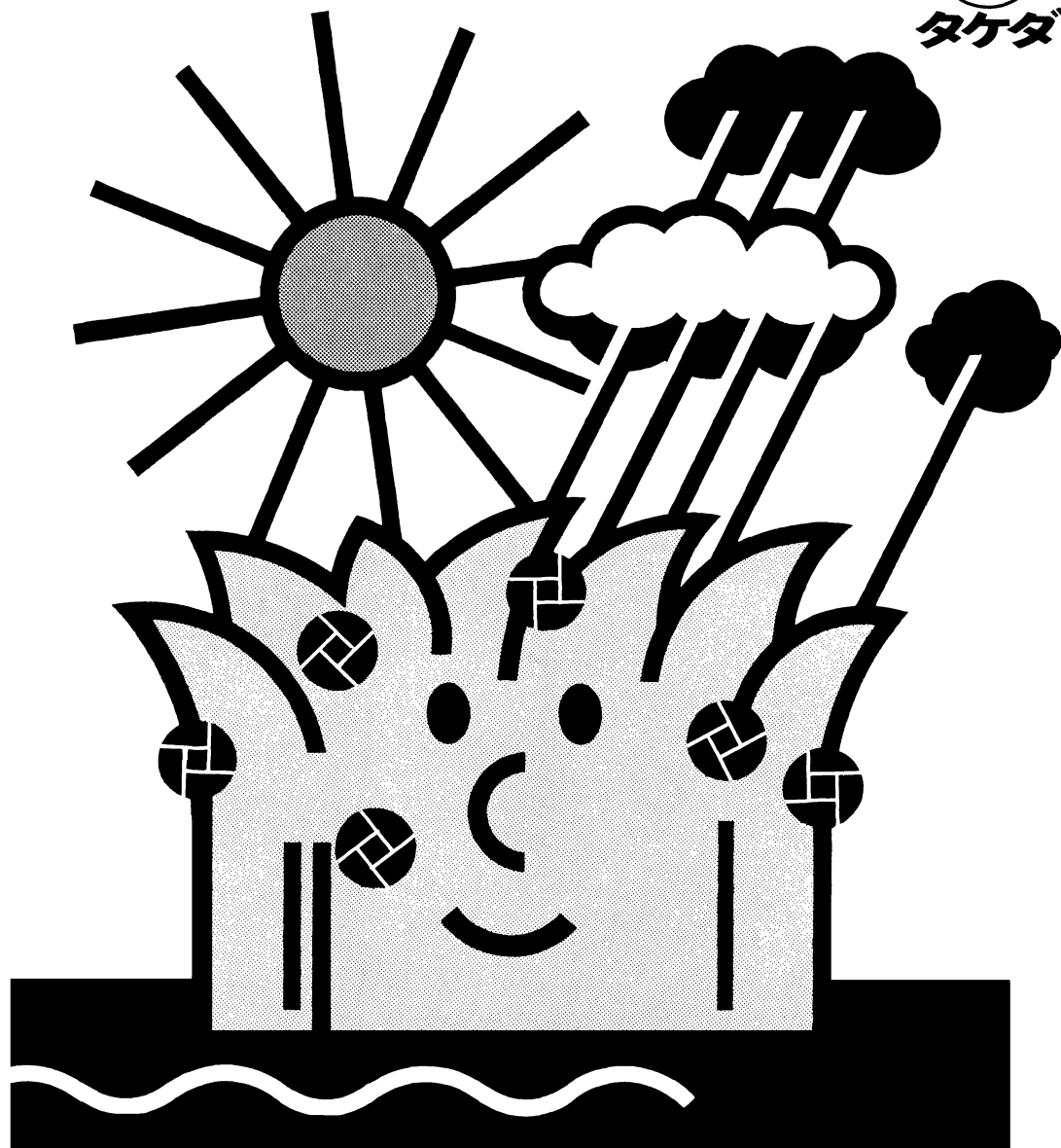


日本特殊農薬製造株式会社  
東京都中央区日本橋室町2-8 ☎ 103

自然の恵みと、人間の愛情が、  
農作物を育てます。



タケダ



“HUMAN & NATURE” FIRST

● 稲害虫の総合防除に

● 稲もんがれ病防除に

● 水田の中期除草に

**パダン® バリタシン® アピロサン®**



# 昆虫のホルモンと代謝調節

とう じょう すみ お  
 東京大学農学部 藤 條 純 夫  
 ちん ぜい やす お  
 三重大学医学部 鎮 西 康 雄

## はじめに

ホルモンと代謝調節というと、ホメオスタシス（恒常性）維持に果たすホルモンの役割を連想する人が多い。事実、ほ乳類は体内外からの刺激、例えば食物摂取、温度変化、運動などに対して、多くのペプチド様ホルモンが血糖、体温、呼吸などの調節に好妙な働きをしている。昆虫でも、代謝調節に直接関与しているホルモンは飛しょう時に消費される糖や脂質の代謝を制御するものや、皮膚の着色硬化、膜の透過性や利尿を調節するものが知られている。しかし、昆虫では可能性はあるにしても、恒常性維持的な働きをするホルモンはあまり知られていない。

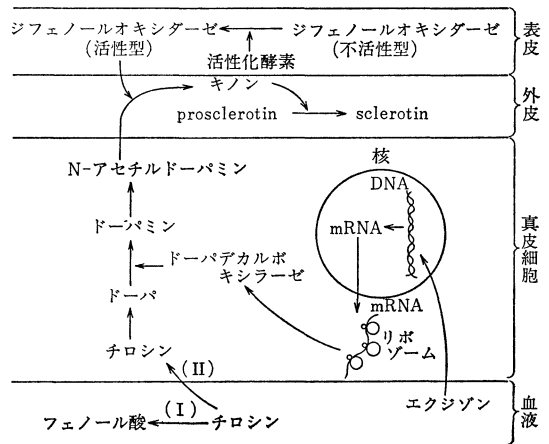
昆虫の生活史をみてみよう。クチクラという外骨格に囲まれている昆虫は、栄養成長を遂げるためには旧皮を脱いで新皮を形成するサイクルを繰り返さなければならない。更に、幼虫態から成虫態へと外部・内部形態の著しい変化をもたらす変態により、昆虫は栄養生長から生殖生長へと適応を遂げる。変温動物である昆虫は一定の体温を保持する必要はないが、連続する低温や高温に対しては個体全体の活動レベルを低下させ、温度変化に対しても反応しない休眠期に入る。あるいは、不適環境を避けるため移動するが、その場合も移動に適したような形態変化を遂げる。このように、昆虫の生活史上には形態も行動も変化する個体全体としての切り換えが行われる時期が何度も到来する。それらの制御をするのが昆虫ホルモンの最も重要な役割と言える。ここでは、そうした情報物質的な作用をする脱皮・変態を制御するホルモン作用、代謝調節に直接作用するホルモンについて紹介しながら、昆虫のホルモンの特性、意義などを考えてみたい。

昆虫の脱皮・変態は前胸腺から分泌されるエクジゾンとアラタ体から分泌される幼若ホルモン（JH）によって制御されている。ステロイドホルモンは一般にある特定の器官に働いて形態分化を誘起することが知られている。ステロイドホルモンであるエクジゾンも同様に器官の分化を誘起するが、標的器官が特定のものに限られず、ほとんどすべての組織に作用する。他の生物種には知られていないセスキテルペンという特殊な構造をもつ JH

も、エクジゾンと共同で、あるいは単独で様々な形態形成に関与する。開放血管系をもつ昆虫では、すべての器官が同一の内分泌環境にさらされている。しかし、各器官は発育ステージに応じて固有の変化をする。これらのことは、昆虫のホルモン作用の特異性や多様性を示すと同時に、器官側の感受性・反応性も発育ステージによって異なることをうかがわせる。したがって、本稿では、ホルモンの主な標的器官あるいは過程別に、そこで誘起される生化学的変化を概説したい。

## I 皮膚の着色硬化

脱皮直後の昆虫の皮膚は柔らかく淡色をしているが、しばらくすると着色硬化する。これは皮膚タンパク質がキノンと架橋反応（cross-linkage）し、sclerotin が形成される、いわゆる“キノンなめし反応”が進行したため、この過程は sclerotization とか tanning と呼ばれる。KARLSON らは、クロバエの囲蛹殻形成時の着色硬化反応について特にエクジゾンの作用との関連で、ここ10数年間数々の研究を発表してきた<sup>1)</sup>。その知見を中心に、総合してみると第I図のようになる。つまり、tanning 因子 N-アセチルドーパミンの前駆体チロシンは、若令幼虫では血中で（I）の経路でフェノール酸に代謝されてしまうが、囲蛹殻形成時直前になると（II）のように真皮細胞の中で、ドーパ、ドーパミンを経て N-アセ

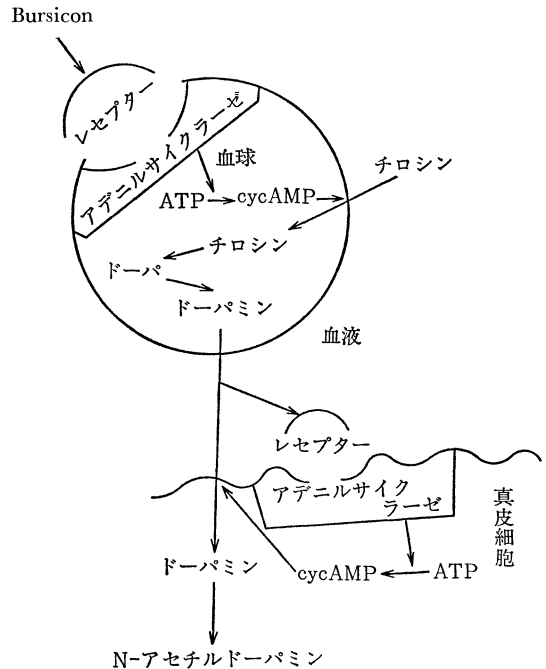


第1図 クロバエにおける囲蛹殻形成時の着色硬化機構

チルドーパミンが合成され tanning が進行する。(II)の代謝系ではドーパデカルボキシラーゼが律速酵素で、エクジゾンはこの酵素の遺伝子を活性化することにより tanning を誘起するというものである。クロバエでは囲蛹殻形成時のドーパデカルボキシラーゼの活性とエクジゾン titer の変動様相が一致する<sup>2)</sup>。ニクバエ<sup>3)</sup>、ショウジョウバエ<sup>4)</sup>やネッタイシマカ<sup>5)</sup>でも同様に囲蛹殻形成時に酵素活性が高められる。Ring gland を除いた遊離腹部にエクジゾンを注射すると酵素活性が数~20 時間後に 10 倍以上に上昇するが、それは *de novo* 合成によることが最近確証された<sup>6)</sup>。更に、囲蛹殻形成時の真皮細胞の m-RNA をネズミ肝無細胞系に加えると、幼虫期の m-RNA を加えた場合に比較して、ドーパデカルボキシラーゼの *de novo* 合成が 3~4 倍高いことも免疫学的手法を用いて証明された<sup>7)</sup>。これらの事実は、エクジゾンはドーパデカルボキシラーゼの遺伝子を活性化し、その m-RNA によって *de novo* 合成を誘導するという KARLSON らの説の有力な根拠になっている。

羽化時にも tanning が進行するが、この場合はエクジゾン以外の因子によって制御されていることが知られている。前述の 4 種の双翅目昆虫のいずれにおいても羽化時にドーパデカルボキシラーゼ活性は最大値に達する<sup>2-5)</sup>。しかし、ニクバエでは、羽化後 3 分以内に頭胸間を結紮すると tanning は起きない。脳で合成され胸部神経球に貯えられていた tanning 因子が脳からの刺激によって分泌されるのがブロックされるため、このホルモンを FRAENKEL らは bursicon と名づけた<sup>8)</sup>。Bursicon は羽化 2~3 分後から血中に出現し、30~60 分後に最大値に達し、その後減少する<sup>8)</sup>。ワモンゴキブリでは中枢神経球のすべてに bursicon 活性が認められるが、分泌は羽化 10~20 分後に腹部末端神経球より行われる<sup>9)</sup>。Bursicon は部分的に精製され、分子量 3~6 万のペプチドであると報告されている<sup>10-11)</sup>。

Bursicon の作用機作については、ワモンゴキブリを用いた MILLS らの研究が特に注目される。Tanning に関与する酵素のいずれも bursicon と加温しても活性に影響をうけない<sup>12)</sup>。血球にはチロシンをドーパ、更にドーパミンに代謝する酵素がある<sup>13)</sup>。更に、*in vitro* で bursicon は血球へのチロシンの透過性を高める<sup>14)</sup>。結紮虫に cyc AMP を注射すると、<sup>14</sup>C-チロシンの皮膚への取り込みが 10 倍以上も促進され、tanning も誘起されることから、第 2 図のような仮説を MILLS らは提起した<sup>15)</sup>。すなわち、bursicon は血球膜のチロシンに対する透過性を cyc AMP を介して高め、血球中に取り込まれたチロシンがドーパミンに代謝され、それが真皮細胞



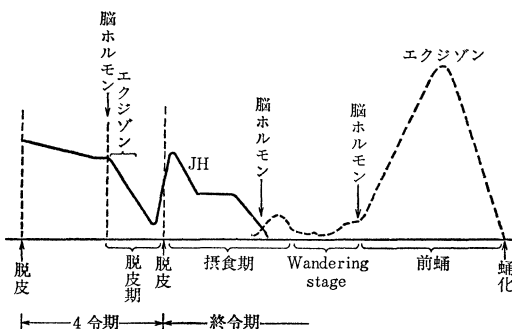
第 2 図 Tanning hormone (bursicon) の作用機序<sup>15)</sup>

に到達するため tanning が進行するというものである。この場合、tanning の律速段階は血球へのチロシンの透過性にあり、KARLSON らがクロバエの囲蛹殻形成時のそれをドーパデカルボキシラーゼにありとしたのと異なる。囲蛹殻形成時と羽化時の tanning のホルモン制御機構が異なるとも理解できるが、KARLSON らの説にはかなりの批判がある。囲蛹殻形成時の真皮細胞下には血球が集結してくることから、KARLSON らがみたエクジゾンによるドーパデカルボキシラーゼの合成は真皮細胞内で起きたのではなく、真皮細胞下に集結した血球で生じたものであって、囲蛹殻形成時にも tanning は bursicon が制御しているものと、NEVILLE は主張している<sup>16)</sup>。もしそうであれば、エクジゾンはドーパデカルボキシラーゼを含む血球の合成とか真皮細胞による皮膚タンパク質の合成とかの tanning に必要な条件を整え、後は bursicon が血球へのチロシンの透過を促進して tanning を誘起することになる。囲蛹殻形成時の tanning が短時間内に進行することを考えると、遺伝子の活性化を含む制御よりは、作用物質的な bursicon が tanning を調節している可能性のほうが高い。

## II 皮膚の形成・分解

最初に、RIDDIFORD と TRUMAN を中心としたグループによる真皮細胞のクチクラ形成への内分泌制御の研究

を紹介しよう。彼女らが用いたタバコスズメガでは、4令期には JH titer が高い脱皮期に1回エクジゾンが分泌されるのに対し、幼虫から蛹へと変態する終令期には JH が検出されなくなつてから2回エクジゾンが分泌される(第3図)<sup>17)</sup>。終令期の最初のエクジゾン分泌時に真皮細胞が幼虫型クチクラをもはや形成しないように遺伝情報系の変換が行われる。これを彼女らは commitment の変換と名づけた(commitment は発生学で用いられる determination とほぼ同義語)。最初の分泌後に幼虫は摂食を止め wandering stage に入り、背脈管も露出する。第1回目のエクジゾン分泌前の真皮細胞は幼虫型クチクラを形成する能力があり、皮膚を切り出し若令幼虫に移植するとか、JH とエクジゾンを含む培養液に移すと、皮膚片は幼虫型クチクラを形成する。一方、それをエクジゾンと一定期間培養してから若令幼虫に移植しても、皮膚片は蛹型クチクラしか形成しない。このような情報系の切り換えは RNA 合成阻害剤によって阻止されるが、タンパク合成阻害剤によっては影響をうけない。これらの結果から、情報系の切り換えにはエクジゾンによる RNA の合成誘導が必要で、それを JH は抑制するため、若令期には幼虫型クチクラのみが形成されるものと RIDDIFORD らは推察した。蛹型クチクラ形成を制御するオペレーター遺伝子のようなものがあり、それが普段は JH により誘導されるリプレッサーにより抑制されているが、JH がなくなると、そのリプレッサーを解除するようなタンパク質の遺伝子をエクジゾンが活性化するために、情報系の変換が行われる。あるいは、JH 不在になると、エクジゾンが JH のレセプターの合成を押えるように働くとも考えられる。最近、MITSUI らによって真皮細胞の幼虫型と蛹型クチクラ形成を誘起できる培養系が確立されたので<sup>18)</sup>、その詳細な仕組みが解明されていくであろう。



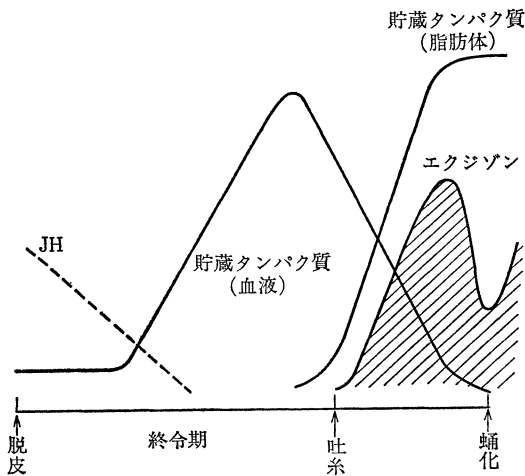
第3図 タバコスズメガにおけるエクジゾン及び JH titer の変化<sup>17)</sup>

RIDDIFORD らの一連の研究は、幼虫型クチクラ形成を繰り返していた真皮細胞が蛹型クチクラを形成するように切り換えられるのには、JH がなくなった間に一定期間エクジゾンにさらされる必要があり、実際の蛹型クチクラの形成は更に高濃度のエクジゾンにさらされることによって誘起されることを示している。実際、情報系切り換え時は DNA 合成を伴わないが、第2回のエクジゾン分泌時には真皮細胞で DNA 合成が活発に行われクチクラが形成される<sup>17)</sup>。

クチクラの主成分はキチンとタンパク質より構成されているが、古いクチクラは脱皮のたびに真皮細胞から分泌される脱皮液に含まれるキチン分解酵素とトリプシン様タンパク質分解酵素によって分解される。一方、脱皮時前後に脂肪体からグリコーゲンが減少し、血中トレハロース濃度の上昇、更にはキチンの合成という、脂肪体のグリコーゲンが新しいクチクラのキチン合成に使われていくことを示唆する一連の事象が進行する<sup>19)</sup>。キチンは、N-アセチルグルコミサミンのポリマーで、キチナーゼとキトピアーゼによって分解されるが、特にキチナーゼ活性が脱皮時のみ顕著に上昇する<sup>16,20)</sup>。前胸腺を含まない遊離腹部にエクジゾンを注射すると、数時間以降キチナーゼ活性が数倍に上昇する<sup>21)</sup>。このように、キチナーゼの活性化も含めて脱皮時前後の一連の事象をエクジゾンが誘起していると思われるが、それらについてほとんど明らかにされていない。

### III 脂肪体の構造と機能変化

幼虫期の脂肪体は機能からみて肝臓にたとえられ、細胞質は物質代謝に関与する粗面小胞体、リボゾーム、ミトコンドリア、ゴルジ体、リソゾームなどに富んだ構造をしている。ところが、老熟期になるとその細胞構造は激的な変化を遂げる。細胞壁から数多くのピノサイトシスが生じ、それに由来する小胞が融合して大きな顆粒に成長する。上述のオルガネラはほとんど消失し、細胞質内は種々な形態の顆粒で占められるようになる。つまり、構造も機能も物質代謝の場から貯蔵の場へと変換を遂げる<sup>22)</sup>。セクロピア蚕<sup>23)</sup>及びカイコ<sup>24)</sup>では終令期に脂肪体で合成され血中に分泌されていた分子量 50 万前後のタンパク質が、吐糸期に脂肪体に取り込まれてタンパク顆粒中に貯蔵される。ここではそれらを貯蔵タンパク質と呼ぶことにする。終令期のカイコにおける貯蔵タンパク質の血中及び脂肪体への分布様相を第4図に示す。同時に、既に明らかにされているエクジゾンの titer<sup>25,26)</sup>、及び推定される JH titer の変動様相も示した。4令期のカイコからアラタ体を摘出すると終令期に特有な現



第4図 カイコにおける貯蔵タンパク質の分布様相とホルモン titer の変化<sup>27)</sup>

象, すなわち貯蔵タンパク質の合成とそれに続く脂肪体への移行が誘起されるが, アラタ体摘出時に JH を注射するとそれらの現象はブロックされる<sup>27)</sup>。すなわち, 貯蔵タンパク質の合成が JH titer の低下によって誘起されることを示唆している。タバコスズメガの場合のような第1回目のエクジゾン titer の上昇はカイコでは報告されていない<sup>25, 26)</sup>。RIDDIFORD らのいう情報系の切り換えが, カイコではエクジゾンが分泌されなくても JH がある閾値以下になれば決定されるのかもしれない。貯蔵タンパク質の脂肪体への移行はエクジゾン titer の上昇と一致する(第4図)。しかも, 胸腹間結紮により貯蔵タンパク質の脂肪体への移行を阻止できるが, エクジゾン投与すると移行が促進される<sup>27)</sup>。これらの結果は, 貯蔵タンパク質の取り込み, タンパク顆粒の形成を含む脂肪体細胞の構造と機能の変化がエクジゾンによって誘起されることを示している。

脂肪体は貯蔵タンパク質をも含めて血液タンパク質のほとんどを合成している。その一つに, 卵黄タンパク質の前駆体 vitellogenin (VT) がある。セクロピア蚕の脂肪体細胞は老熟期と休眠覚醒期に VT を合成し血中に分泌する<sup>28, 29)</sup>。このような現象は脂肪体が貯蔵の場に変換してしまってから生じる。これらの時期にエクジゾン titer の上昇が期待できるが, エクジゾンと VT との関係は調べられていない。カイコでは蛹化後再びエクジゾン titer は上昇するが<sup>26, 30)</sup>, 同時に VT が血中に出現する<sup>31)</sup>。更に, エクジゾンが脂肪体の VT 合成を *in vitro* で促進する<sup>32)</sup>。

エクジゾンの VT 合成の制御は, ネットアイシマカを用

いた HAGEDORN らの研究によって明らかにされてきた。このカでは吸血が刺激となって, 脳で合成され側心体に蓄わえられていた卵成熟促進ホルモンが分泌される。それに応じて卵巣から因子が分泌され脂肪体に働き VT 合成を開始させる<sup>33)</sup>。未吸血虫にエクジゾン注射すると同様に脂肪体の VT 合成能が高められる<sup>34)</sup>。吸血後の卵巣に  $\alpha$ -エクジゾンが蓄積されることから,  $\alpha$ -エクジゾンが卵巣の因子で, 脂肪体の VT 合成を誘起するものと彼らは示唆した<sup>35)</sup>。彼らとは独立に, SCHLAEGER らは未吸血虫にエクジゾン注射すると, ドーパドカルボキシラーゼ活性が上昇することを見つけた<sup>36)</sup>。この酵素は卵が産下された後の tanning に関与する。このように, エクジゾンが脂肪体と卵巣に同時に働き, それぞれに固有の事象を誘起するわけで, エクジゾン作用の多面性をうかがうことができる。

成虫になって卵巣が成熟する昆虫では, 一般に卵巣発育は JH によって制御されている。脂肪体での VT の合成と, VT の卵巣への取り込みの両過程も同じホルモンが誘起するものと考えられ, 前過程への JH の関与がかなり詳細に調べられている。例えば, トノサマバタでは羽化後かなりの時間が経過してから脂肪体の VT 合成能が高まり, それに対応するように細胞質内に粗面小胞体, リボゾーム, ゴルジ体などが増える。アラタ体を摘出すると卵巣成熟も VT 合成も停止するが, 摘出虫に JH を注射すると脂肪体の合成能が高まる。JH 投与後の脂肪体から m-RNA を抽出し, オオムギ胚の無細胞系に加えると VT の合成が誘導される<sup>37)</sup>。このように, 脂肪体の VT 合成への JH の作用機序はエクジゾンのそれとかなり類似していることが注目される。

#### IV 成虫芽の分化

完全変態の昆虫では, 成虫の翅肢, 複眼, 触角, 生殖巣などになる器官は成虫芽という円盤状の細胞塊として体内各所に分布しているが, 幼虫末期から蛹期にかけて分化, それぞれ固有の形態と機能をもつようになる<sup>38)</sup>。成虫芽を摘出して培養した場合のホルモンに対する反応は虫のステージや成虫芽の種類によって異なるが, これまで得られた結果からみる限り, いずれもエクジゾンによってその分化は促進され, JH によって阻害される<sup>39, 40)</sup>。JH titer の高い時期の幼虫から取り出した成虫芽はエクジゾンを含む培地でも分化しないが, 終令末期のになると反応するようになり, 更にステージが進んだものではエクジゾンなしでも分化が開始される<sup>39, 40)</sup>。分化の程度はエクジゾン濃度の対数に比例する<sup>39, 40)</sup>。これらは, エクジゾンにいったんさらされれば成虫芽の分化



が自動的に進行するというのではなく、エクジゾンにさらされる時間と濃度のもたらす効果が蓄積して順次分化の段階が誘起されることを物語っている。培養した成虫芽での標識した前駆体の取り込みからみた核酸合成能からみても同様のことが指摘できる。すなわち、DNA 及び RNA 合成能を高く保つためには連続してエクジゾン下に成虫芽を保持する必要がある、エクジゾンを含まない培地に移すと分化もある段階で停止してしまう<sup>39~42)</sup>。

エクジゾン不在下の培養系では各種代謝活性は低下するが、エクジゾン添加によってまず RNA 及びタンパク合成能が、遅れて DNA 合成能が上昇する<sup>40)</sup>。分化に先がけてある遺伝情報の転写が必要なることを示唆する。合成される RNA は、タンパク合成の場であるリボゾムの RNA で、量としては少ないが m-RNA の存在も確認されている<sup>43)</sup>。その m-RNA がどのようなものかは明らかにされていないが、その合成に関与する RNA ポリメラーゼについて若干の研究が報告されている。シヨウジヨウウバエの成虫芽では RNA ポリメラーゼがエクジゾンによっても JH によっても高められる。ただし、JH 下で高められた活性は JH を除いてやると再びもとのレベルまで低下する<sup>44)</sup>。JH の可逆的な効果は核酸、タンパク合成能に対しても同様で、JH はエクジゾンによる合成能の上昇を阻止するが、対照区以下には低下させることはなく、JH を除いてエクジゾン下で培養を続けければ合成能は再び上昇する<sup>42, 45~46)</sup>。このように成虫芽の場合は、皮膚形成の項で述べたような JH がエクジゾンと共同して別の分化をたどらせるわけではなく、JH はエクジゾンが作用する遺伝子の発現を抑制するように働いているようである。すなわち、分化の進行に遺伝情報系の切り換えは必要ではなく、恐らくは JH が制御しているリプレッサータンパク質がなくなれば、成虫芽はエクジゾンに反応して分化できる体制になるであろう。JH はそのリプレッサーの転写過程に必要な RNA ホリメラーゼの活性を高めるため上述のような結果が得られたとも考えられる。

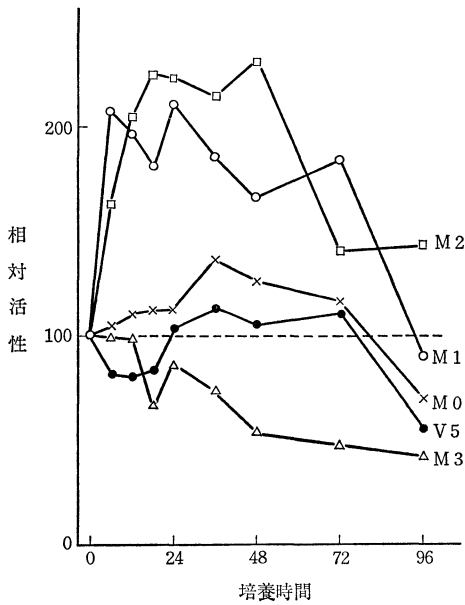
成虫芽で作られるタンパク質についてはほとんど検討されていない。ただ、シヨウジヨウウバエの成虫芽の培養系ではエクジゾン添加 1~2 日以降にドーパデカルボキシラーゼ活性が顕著に上昇し、それは *de novo* 合成によるものであることが示されている<sup>47)</sup>。成虫芽を細胞塊の状態から伸長して固有のクチクラを形成するまで培養系で誘導できるが、ドーパデカルボキシラーゼはそのクチクラの tanning 過程に関与するものと思われる。FRISTROM<sup>48)</sup> によって多量の成虫芽の分離調整法が開発され、クチクラ形成を含めた成虫芽の分化の諸過程へのホルモ

ンの関与が明らかにされていくであろう。

## V 組織の崩壊

発生過程での細胞の死、組織の退化は広く認められており、それへの内分泌制御もカエルの尾の退化への甲状腺ホルモン、チロキシンの関与などで調べられている<sup>49)</sup>。昆虫では特にヤマモユガの 1 種 *A. pernyi* を用いて羽化後の節間筋肉の崩壊過程が LOCKSHIN<sup>50)</sup> らによってかなり詳細に調べられた。この筋肉の崩壊に関与するライソゾーム酵素類は成虫発育時にエクジゾンの働きであらかじめ準備されていて、羽化後筋肉へのインパルスが停止したことが信号となってそれらの酵素が働き崩壊が進められる<sup>50)</sup>。のちに TRUMAN<sup>51)</sup> は、このインパルスの停止は側心体から分泌される羽化時の一連の行動を解発する eclosion hormone によるものであることを明らかにした<sup>51)</sup>。インパルス停止後、崩壊の前に RNA 合成が必要なることが示されたが<sup>50)</sup>、その機構は未解明である。コロラドハムシ成虫ではアラタ体を摘出すると飛しよう筋が退化するが、その機構も明らかにされていない。

変態時の昆虫では前述の成虫芽の分化が進行する一方、唾腺、絹糸腺、前胸腺、中腸、脂肪体、更には卵巣や成虫芽の一部までが、それぞれ固有の時期に退化消失することから、変態ホルモンのそれらの過程への関与が考えられるが、そうした追究はほとんど行われてこなかった。CHINZEI<sup>52)</sup> は、吐糸期のカイコの前部糸腺を培養した場合エクジゾン不在下では絹糸腺は全く崩壊を起こさないが、培地にエクジゾンを加えると生体内と同様な過程で崩壊が誘起されることを発見した<sup>52)</sup> (口絵写真)。3, 4 令期では眠直前、5 令期では吐糸期のものを培養した場合だけエクジゾンに反応して絹糸腺は崩壊するが、各令期とも食桑時の幼虫からの絹糸腺はエクジゾン添加によっても崩壊しない<sup>52)</sup>。すなわち、ホルモンに対する絹糸腺の反応性が脱皮周期に対応して周期的に変化することが示唆される。また、ホルモンに反応する時期の絹糸腺ではステージの進んだものほどエクジゾン下で崩壊に要する時間が短くなる<sup>53)</sup>。成虫芽の分化に及ぼすエクジゾンの蓄積効果を先に述べたが、崩壊についても同様なことが指摘できる。こうした崩壊は JH によって阻止できないが遅らせることはできる。また、崩壊は RNA やタンパク合成の阻害剤添加によっても阻止されるため、崩壊も RNA やタンパク合成を必須とする分化の一つの型といえる<sup>53)</sup>。絹糸腺の崩壊時にライソゾーム酵素類の活性が顕著に増大するが、同様にエクジゾンを加えた培養系でもその酵素の一つ酸性ホスファターゼ (第 5 図) やカテプシン D 活性が増大する<sup>53)</sup>。組織の崩



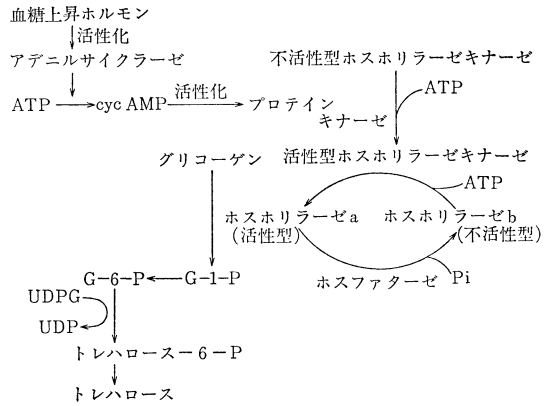
第5図 異なるステージのカイコの絹糸腺をエクジゾン下に培養した場合の酸性ホスファターゼ活性の変化  
 培地にはβ-エクジソンを1 μg/ml 加えた。相対活性はホルモン添加前の活性に対する%で示した。V5, 5令5日; M0, M1, M2, M3はそれぞれ吐糸開始当日, 1日, 2日, 3日後の絹糸腺。M3では既に崩壊が開始されている<sup>53)</sup>。

壊にはそうした分解酵素の生合成とそれらの活性化の過程が含まれ、両過程をエクジゾンが制御していると考えて検討を続けている。

VI 活動とエネルギー代謝

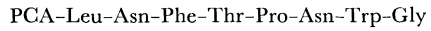
昆虫の血糖はトレハロースであるが、その値が一定に保たれるようにフィードバック調節が行われている<sup>54)</sup>。しかし、ワモンゴキブリ成虫の側心体の抽出物を注射すると血糖が短時間に上昇することが STEELE<sup>55)</sup> によって報告されて以来、ハエ、バッタ、ミツバチなどでもそうした血糖上昇ホルモン(hyperglycaemic hormone)の存在が示され、活動時のエネルギー源補給には内分泌系が関与していることが明らかにされてきた<sup>56)</sup>。このホルモンはペプチドであるがその構造は同定されていない。その作用機序は、第6図に示すように、脂肪体内で cycAMP を介して不活性型グリコーゲンホスホリラーゼを活性化することによりグリコーゲンの分解を促進し、トレハロース合成を誘導するという、ほ乳類のグリカゴンのと同様なものであることを支持する結果が得られている<sup>56~57)</sup>。

一方、バッタにも血糖上昇ホルモンは存在するが、そ



第6図 血糖上昇ホルモンの作用機序

の活性は小さく、側心体抽出物はむしろ血中の脂質、ジグリセライドの濃度の上昇をもたらすことから、このホルモンは脂質動員ホルモン (adipokinetic hormone) と名づけられた<sup>58)</sup>。飛しょう開始とともに側心体から分泌されたホルモンは脂肪体に働きかけてジグリセライドの血中への放出、更には飛しょう筋での脂質の燃焼を促進する<sup>59~60)</sup>。最近、STONE らによってバッタの側心体 3,000 対からこのホルモンが分離され、昆虫で同定された最初のペプチドホルモンとして以下のような構造が発表された<sup>61)</sup>。



(PCA はピログルタミン酸残基)

興味あることに、ゴキブリの側心体抽出物はバッタの血中脂質量を高め、反対にバッタのそれはゴキブリの血糖値を高める。すなわち、どちらの昆虫にも血糖及び脂質の代謝を調節するホルモンが含まれている。ゴキブリでは炭水化物を、バッタでは脂質を活動のエネルギー源にしており、バッタでは脂質の、ゴキブリでは糖の動員を促進するように側心体ホルモンの作用が発揮される。これら2種の昆虫のホルモンが同一であることも考えられるから、両者の機能的な関係もやがて明らかになるであろう。

おわりに

本稿でふれた代謝調節に直接関与するホルモンはいずれもペプチド、あるいはそのように推定されているもので、分泌されて早くて数分から遅くとも1, 2時間内にその作用が発現される。誘起される反応はホルモン投与量にほぼ比例するもので、ホルモンが反応の引き金的な役割をしている。こうした内分泌系の存在は体内外の変化に速やかに対応する上で好都合と考えられる。

ところが、そうした個々の変化に対応する内分泌系の発達ではなく、内外の形態・機能も習性も切り換えることによって次の環境に個体全体として適応させていることが昆虫の生活の大きな特性であり、それを制御しているホルモンが特に重要な意義をもっていることは指摘するまでもないであろう。ここで述べた脱皮・変態に関与するエクジゾンと JH というわずかに 2 種類のホルモンが、そうした事象ばかりでなく、種々な標的器官のそれぞれに固有な構造・機能の変化に共同して、あるいは単独で、促進的に、あるいは阻害的に作用する。昆虫の生活史で生じる、恐らくはほとんどすべての事象がこの二つのホルモンの関与を受けているといっても過言ではないであろう。こうしたホルモンに対する標的器官の反応は、RNA 合成能からみても投与後早くて 30 分から、一般に数時間から 1 日くらい後に現れ、ある特定のタンパク質が誘導されるのには更に時間がかかる。ほとんどの結果は、形態・機能変化の誘起に RNA 合成が必要であることを支持しており、エクジゾンと JH が遺伝子の転写レベルを制御していることを示唆している。そうした形態形成ホルモンに対する器官の反応は投与量ではなく、その対数に比例する。ホルモンの投与量が少なかったり時間が十分でないと反応は途中で停止する。ホルモンの誘導する遺伝情報量の大きさが反応の程度を決めるといえる。昆虫の発育途上ホルモン titer は極めてダイナミックに変動するが、それに対して各器官は固有の対応をし、そのもたらす情報量が十分になれば分化を開始するのである。ここではふれなかったが、器官の相互作用もホルモン効果の発現に種々な面で関与している。そうした内分泌効果の蓄積と器官の相互作用下に各器官には固有の、しかし全体としては調和のとれた変化が誘起されるものと考えられる。

昆虫のこうした遺伝情報系に働くホルモンの作用機序はまだまだ未解明で、本拙文には筆者らの推論をかなり入れざるを得なかった。御批判をいただければ幸甚である。なお、これを書くにあたって討議に加わっていただいた山下興亜、木村 滋の両氏に厚く感謝の意を表する。

#### 引用文献

- 1) KARLSON, P. and C. E. SEKERIS (1976) : In "The Insect Integument" (Ed. by H. R. HEPBURN), pp. 145~156. Elsevier Scientific Publishing Company, N. Y., Heiderburg, Berlin.
- 2) SHAAYA, E. and P. KARLSON (1965) : J. Insect Physiol. 11 : 65~69.
- 3) CHEN, T. T. and R. B. HODGETTS (1974) : Dev. Biol. 38 : 271~284.
- 4) LUNAN, K. D. and H. K. MITCHELL (1969) : Arch. Biochem. Biophys. 132 : 450~456.
- 5) SCHLAEGER, D. A. and M. S. FUCHS (1974) : Dev. Biol. 38 : 209~219.
- 6) FRAGOULIS, E. G. and C. E. SEKERIS (1975) : Biochem. J. 146 : 121~126.
- 7) FRAGOULIS, E. G. and C. E. SEKERIS (1975) : Eur. J. Biochem. 51 : 305~316.
- 8) FRAENKEL, G. and C. HSIAO (1965) : J. Insect Physiol. 11 : 513~556.
- 9) MILLS, R. R. (1965) : *ibid.* 11 : 1269~1275.
- 10) FRAENKEL, G. et al. (1966) : Science 151 : 91.
- 11) MILLS, R. R. and C. R. LAKE (1966) : J. Insect Physiol. 12 : 1395~1401.
- 12) ——— et al. (1967) : *ibid.* 16 : 1539~1546.
- 13) ——— et al. (1968) : *ibid.* 14 : 603~611.
- 14) ——— et al. (1970) : *ibid.* 16 : 331~340.
- 15) VANDENBERG, R. D. and R. R. MILLS (1974) : *ibid.* 20 : 623~627.
- 16) NEVILLE, A. C. (1975) : "Biology of the Arthropod Cuticle", Springer-Verlag, N. Y., Heidelberg, Berlin, pp. 448.
- 17) RIDDIFORD, L. M. (1976) : In "The Juvenile Hormones" (Ed. by L. I. GILBERT), pp. 327~341. Plenum Press, N. Y., London.
- 18) MITSUI, I. and L. M. RIDDIFORD (1976) : Dev. Biol. 54 : 172~186.
- 19) 木村 滋 (1974) : 応動昆 18 : 183~188.
- 20) KIMURA, S. (1973) : Appl. Ent. Zool. 8 : 234~236.
- 21) ——— (1973) : J. Insect Physiol. 19 : 115~123.
- 22) 藤條純夫・鎮西康雄 (1974) : 化学と生物 12 : 817~825.
- 23) Tojo, S. et al. (1977) : J. Cell. Biol. (投稿中).
- 24) ——— : In preparation.
- 25) SHAAYA, E. and P. KARLSON (1965) : Dev. Biol. 11 : 424~432.
- 26) CALVEZ, B. et al. (1976) : FEBS Letters 71 : 57~61.
- 27) 木村 滋他 (1977) : 昭和 52 年度応動昆大会講演.
- 28) PAN, M. L. et al. (1969) : Science 165 : 393~394.
- 29) ——— (1971) : J. Insect Physiol. 17 : 677~689.
- 30) HANAOKA, K. and E. OHNISHI (1974) : *ibid.* 20 : 2375~2384.
- 31) KAWAGUCHI, Y. and H. DOIRA (1973) : *ibid.* 19 : 2083~2096.
- 32) ONO, S. et al. (1975) : Insect Biochem. 5 : 313~329.
- 33) HAGEDORN, H. H. and A. M. FALLON (1973) : Nature 244 : 103~105.
- 34) FALLON, A. M. et al. (1974) : J. Insect Physiol.

- 20 : 1815~1823.
- 35) HAGEDORN, H. H. et al. (1975) : Proc. Nat. Acad. Sci. 72 : 3255~3259.
- 36) SCHLAEGER, D. A. and M. S. FUCHS (1974) : Dev. Biol. 38 : 209~219.
- 37) CHEN, T. T. et al. (1976) : In "The Juvenile Hormone", pp. 505~529. See ref. 17).
- 38) NÖTHINGER, R. (1972) : In "Result and Problems in Cell Differentiation", vol. 5 : 1~34. Springer-Verlag, Berlin and N. Y.
- 39) OBERLANDER, H. (1972) : ibid. vol. 5 : 150~172.
- 40) MARKS, E. P. (1976) : In "Invertebrate Tissue Culture", pp. 117~132. Academic Press, N. Y., San Francisco, London.
- 41) FRISTROM, J. W. et al. (1973) : Dev. Biol. 33 : 441~456.
- 42) LOGAN, W. R. et al. (1975) : J. Insect Physiol. 21 : 1343~1354.
- 43) BONNER, J. J. and M. L. PARDUE (1976) : Chromosoma (Berl.) 58 : 87~99.
- 44) NISHIURA, J. T. and J. W. FRISTROM (1975) : Proc. Nat. Acad. Sci. 72 : 2984~2988.
- 45) VIJUEBERG, A. J. and L. A. GINSEL (1976) : J. Insect Physiol. 22 : 181~186.
- 46) CHIHARA, C. J. et al. (1972) : ibid. 18 : 1115~1123.
- 47) CHEN, T. T. and R. B. HODGETTS (1974) : Dev. Biol. 38 : 271~284.
- 48) FRISTROM, J. W. (1972) : In "Result and Problem in Cell Differentiation", vol. 5 : 111~154.
- 49) WEBER, R. (1969) : In "Lysosome in Biology and Pathology", pp. 437~461. North Holland Co., Amsterdam.
- 50) LOCKSHIN, R. A. (1969) : ibid. pp. 363~391.
- 51) TRUMAN, J. W. (1970) : Am. Zool. 10 : 511~512.
- 52) CHINZEI, Y. (1975) : Appl. Ent. Zool. 10 : 136~138.
- 53) 鎮西康雄 (未発表).
- 54) WYATT, G. R. (1967) : Adv. Insect Physiol. 4 : 287~360.
- 55) STEELE, J. E. (1961) : Nature 192 : 680~681.
- 56) ——— (1976) : Adv. Insect Physiol. 12 : 239~323.
- 57) HANAOKA, K. and S. Y. TAKAHASHI (1977) : Insect Biochem. 7 : 95~99.
- 58) MAYER, R. J. and D. J. CANDY (1969) : J. Insect Physiol. 15 : 611~620.
- 59) GOLDSWORTHY, G. J. et al. (1975) : J. Endocr. 64 : 66~67.
- 60) SPENCER, I. M. and D. J. CANDY (1974) : Biochem. Soc. Trans. 2 : 1093~1098.
- 61) STONE, J. V. et al. (1976) : Nature 263 : 207~211.

### 新刊本会発行図書

## 土壌病害に関する国内文献集 (II)

北海道大学農学部 宇井格生 編

A 5 判 166 ページ 1,200 円 送料 160 円

昭和 41 年に発行した同書 (I) に続いて 41 年から 50 年までの 10 年間に主要学術雑誌などに掲載された文献をすべて網羅して 1 冊にまとめたもの。内容は、I ウイルス, II 細菌, III 菌類の各々による病害, IV 各種病害, V その他, VI 土壌処理, 薬剤防除の分類によって掲載してある。

### 次号予告

次 9 月号は下記原稿を掲載する予定です。

ミカンサビダニの生態と防除 関 道生  
 ナシサビダニの生態と防除 内田 正人  
 日本におけるアメリカシロヒトリの分布 梅谷 献二  
 果樹を加害するヒメシロモンドクガの生態 佐藤 威  
 ハクサイ根こぶ病の発生生態 田村 実

いもち病菌の有性世代 加藤 肇

蛍光抗体法によるカンキツトリステザウイルスの検定  
 土崎常男・佐々木 篤

植物防疫基礎講座

ウリ類つる割病の保菌種子調製法

小川 奎・野村良邦・竹内昭士郎

定期購読者以外の申込みは至急前金で本会へ

1 部 300 円 送料 29 円



## 昆虫の脱皮ホルモン

北海道大学低温科学研究所 茅野春雄

## I 前胸腺

1930年代、イギリスの WIGGLESWORTH はサンガメを使って、初めて昆虫の脱皮変態がホルモンによって支配される生物現象であることを示した。しかし、そのホルモンを分泌する内分泌腺を確認するまでに至らなかった。

1940年代の初め、福田宗一はカイコを使って、昆虫の脱皮変態を実験形態学的なレベルで解きあかし、基本的概念を確立した。彼はカイコという優れた実験材料を駆使して、第2次世界大戦中の困難な時代にもかかわらず、見事な研究成果をあげた。昆虫の幼虫脱皮は前胸腺から分泌されるホルモンとアラタ体から分泌されるホルモンの共同作用下でひきおこされる。そしてアラタ体ホルモンの分泌が止み、前胸腺ホルモンのみが単独で作用すると幼虫から蛹へ、蛹から成虫への脱皮、つまり変態がおこる。この福田の発見した事実は、その後多くの研究者によって、確認され、完全変態・不完全変態の昆虫をとわず、広く適用されることが明らかにされた。例えば、双翅類では前胸腺の相同器官である環状腺が同様のホルモンを分泌する。

福田の研究以後、昆虫の脱皮・変態に関する特筆すべき唯一の研究は、1948年のアメリカの C. M. WILLIAMS のものである。彼は蛹で休眠するセクロピア蚕の内分泌機構を調べ、脳から分泌されるホルモンが、この昆虫の休眠覚醒に必要であるという結論に達した。この結論は間違っていないが、彼は当時福田の論文を入手できず、前胸腺ホルモンの存在を知らなかったので、蛹休眠の覚醒は脳ホルモンの直接の作用と考えた。いうまでもなく、現在では脳ホルモン→前胸腺→成虫化（蛹休眠離脱）と考えられている。つまり、ここでいう脳ホルモンとは、前胸腺刺激ホルモンというべきものであって、いわば哺乳動物での視床下部、あるいは脳下垂体ホルモンに相当しよう。つまり、昆虫の脳は脱皮をコントロールする総指令部である（昆虫の脳ホルモンについては、本特集号の宇尾淳子氏の論文を参照されたい）。

いずれにせよ、福田や WILLIAMS によって、確立された昆虫の脱皮・変態を支配するホルモンの作用様式は、現在広く受け入れられ、高等学校の生物の教科書にさえ、記載されている。

## II エクジゾン

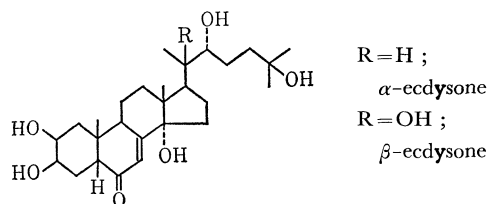
多くのホルモンの研究の歴史がそうであったように、福田の実験形態学的な仕事が確立されたのに続いて、前胸腺ホルモンの分離・抽出・化学同定の研究が始まった。その研究を推進したのはドイツのマックスプランク研究所の BUTENANDT と KARLSON らのチームである。第2次大戦後間もなくこの研究は開始されたが、材料のカイコの蛹は主として我が国から送られ、雌は主として、性フェロモンの研究に、雄はこの脱皮ホルモンの仕事に専ら使われたという。

最初に脱皮ホルモンの単離精製についての報告がでたのは1954年である。この論文では、500kgの蛹から、最終的に25mgの針状結晶が得られ、そして、間もなくその化学構造が決定されるだろうと述べられている。当時、我々はこの論文に大変感銘をうけ、ドイツの天然物化学分野の歴史の長さ、その底力に脱帽した。BUTENANDT らはこのホルモンを Ecdysis (脱皮) をひきおこす作用がある物質という意味から、Ecdysone (エクジゾン) と名づけた。それ以後、この分野では、前胸腺ホルモン、あるいは脱皮ホルモンなどという代わりに、エクジゾンという言葉が専ら用いられるようになった。

この BUTENANDT らの研究に刺激されて、その後、続々と世界各地でエクジゾンの探索が始まった。数多くの昆虫や甲殻類からエクジゾンが単離された。その中で、特筆すべきことは、脱皮ホルモンには化学構造の似た幾つかの物質があるらしいことが分かったことである。例えば、カイコには2種類のエクジゾンがあり、一つを  $\alpha$ -エクジゾン、他を  $\beta$ -エクジゾンと名づけられた。また、甲殻類からはクラストエクジゾン（甲殻類 Crustacean から命名した）が単離されたが、これは後で述べるように、数年後  $\beta$ -エクジゾンと同じ物質であることが明らかにされた。

一方、エクジゾンの構造決定は、多くの生物学者や有機化学者の期待の中に、KARLSON の研究チームによって進められ、やがて、エクジゾンはステロイド骨格をもっていること、それに水酸基が幾つか導入されていることなどが明らかになってきた。しかし、最終の構造決定は予想に反して難航し、漸く1965年、KARLSON の研

究グループであった HÜBER と HOPPE によって最終構造が発表された。彼らは X 線解析法を用いて、まず  $\alpha$ -エクジゾンの構造を決定し、続いて  $\beta$ -エクジゾンの構造も確定した。第1図に示すように、 $\beta$ -エクジゾンは  $\alpha$ -エクジゾンの 20 位の炭素にもう一つの水酸基が導入されたものである。既に述べたように、エクジゾンの構造が最終決定されたことによって、クラストエクジゾンは  $\beta$ -エクジゾンと全く同一物質であることも明らかになった。



第1図  $\alpha$ -及び  $\beta$ -エクジゾンの構造

このようにして、1940年代の前半に、我が福田によって前胸腺ホルモンの存在が発表されてから、約 25 年後に、このホルモンの研究は、その作用機構は何かという、他のホルモンにも共通の研究命題を除けば、一応ここに完結したかにみえた。偶然にも、エクジゾンの構造決定より 1 年おくれて、アラタ体ホルモン (幼若ホルモン、Juvenile hormone と一般によばれている) の構造がアメリカの RÖLLER を中心とするグループによって決定され、昆虫の幼虫脱皮・変態に関するホルモンの研究史にここで一つの区切りがついたと誰しも感じたのではないかと思う。

### III 植物性エクジゾン

ところが、エクジゾンの化学構造が発表された直後、2人の日本の天然物有機化学者によって、エクジゾンあるいはその類似物質が、ある種の植物に多量に含まれているという事実が報告され、我々を驚かした。一人は当時東北大学化学教室の中西香爾、もう一人は同じ大学の薬学教室の竹本常松である。2人は互いに独立に、薬理作用のある物質を検索中に、エクジゾンとその構造が酷似しているステロイドを植物から分離し、中西はトリガバマキから得たステロイドをポナステロンと名づけ、竹本はイノコズチから単離したステロイドをイノコステロンと呼んだ。そして、どちらも強力な昆虫の脱皮作用をもつことが確かめられた。それ以後、世界各地で植物性エクジゾンの研究が盛んになり、現在 20 種類以上のエクジゾン様物質が植物から単離・同定されている。ちなみに、カイコの食草であるクワには、イノコステロンと

$\beta$ -エクジゾンが含まれているという。

動物のホルモンという生物・医学用語は、体内のある特定の器官で生産され、血液によって運ばれて、他のある特定の器官に、一定の生理作用を及ぼすような物質に与えられた用語である。したがって、この「ホルモン」が食物から常時体内に取り込まれるというのなら、もうこの物質はホルモンとはいえない。一体、昆虫の食草から体内に入ったエクジゾン様物質はホルモンとして作用しているのだろうか？ それとも、吸収されなかったり、あるいは速やかに体内で分解されるか、他の物質と結合したりして、不活性化されるのだろうか？ このような重要な疑問にこたえるべく、当然多くの研究が行われた。しかし、現在でも明快な解答はないようにみえるが、おそらく自然条件下で経口的に昆虫の体内に取り込まれた植物性エクジゾンは、脱皮作用を現す前に、不活性化されてしまう、というより、不活性化されるはずだと考えられているといつてよいだろう。

### IV エクジゾンは前胸腺ホルモンか？

前胸腺からは変態ホルモンが分泌される。一方、エクジゾンを前胸腺を含まない昆虫の体内 (糸などでしばった、いわゆる遊離腹部) に注射すると、昆虫は変態する。この二つの別々の事実を我々は勝手に結びつけて、エクジゾンは前胸腺ホルモンそのものであると思いきんできたわけであるが、よく検討してみると、このことを肯定するような直接的証拠は、それまで全くなかったのである。最初にカイコの蛹から BUTENANDT や KARLSON がエクジゾンを抽出したときは、蛹丸ごとから抽出したのであって、決して前胸腺そのものを材料としたのではなかった。あとで述べるように、もしも、この2人の有機化学者が、前胸腺そのものを出發材料としていたら、おそらく彼らの努力は実らなかったであろう。この意味で彼らは幸運であったといえる。しかし、植物性エクジゾン発見によっておきた混乱の源は、実はここにあったのである。

いうまでもなく、哺乳動物などのホルモンは、あるホルモンとそれを生産分泌する内分泌器官との対応は、その器官からのホルモンの単離、あるいはその器官でのホルモンの生合成などの直接的証拠によって確立されている。BUTENANDT らによる、エクジゾンの単離の成功以来、むろん多くの研究者はこの点に目を向け、いろいろな昆虫の前胸腺あるいはその相同器官から、エクジゾンを見つけたそうと試みた。しかし、何百という前胸腺を用いても、誰も前胸腺そのものにエクジゾンが存在するという、確かな証拠を得られなかったのである。

このような状況のところに、植物にエクジゾンが存在するという全く予期しなかった報告をはじめとして、1960年終わりから1970年初めにかけて、エクジゾンと前胸腺ホルモンとは違うものではないかと思わせるような報告が次々と発表された。その主なものをあげてみると、カイコの幼虫の前胸腺を含まない腹部に $H^3$ -コレステロールを注射すると $H^3$ -エクジゾンが出てくるという報告（コレステロールはエクジゾンの前駆体であるということは1963年KARLSONらが、ラジオアイソトープを使って既に証明していた）、エノサイトで脱皮ホルモンが合成されるという報告（この考えはいまでも主張されている）、ハエの環状腺では脱皮ホルモンがつくられるが、それはグルコシド結合しており、酵素分解によって初めて活性型のホルモンとなるが、このホルモンはエクジゾンとは違った物質であるというような報告である。この混迷した状況を破るには、前胸腺がエクジゾンを合成分泌出来るかどうかを徹底的に調べる以外に道はない。そしてこのことは30年以上にわたって蓄積されてきた、昆虫の変態脱皮に関する知識の根本にふれる重大問題でもある。我々はこの仕事に取り組むことにした。1970年のことである。

## V 前胸腺によるエクジゾンの生合成

前胸腺そのものからエクジゾンが抽出単離されない以上、唯一残された方法は前胸腺の器官培養である。当時既にアメリカのWILLIAMSや我が国の故深谷昌次研究室で、前胸腺とその標的器官を同時に器官培養することが試みられ、少なくとも脱皮作用をもった物質が、培養液の中に出てくるという結果を得ていた。しかし、こういう実験だけでは、エクジゾンは前胸腺ホルモンと同じだという証拠にはならない。このことを決定的に証明するためには、少なくとも次の実験が必要である。①体外に取り出した前胸腺を器官培養する。②培養後はホルモンを厳密な方法によって抽出し、ある程度精製してから活性を測定する。③ホルモンの活性測定には信頼度の高い定量化された生物検定を用いる。④もしも培養後に脱皮ホルモンの活性のある物質が合成されることが分かったら、その化学同定には微量物質の化学分析法の中で最も信頼性の高い方法を用いる。この中のどれ一つ欠けても、決定的証拠としては不十分である。どうしても研究チームを組む必要があった。筆者は当時東京大学教養学部の生物学教室にいたが、そこの大学院学生の桜井勝と予研の大滝哲也（現金沢大学生物教室）と筆者の3人のチームをつくった。

ところで、エクジゾンはコレステロールから合成され

ることはKARLSONらが、ラジオアイソトープを使って、確かめていたことは、既に述べたが、よく知られているように、昆虫には生化学上の一つの特徴があって、コレステロールを含めどのようなステロール類も昆虫は自分でつくることが出来ず、すべて食物から摂取したステロールに依存している。だから、昆虫の人工飼料ではコレステロールは必須の成分である。筆者は1965年ころから昆虫の血液にあるリポタンパク質の仕事をしてきたが、鱗翅類の蛹の血液中には分子量70万くらいの球形のリポタンパク質があり、このリポタンパク質は脂肪体からジグリセリドを取り込んで、他の組織に運ぶという特異な生理作用をもっているほかに、消化管壁からはコレステロールを取り込んで運ぶという機能ももっている、一種のlipid-carrier proteinであることをみつけた。実はこの仕事は、前胸腺培養によるエクジゾン生合成実験をやってみようと考えた直接の動機となったのである。

我々の作業仮説はこうである。エクジゾンがどの器官で生合成されるにしても、その前駆物質であるコレステロールはそこではつくることが出来ないから、全部の必要なコレステロールはその器官をとりかこんでいる血液の中のコレステロールが利用されるはずである。つまり、筆者がみつけた血液中のリポタンパク質中のコレステロールが、おそらく生理的な前駆体としてエクジゾン合成に利用されるはずである。こういう観点から、従来多くの研究者が試みてきた前胸腺の器官培養の条件を検討してみると、ほとんど皆、合成培地だけを使っており、その中には、コレステロールなど1分子も入っていない。これではエクジゾンがつくられるわけではない。我々はそう考え、培養基には蛹の血液そのものを使うことにした。ただし、ここでちょっとした工夫をした。昆虫の血液をそのまま使うと、中に含まれているチロジンが酸化してたちまちメラニンが生じ真黒になってしまう。これを防ぐため、血液をセファデックスカラムを通して、タンパク部分だけを集め、あとでチロジンを除いた血液の低分子物質を加え直してやるのである（実際にはチロジンを除いたWYATTの培養基を加えた）。そうすると、この血液は長期間放置しても決してメラニンは生じてこない。この培養基を血液培養基と呼ぶことにする。更にもう一つの工夫を培養条件に加えた。前胸腺には多数の細い気管系が分布しているが、これはこの器官が多量の酸素を要求することを示している。前胸腺を体外に取り出すときは、当然この気管は切れてしまうので、培養中酸素を補うため、大気中の約2倍の酸素を常時流し続けることにした。

培養する前胸腺として、吐糸1日後のカイコの前胸腺を使い、また、血液培養基の材料としては、1年中均一な性質をもっていると判断して、シンジュサンの休眠中の蛹の血液を用いた。数日間培養後、培養液と前胸腺から別々に脱皮ホルモンを抽出し、大滝が先に開発した *Sarcophaga test* (センチクバエの遊離腹部を用いる生物検定で、標準脱皮ホルモンとして、 $\beta$ -エクジゾンを用いる) によって、ホルモンを定量した。従来の GRACE とか WYATT などの合成培地を使い、過剰の酸素も送らずに、培養しても、全くあるいはほとんどホルモンは検出されなかったが、我々が工夫した新しい培養条件下で、初めて多量の脱皮ホルモンがつけられることが分かった。第1, 2表に典型的なデータを示した。第1表は重要な事実を示している。すなわち、培養後脱皮ホルモンが存在するのは、培養液中にだけあって、前胸腺自身には全くホルモンはない。このことは前胸腺はホルモンを合成するやいなや、直ちにそれを放出してしまうことを意味している。そしてこのことは、なぜいままで、前胸腺そのものからホルモンを抽出しようという試みがすべて失敗したのか、その理由を明快に示している。BUTENANDT らが最初にエクジゾンをカイコから抽出したとき、蛹丸ごとを用いたことは賢明であったと先に述べたが、これがその理由である。第2表では、GRACE, WYATT の人工培養基でもわずかだがホルモンが合成されている。しかし、これは酸素を送った条件下の値であって、もしも、酸素を送らないとホルモン量は約1/4に下がるから、従来の培養条件では、ほとんどホルモンは検出されないことに注意してほしい。また、第2表は、血液の代わりに、血液から単離したリボタンパク質を培養基として用いても、血液に勝るとも劣らぬ量のホルモンがつけられることを示している。そして、このことは、我々の先に述べた作業仮説が正しいかもしれないことを示している。もう一つ大事なことは、血液培養基で合成された脱皮ホルモンがもしもエクジゾンだとすれば、その合成量はカイコの体内のエクジゾンタイターなどの値からみて、ほぼそれに見合う量だと考えられることである。 $\beta$ -エクジゾンの活性は $\alpha$ -エクジゾンの約2倍といわれているから、もしも合成されたホルモンが $\alpha$ -エクジゾンであるなら、表に示した値の2倍量のホルモンが合成されたことになる。

我々はこのようにして、前胸腺が適当な条件下におかれれば、多量の脱皮ホルモンを生成することを立証することが出来た。当然次の課題はこのホルモンがエクジゾンそのものかどうかを確かめることである。これには最近の超微量分析法を駆使する必要がある。当時、幸いな

第1表 培養前と後に前胸腺及び培養基中に検出された脱皮ホルモンの量

1対の前胸腺が合成するホルモン活性を生物検定でスタンダードとして用いた $\beta$ -エクジゾン相当量として、ngで表してある。

	培養した前胸腺の数 (対)	合成されたホルモンの量 (1対当たりのng)
培養前前胸腺	40	2.5
培養前血液培養基	—	0.0
培養後前胸腺	25	0.0
培養後血液培養基	25	120.0

第2表 前胸腺による脱皮ホルモンの合成に対する各種培養基の効果

ホルモンはすべて培養後、培養基中に検出されたもの、他の説明は第1表と同じ。

培養基の種類	培養された前胸腺の数 (対)	合成されたホルモンの量 (1対当たりのng)
GRACE の培養基	14	4.8
WYATT の培養基	24	17.7
血液培養基	25	120.0
血液リボタンパク	21	148.0

ことに東京工大の天然物化学の池川信夫と日本化薬の宮崎 浩らが昆虫のステロイドホルモンの微量分析を行っていた。我々は新たにこの2人の協力を求めることが出来た。薄層クロマトグラフィー、高速液体クロマトグラフィー、最終的にはマスフラグメントグラフィー (この分析法はガスクロマトグラフィーと質量分析法とを組み合わせたものである) などを用いて、幾多の曲折をへたのち、問題の脱皮ホルモンは $\alpha$ -エクジゾンそのものであることを漸く明らかにすることが出来た。このようにして、エクジゾンは前胸腺ホルモンであることが立証された。それは福田宗一が前胸腺の機能を発見してから30年後、BUTENANDT らがエクジゾンを単離してから20年後であった。

我々のこの仕事より、少しおくれて、アメリカの KING らは、Tobacco horn worm の前胸腺を培養し、同様の結論に達した。

## VI これからの問題

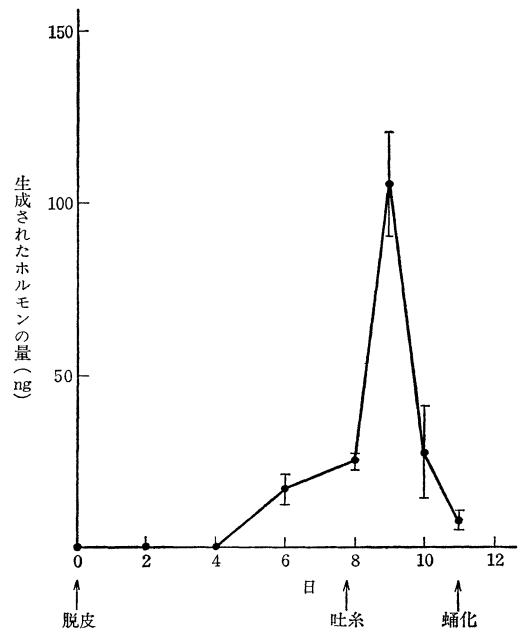
前胸腺で生合成される脱皮ホルモンは $\alpha$ -エクジゾンであって、 $\beta$ -エクジゾンではない。一般的に $\beta$ のほうが $\alpha$ より約2倍活性が高いといわれている。したがって、前胸腺で生産・分泌された $\alpha$ -エクジゾンは血流によって運ばれ標的器官で、更に炭素20位にもう一つの水酸基が導入され、 $\beta$ -エクジゾンになると考えられる。



事実、脂肪体、マルピギー管など多くの組織でこの転換がおこることが報告されている。そのため、 $\beta$ -エクジゾンが真の脱皮ホルモンであり、 $\alpha$ -エクジゾンは pro-hormone だと唱える研究者もいるが、ホルモンが標的器官で作用する、最終的な化学構造は、将来もっと研究が進めば、更に違うものが見つかるかもしれないのだから、 $\alpha$ -エクジゾンをあえて pro-hormone であると定義づける必要はない。むしろ、ある内分泌腺で生成分泌される時の物質をホルモンと呼んだほうがよいだろう。

もう一つの重要な問題は、前胸腺と脳ホルモンとの関係である。脳ホルモン、つまり前胸腺刺激ホルモンは現在その分離精製が進んでいるが、このホルモンの作用機構を研究するためには、前胸腺の器官培養法は極めて有効な手段である。第2図は5令のカイコの前胸腺のエクジゾン合成能の変化を示してある。このカーブはカイコの体内エクジゾン量の消長とほぼ一致する。5令5日目ころに初めて合成活性が認められる。そこで、例えば4日目以前の前胸腺に脳ホルモン(ある程度純化したもの)を加えて器官培養することによって、本来ならホルモンの生成能力のない前胸腺がエクジゾンを合成出来れば、脳ホルモンの前胸腺に対する作用を直接立証したことになる。最近、桜井によって、この実験が試みられ、ややポジティブな結果が得られたが、まだ確認するには至っていない。

もう一つの問題はコレステロールから  $\alpha$ -エクジゾンへの生合成経路の解明である。このことに関連して、まず次のことを述べておきたい。我々は先に述べた前胸腺の器官培養で、コレステロールを含んだ血液リポタンパク質を培養基として加えると、多量の  $\alpha$ -エクジゾンが合成されることを見たわけだが、当時この結果は我々の作業仮説を強く支持するものだとして理解した。つまり、このリポタンパク中のコレステロールが  $\alpha$ -エクジゾンの基質として直接利用されたのだと考えたわけである。ところが、事態はそんなに簡単なものではないことが次第に分かってきた。例えば、 $C^{14}$ でラベルされたコレステロールを含んだ血液リポタンパク質をあらかじめ調製して、培養基として用いても、ラベルされた  $\alpha$ -エクジゾンはほとんど生成されてこないことが分かった。更に、桜井はリポタンパク質の代わりに、コレステロールを Tween 80 で乳化したあと培養基として用いると  $\alpha$ -エクジゾンが生成されることを確かめたが、更にそのあと奇妙なことに、Tween 80 だけを培養基に加えても、 $\alpha$ -エクジゾンがつくられることを見つけた。しかもその場合、ホルモンの合成量は、血液培養基を使った場合の約90%にも達するのである。この実験事実を現在合理的に説明

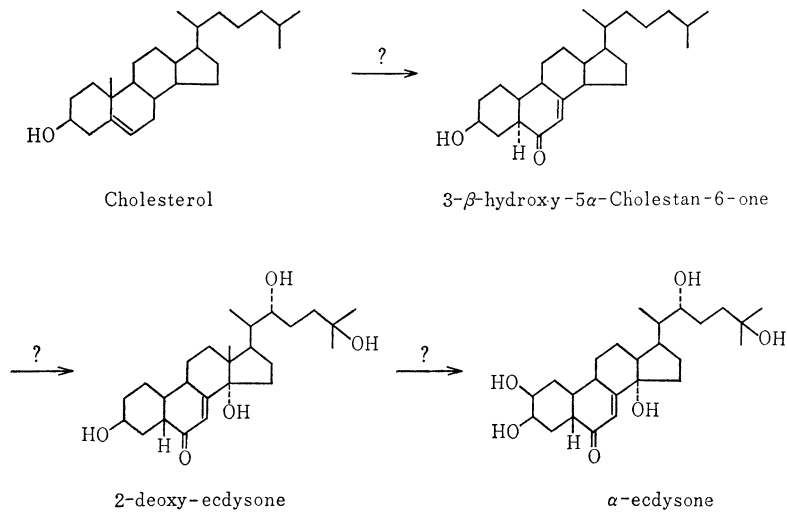


第2図 5令カイコの前胸腺によるエクジゾン生成能の変化

縦軸は1対の前胸腺が生成したホルモン量を  $\beta$ -エクジゾン相当量として示してある。

することは難しいし、推測の域を出ないが、多分前胸腺中には既にコレステロールから  $\alpha$ -エクジゾンに至る種々の中間体が含まれており、この物質がコレステロールを培養基に加えることによって、一種の pushing reaction によって、反応が進むか、あるいは、Tween 80 を加えると、これらの物質が細胞構造から mobilize されて、反応が進むのではないかと考えている。いずれにせよ、培養基に加えたコレステロールが直接  $\alpha$ -エクジゾンの基質として利用されているのではないことは確かのようなのである。

そこで、最近、桜井・池川らは前胸腺中でのコレステロールから  $\alpha$ -エクジゾンに至る合成経路を明らかにしようとして試みている。少なくとも理論的にはこの反応はコレステロールへの何回かの水酸基の導入反応で成り立っているはずである。そしてこの水酸化反応は恐らくチトクローム P. 450 を必要とするいわゆる mixed function of oxygenation によっておこるものと考えられる。普通この種の実験は組織から酵素または酵素系を取り出し、反応を行わせるわけであるが、前胸腺はあまりに微細な器官であるから、この種の手法を使うわけにはいかない。有効な方法としては、可能性のある中間体を幾つか有機合成し、一方、ラベルしたコレステロールを培養基

第3図 コレステロールから $\alpha$ -エクジゾンまでの想定合成経路

## 主な文献

の中に加え、実際に前胸腺の中で生成された中間物質と比較同定する方法がある。非常に困難な実験だが、桜井・池川らの研究チームによって、現在第3図に示したような経路が考えられている。図に示した 2-deoxyecdysone

- S. FUKUDA (1940) : Proc. Imper. Acad. Tokyo 16 : 414.  
 A. BUTENANDT and P. KARLSON (1954) : Z. Naturforsch. 96 : 389.  
 R. HÜBER and W. HOPPE (1965) : Chem. Ber. 98 : 2403.  
 H. CHINO et al. (1974) : Science 183 : 529.

## 学界だより

### ○第13回植物病理化学, 第11回感染機作研究合同談話会開催のお知らせ

テーマ: 植物病原菌の生産する生理活性物質及び感染に伴う原形質膜の形態変化

期 日: 52年9月1日午前9時~2日午後3時30分

会 場: 北泉閣

札幌市南区定山溪温泉西2の15

電話 定山溪 011365-2336~8

話題とその提供者:

#### 特別講演

- 1 病理化学談話会の13年 平井篤造氏(近畿大農)
- 2 RDV粒子のRNA転写と粒子構成ペプチド  
—スカイリンの転写阻害に関連して—  
仲田昌伸氏・鈴木直治氏(神戸大農)
- 3 植物病原微生物の代謝産物—その化学と毒性—  
坂村真雄氏(北大農)

#### 一般講演

- 4 チモシー斑点病菌の生産する毒素 Phleiochrome  
島貫忠幸氏・荒木隆男氏(北農試)
- 5 植物寄生性 *Cephalosporium* 属菌の生産する生理

活性物質 小林喜六氏・宇井格生氏(北大農)

- 6 *Alternaria* 属植物病原菌の生産する宿主特異的毒素の単離と化学構造 上野民夫氏(京大農)
- 7 そ菜軟腐病菌バクテリオシン抵抗性株と膜変化  
津山博之氏(岩手大農)
- 8 プロトプラストにおけるウイルスの取込みと原形質膜の変化  
松井千秋氏(名大農)
- 9 AK-toxin 及び AM-toxin I による寄主細胞原形質膜の変化  
朴 杓允氏(京大農)
- 10 Oxycarboxin 処理によるキク白さび病菌吸器周辺の寄主原形質膜の変化  
高橋賢司氏(農技研)

申 込: 参加希望者は至急 宿泊予約金 2日分1万円 (現金書留)をそえ下記連絡先へ申込み下さい。

連絡先: 北海道大学農学部 宇井格生氏

郵便番号 060 札幌市北区北9条西9丁目

電話 札幌 011-711-2111

### ○G. P. GEORGHIOU 教授講演会開催のお知らせ

カリフォルニア大学 (Riverside) 昆虫学部の生理学・毒物学部門の主任教授 G. P. GEORGHIOU 氏が本年9月に来日されます。同氏は薬剤抵抗性の権威で、日本応用動物昆虫学会・日本農薬学会などの共催による講演会が9月20日(火)午後1時半より東京大学農学部で開催されます(通訳つき)。内容は、新規化合物に対する抵抗性問題が中心です。来聴随意、入場は無料です。

# 鱗翅目昆虫の休眠・相変異とホルモン

筑波大学農林学系 **八 木 繁 実**

## はじめに

多くの昆虫は生息している環境に反応してさまざまな形態的・生理的变化を起こすことが知られている。これらの変化のうち、代表的な現象として休眠（この場合は随時的休眠 *facultative diapause* をいう）あるいは相変異などが存在する。休眠の場合、環境としては主に日長が重要な役割を果たしており、その他温度、湿度、生息密度、栄養なども影響を与えていることが知られている。一方、相変異については、主に生息密度の違いに応じて個体の形態・機能が変化するいわゆる多型現象のうち、連続的な変異であるといわれており、古くからワタリバッタ、ヨトウガ類についての報告が多い。これら休眠あるいは相変異を起こすさまざまな環境刺激は、一般には感覚情報として昆虫の中枢神経系で受けとめられ、最終的には内分泌器官の活性の変化、すなわちホルモン分泌パターンの変動と、それに伴う体内生理状態の変化として捕えることが出来る。このような観点から、今まで筆者が行って来た鱗翅目昆虫数種の休眠と相変異に関する内分泌機構、特に幼若ホルモン (*juvenile hormone, JH*) の役割について述べてみたい。

## I ニカメイガ

この昆虫の幼虫休眠については、深谷が 1951 年に休眠幼虫の頭部に存在するある器官の不活性化とそれに続く前胸腺の活性化により、この昆虫の休眠が覚醒すると報告した (FUKAYA, 1951)。その後深谷・三橋の一連の研究 (FUKAYA and MITSUHASHI, 1957, 1958, 1961; MITSUHASHI, 1963) により、アラタ体から分泌される JH がこの幼虫の休眠誘起とその維持に積極的な働きをしているとした。この考え方は当時から休眠一般にいわれていた WILLIAMS (1946, 1947, 1952) のホルモン欠如説 *hormonal failure theory* とは異なるものであった。しかし、その物質的な検討については、*farnesol* が後休眠期の幼虫の蛹化までの日数を遅延させるという報告がなされているにすぎなかった (FUKAYA, 1962)。そこでニカメイガの休眠について JH そのものを用いて仕事を進めた (YAGI and FUKAYA, 1974; 八木, 1975)。

この幼虫の休眠は主に短日日長により引き起こされるが、休眠に入った幼虫は①幼虫期間、特に終令期間が延

長し、②生殖巣・生殖細胞は長日条件で飼育した非休眠個体に比べて発育がおくれるという二つの特徴をもっている。まず、人工飼料中に JH を混入し、長日一非休眠条件で幼虫を飼育すると、えさに混ぜた JH の量に応じて、ある濃度以上では休眠の特徴である終令期間の延長と生殖巣の発育停止が観察された (口絵写真 ①)。しかもこうして得られた幼虫を一定期間低温接触してから再び加温すると、その多くは正常に蛹化することが分かった。第 1 表は休眠の浅い生態系である庄内系を用いた結果である。この系統は低温接触なしでも休眠は 3 か月くらいで覚醒し蛹化することが知られている。長日条件で JH により休眠した幼虫の蛹化までの日数は、対照区の短日一休眠幼虫のそれに比べ長いことが分かる。これらのことから、ニカメイガの休眠は長日一非休眠条件にもかかわらず、えさに混入された JH により引き起こされ、しかも与える JH の量により蛹化までの日数、すなわち休眠深度が変化することが示された。

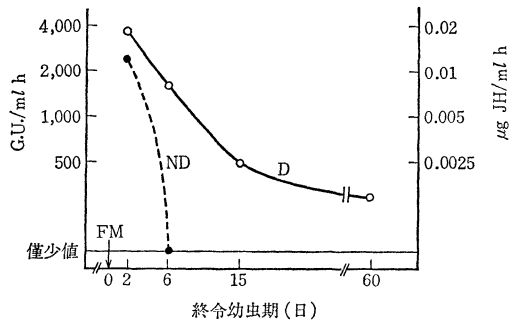
第 1 表 長日一 JH 施用幼虫及び短日一休眠幼虫の休眠深度 (ニカメイガ)

	供試虫数	生存虫数 <sup>1,2)</sup>	蛹化個体数 <sup>1)</sup>	蛹化までの平均日数
長日一 JH 施用幼虫	20	5(8)	7	120.3
短日一休眠幼虫	16	1(3)	12	98.6

1) 孵化後 130 日目までに得られた結果。

2) ( ) は死亡幼虫数。

次に長日及び短日条件で飼育した非休眠と休眠幼虫の体液中の JH 濃度 (JH titer) を、終令期から時期を追って生物検定 (*Galleria Wax Test*) すると、休眠幼虫では特に終令初期に非休眠に比べてその濃度は高い値を示した。JH titer はその後休眠中でも次第に減少して行くことが分かった (次ページの図)。また、JH titer の高い終令初期に JH を連続的に局所施用すると、長日一非休眠条件で飼育して来た幼虫でもほとんどが休眠に入ることが分かった。実際、休眠幼虫では終令初期にアラタ体を除去すると高率で休眠が破れて蛹化するが、アラタ体除去の効果は休眠の時期とともに小さくなった。また、休眠初期アラタ体を除去した幼虫に JH を連続的に局所施用すると休眠が維持されることが判明した (第 2 表)。以上の結果から、ニカメイガの幼虫休眠は短日日長によりアラタ体の分泌活性が特に終令初期休眠幼虫で



1G.U. = 0.000005 µg JH

ニカメイガ終令幼虫期における体液中の JH 濃度 (JH titer)

ND: 長日-非休眠幼虫, D: 短日-休眠幼虫,  
FM: 終令幼虫脱皮

第2表 アラタ体を除去された休眠幼虫に対する JH の効果 (ニカメイガ)

	JH 濃度 (µg/1µl)	供試虫 数 <sup>1)</sup>	蛹化個 体数 <sup>2)</sup>	幼虫脱 皮回数
アラタ体除去	対照区 0.2 2	18 12 9	10 0 0	1 12 9

- 1) 終令初期 (孵化後 35 日目) の休眠幼虫のアラタ体を除去し, アセトンに溶かした JH を 20 日間毎日局所施用した.
- 2) JH 施用開始後 40 日目までに蛹化した個体数.

高まり, JH がより多く分泌され, その後も JH の分泌がある程度維持されるため, 休眠がひき起こされ維持されると結論される。

休眠幼虫はひんぱんに幼虫脱皮を繰り返すが, 特に終令初期は脱皮してもその頭幅は脱皮前とあまり変わらない。これはシロアリの 1 種 *Kaloterme flavicollis*, メイガ *Diatraea grandiosella*・*Chilo zonellus*, カツオブシムシの 1 種 *Trogoderma granarium* で見られる成長を伴わない stationary larval ecdysis (LÜSCHER, 1961; CHIPPENDALE and YIN, 1973; DE WILDE, 1974; NAIR, 1974) と考えられる。こうして終令初期幼虫脱皮を繰り返すことにより, その後休眠幼虫の体色はやや黒化する (口絵写真②)。終令初期に休眠幼虫の頭胸間を結さつし, 脳一側心体・アラタ体のない遊離腹部では幼虫脱皮はほとんど見られず, 体色も黒化しない。しかし, この遊離腹部に JH を局所施用すると再び脱皮し, 体色黒化も起こることから, JH は直接前胸腺を刺激し, しかも体色の変化にも関与していると考えられる。既に述べたように, 休眠幼虫のアラタ体除去の影響は終令初期に最も強

く, その後は時期とともにその効果は小さくなること, また, 幼虫脱皮のひん度も終令初期から次第に減少して行くことなどから, 休眠幼虫では JH による脳-前胸腺の不活性化が考えられる。JH が脳あるいは前胸腺を不活性化させ, 前胸腺刺激ホルモン (PTTH) や脱皮ホルモン (ecdysone) の分泌を抑制することが他の昆虫でも知られており (Nijhout and Williams, 1974; Masner et al., 1975), ニカメイガにおいても終令初期 JH の高まりを経過することにより, 脳-前胸腺系が不活性化され, 安定した休眠状態に入るものと結論することが出来る。一般にアラタ体の活性は脳の支配を受け, 神経的な 2 重支配のほか, 液性的にもアラタ体刺激ホルモン (allatotropin) とアラタ体抑制ホルモン (allatohibin) の二重制御があるといわれ (Gilbert, 1976), これら内分泌器官の複雑なフィードバックシステム検討こそ休眠の内分泌機構解明に重要であろう。器官培養の手法を用いることにより, これら昆虫の内分泌系相互の関係 (安居院, 1976) をより直接的に調べることが出来よう。

ニカメイガにおいてその休眠深度は主に JH の量的な問題として捕えることが出来, 具体的には JH titer がそれに相当すると考えられる。この JH titer は ecdysone を休眠幼虫に注射し, その脱皮の質的な相違を比較することにより間接的にも測定することが出来る (第 3, 4 表)。第 3 表に示すように, 実験室内で人工飼育した休眠幼虫に体重当たり一定量の  $\beta$ -ecdysone を時期を追って注射すると, 休眠初期に相当する 30, 45 日目の個体はその大部分が幼虫脱皮をひき起こす。その後は時期とともに蛹に近い幼虫-蛹の中間型が現れる。野外越冬幼虫においても同様な傾向が認められ, ホルモン注射

第3表 人工飼育休眠幼虫に対する  $\beta$ -ecdysone の効果 (ニカメイガ)

孵化後の 日数	供試 虫数 <sup>1)</sup>	無脱皮 個体数	脱皮個体数			
			幼虫	幼虫-蛹中間型 <sup>2)</sup>		蛹
				+	++	
30	7	1	5	1	0	0
45	7	0	6	1	0	0
60	10	2	5	3	0	0
80	11	0	2	9	0	0
100	10	3	2	5	0	0
120	9	0	1	6	2	0
150	12	3	0	5	4	0
175	11	6	0	1	4	0

- 1) 幼虫 100mg 当たり 0.1 µg の  $\beta$ -ecdysone を注射.
- 2) ++ は + に比べてより蛹に近い中間型脱皮を示す.

第4表 野外越冬幼虫に対する  $\beta$ -ecdysone の効果  
(ニカメイガ)

月 日 (1973 ~74年)	供 試 虫 数 <sup>1)</sup>	無脱皮 個体数	脱皮個体数			
			幼虫	幼虫—蛹中間型 <sup>2)</sup>		蛹
				+	++	
10月5日	8	1	7	0	0	0
10月22日	10	3	5	2	0	0
11月5日	10	3	2	5	0	0
12月18日	9	3	0	6	0	0
1月30日	11	3	1	6	1	0
5月7日	12	0	0	0	4	8

- 1) 静岡県菊川町より採集した野外越冬幼虫。
- 2) 第3表参照。

によりすべてが幼虫脱皮を起こす休眠の初期はこの場合10月5日前後であった(第4表)。この昆虫の休眠深度を測定する方法として以前より加温法あるいはシスト法があり、それらは実験的発生予察法として広く使われて来た(深谷・中塚, 1956)。ここで述べた  $\beta$ -ecdysone 法を用いれば、休眠の初期、野外越冬幼虫では前年の秋からくわしく時期を追って休眠深度を知ることが出来る。

## II アワノメイガ

ニカメイガと同様短日日長により幼虫休眠するこの昆虫については、以前から BECK らによる一連の内分泌学的研究がなされて来た (BECK, 1962; BECK and ALEXANDER, 1964; BECK, 1968)。それによると、休眠幼虫では腹部 7~8 節にある後腸の一部からプロクトドン (proctodone) というホルモンが分泌されないため、脳の活性化が起らずに休眠が覚醒しないという。しかし、その後この昆虫の休眠にも JH が関与していることが分かった (八木, 1975; YAGI and AKAIKE, 1976)。長日—非休眠条件で飼育した幼虫にニカメイガと同様な手法で JH を連続的に施用すると、幼虫期間、特に終令期間が延長し、しかも生殖巣は休眠幼虫と同様未発達であることが分かった (口絵写真 ③)。そのうえ休眠幼虫のアラタ体除去を行うと、蛹化までの日数は著しく短縮された(第5表)。 $\beta$ -ecdysone 注射により間接的に測った JH titer は、ニカメイガと同様終令初期に高い値を示すが、その後は急激に減少するというニカメイガとはまた異なるパターンを示した (赤池ら, 1976)。組織学的な仕事から、アワノメイガにおいてアラタ体の分泌活性は休眠中高いことが既に報告されている (MITSUHASHI, 1963)。また、最近アワノメイガと *D. grandiosella* において、プロクトドン説の根拠となる後腸の神経分泌細胞の存在を否定する報告が出されている (CHIPPENDALE and YIN,

第5表 休眠幼虫におけるアラタ体除去の影響  
(アワノメイガ)

	供 試 虫 数 <sup>1)</sup>	蛹 化 個 体 数	蛹化までの 平均日数
アラタ体除去 傷をつけた対照	27 45	4 12	12.0 22.5

- 1) 終令 3~4 日目の休眠幼虫のアラタ体を除去し、その後日長を短日から長日に転換した。

1975)。これらの事実からも、アワノメイガの幼虫休眠はニカメイガと同様 JH が休眠誘起とその維持に重要な働きをしていることが結論される。一方、この幼虫では休眠期を通じて幼虫脱皮はほとんど起こらず、体色も変化せず、そのうえ日長の変化に対して極めて敏感であるなどニカメイガとは異なる点もあり、両種の休眠機構を更にくわしく比較する必要がある。

ごく最近まで、昆虫の休眠に関する生理機構については、カイコガの卵休眠の例を除けば WILLIAMS のいわゆる hormonal failure theory が広くあてはまるものと考えられ、この考えにそって多くの研究がなされて来た。しかしながら今まで述べて来たように、以前からニカメイガの幼虫休眠における深谷・三橋の学説、hormonal failure theory に対比していえば hormone linked theory (YAGI and FUKAYA, 1974) が少なくとも幼虫休眠を起こす種においてかなり普遍的に見られることが考えられる。このニカメイガ型の幼虫休眠はアワノメイガのほか、*D. gdandiosella* (CHIPPENDALE and YIN, 1973; YIN and CHIPPENDALE, 1973), *T. granarium* (NAIR, 1974) においても見られることが報告され、しかも以前からの研究でも休眠している幼虫のアラタ体活性が高く保たれているという結果が幾つかの鱗翅目昆虫でなされている (RAHM, 1952; WAKU, 1960; MITSUHASHI, 1963; 武田, 1969; TAKEDA, 1977)。この型の幼虫休眠に特徴的な現象として休眠幼虫における令期間の延長と生殖巣・生殖細胞の未発達があるが、その他活性脳の移植あるいは ecdysone の注射による幼虫—蛹の中間型の出現が考えられ、これらの特徴はこの型の幼虫休眠かどうかを調べるうえで重要な指標になるものと思われる。

## III ヨ ト ウ ガ

主に幼虫期の短日日長で蛹休眠するヨトウガにおいて、既にその幼虫期から、休眠に入る個体と非休眠個体とでは精子形成に差が見られ、幼虫期間についても休眠個体のそれは非休眠に比べてやや長く、特に終令期間に顕著な差があることが知られている (SANTA and OTUKA, 1955; 内田・正木, 1953; 八木, 1975)。これらの現象

はニカメイガの休眠の特徴に類似していることが分かる。事実、ヨトウガの終令幼虫期における JH titer は休眠に条件づけた個体と非休眠個体とで差があり、特に終令初期には休眠個体のほうが非休眠に比べて titer は高いことが示された。また、この時期アラタ体除去を行うと、非休眠の場合その終令期間は対照区とほとんど差がないが、休眠では対照区に比べて3日ほど短縮され、終令期間は非休眠個体のそれとほぼ等しくなることが分かった(第6表)。そのうえ精子形成もアラタ体除去により著しく促進された。これらの結果から、ヨトウガにおいてアラタ体の分泌活性は休眠に条件づけた個体のほうが非休眠に比べて特に幼虫の終令初期に高まり、JH がより多く分泌されることにより精子形成、特に精子変態が抑制され、幼虫期間、特に終令期間が延長することが考えられる(八木, 1975; YAGI, 1976)。しかし、幼虫期におけるアラタ体除去あるいは連続的な JH 経口投与によっても、蛹化してからの休眠性には何の変化も見られず、蛹化後の休眠性を支配するのは脳であることが確かめられた(八木・本多, 1977)。

#### IV アワヨトウ・ハスモンヨトウ

ヨトウガ類の相変異に関しては、巖 (IWAO, 1962, 1968) により特にその生態学的な研究がくわしくなされている。それによると、アワヨトウは生育密度を異にすると幼虫形質に著しい差異を生じ、単独状態で飼育した幼虫(単独型幼虫, solitary phase)は高密度で飼育した個体(集合型幼虫, gregarious phase)に比べて淡い体色を持ち、幼虫期間も集合型に比べやや延長する。また、成虫の形質についても両者の間には産卵期間・寿命などに差が見られるという。更に、機械的刺激や光に反応して示す行動、歩行速度などにも単独型幼虫と集合型のそれとは違いがあり、集合型幼虫は行動が活発であるという(IWAO, 1963, 1967; 柴崎, 1969)。また、ハスモンヨトウにおいても単独型と集合型では幼虫期における体色や成育期間、蛹期間などに違いが認められ、アワヨトウとほぼ同様な傾向を示すことが知られている(IWAO, 1962)。

そこでまずアワヨトウ、ハスモンヨトウの終令幼虫期における精子形成を調べたところ、単独型幼虫の精子形成、特に精子変態は集合型のそれに比べてやや抑制されていることが分かった。また、両種とも幼虫期間、特に終令期間は単独型幼虫のほうが集合型に比べてやや長いことも確かめられた。また、JH titer は両種とも終令初期単独型幼虫と集合型とで差があり、前者のほうが高い値を示すことが明らかとなり、この時期における JH titer の急激な減少と精子変態の促進とがよく一致することが分かった。これらの結果は、ニカメイガ、ヨトウガでふれたと同様な JH の作用がこれら相変異を示す昆虫の幼虫期にも存在するものと考えられる。つまりアワヨトウ、ハスモンヨトウの単独型幼虫とヨトウガの休眠に条件づけた幼虫とは生理的な類似性を持っているといえよう(YAGI, 1976)。

アワヨトウでは、若令からの連続的な JH 経口投与によりその幼虫期間はホルモンの濃度に比例して延長する。そのうえ体色の黒化も抑えられ、高密度で飼育しても単独状態で飼育した場合と同様体色の淡い幼虫が出現する(口絵写真④)。さて相変異に伴うアワヨトウの体色黒化に関係する内分泌器官として、脳一側心体・アラタ体、食道下神経節が存在することが小倉ら(OGURA et al., 1971; OGURA and SAITO, 1972; OGURA, 1975)により報告されており、そのうち食道下神経節の効果が強いという。それ故 JH はこれらの器官から分泌されるホルモンと拮抗的に働いていると考えられる。このような JH の体色黒化抑制作用は他の鱗翅目幼虫においても見られることが報告されており(SEHNAL et al., 1976)、また、バッタ類の相変異における体色変化とも共通性を持っている(JOLY and MEYER, 1970)。

体色変化に効果を持つ内分泌器官が、アワヨトウの相変異に関連して起こる幼虫の行動にどのような影響を与えるかについても、筆者らは若干のデータを得た。すなわち、食道下神経節移植により終令脱皮後体色の黒化を起こした単独型幼虫は、その行動も集合型幼虫と同様活発化する。一方、JH により体色黒化を抑制された集合型幼虫の行動は単独型幼虫と同様不活発であった。アワ

第6表 アラタ体除去が終令期間に及ぼす影響(ヨトウガ)

	長日—非休眠条件		短日—休眠条件	
	アラタ体除去	傷をつけた対照	アラタ体除去	傷をつけた対照
供 試 虫 数 <sup>1)</sup>	8	22	21	45
終 令 期 間 (平均日数 ± S. D.)	12.0 ± 0.8	11.7 ± 0.8	12.5 ± 1.1	15.4 ± 1.0

1) 終令1日目の幼虫のアラタ体を除去した。

ヨトウ幼虫の体色黒化はそれ自身の食道下神経節ばかりでなく、カイコガのそれによっても引き起こされることから (OGURA, 1975), 現在カイコガを材料としてアワヨトウ体色黒化赤化ホルモン (MRCH) の精製が行われている (SUZUKI et al., 1976)。この MRCH とカイコガの卵休眠を起こすいわゆる休眠ホルモン (diapause hormone) との構造的類似性は大変興味があるところであるが, MRCH はアワヨトウの体色黒化ばかりでなくその行動活発化にも効果を持つことが分かった (八木ら, 1977)。昆虫の行動制御におけるこのような生理活性物質の作用に関しては, 以前から多くの研究がなされているが (TRUMAN and RIDDIFORD, 1974), 相変異に関連してはバッタ類について若干の報告があるに過ぎず (CARLISLE and ELLIS, 1963; PENER, 1976), その作用機作については今後の研究発展が望まれよう。

### おわりに

昆虫の多型現象は既に述べたヨトウガ・バッタ類の相変異のほか, アブラムシ・ウンカ類の翅型の 2 型などがよく知られている。これら代表的な種に限らず, 一般に昆虫はその種の個体集団が全体としてある種の変異を示すことはかなり普遍的な現象であり, これを正しく認識することは応用昆虫学上重要である。害虫が大発生する過程では, 個体の活力 (vitality, potentiality) が次第に高まるという例も幾つか知られている。多型現象 polymorphism, polyphenism (KENNEDY, 1961; LÜSCHER, 1976) は元来その形態的な面が強調されて来たが, その裏には生理的な問題が含まれることは当然である。実際, 不連続な変異を示すといわれるアブラムシにおいても, 形態的には有翅の個体が無翅に特徴的な行動を示すという生理的な連続性が見られる (LÜSCHER, 1976)。これまでの研究から, ニカメイガの幼虫休眠に見られる JH の作用はほかの多くの昆虫においてもかなり普遍性を持ち, アラタ体の分泌活性は日長ばかりでなく, 生息密度によっても変化することが分かった。環境に反応して起こす休眠をも含めた昆虫の生理的な多型現象に関して, その内分泌機構を昆虫ホルモンという物質的な面から統

一的に検討することは, 今後ますます必要であろうと思われる。

### 引用文献

- BECK, S. D. (ed.) (1968) : *Insect Photoperiodism*. pp. 288, Academic Press.
- FUKAYA, M. and J. MITSUHASHI (1961) : *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. (C)* 13 : 1~32.
- GILBERT, L. I. (ed.) (1976) : *The Juvenile Hormones*. pp. 572, Prenum Press.
- IWAO, S. (1962) : *Mem. Coll. Agric., Kyoto Univ.* 84 : 1~80.
- (1968) : *Collog. Intern. C.N.R.S.* 173 : 185~212.
- KENNEDY, J. S. (ed.) (1961) : *Insect Polymorphism*. pp. 115, London Royal Entomological Society.
- Lüscher, M. (ed.) (1976) : *Phase and Caste Determination in Insects*. pp. 130, Pergamon Press.
- MITSUHASHI, J. (1963) : *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. (C)* 16 : 67~121.
- OGURA, N. (1975) : *J. Insect Physiol.* 21 : 559~576.
- PENER, M. P. (1976) : *Acrida* 5 : 189~206.
- TRUMAN, J. W. and L. M. RIDDIFORD (1974) : *Advances in Insect Physiology* 10 : 297~352.
- 八木繁実 (1975) : *東教大農紀要* 21 : 1~49.
- YAGI, S. and M. FUKAYA (1974) : *Appl. Ent. Zool.* 9 : 247~255.
- and K. KURAMOCHI (1976) : *ibid.* 11 : 133~138.
- YIN, C.-M. and G. M. CHIPPENDALE (1973) : *J. Insect Physiol.* 19 : 2403~2420.
- 文献は主なものだけにした。本文中に引用した文献のほとんどは上に掲げた文献に含まれているが, なお詳細は筆者あてお問い合わせ下さい。休眠及び相変異についてはそれぞれ本誌特集号第29巻第3号(1975), 第21巻第6号(1967)を参照されたい。
- 追記 : ごく最近, ここにふれた内容と関連の深い総説が発表された。本文中に引用することは時間的に出来なかったので以下に記す。
- CHIPPENDALE, G. M. (1977) : *Ann. Rev. Entomol.* 22 : 121~138.
- PETERS, T. M. and P. BARBOSA (1977) : *ibid.* 22 : 431~450.



# 昆虫の移動とホルモン

理化学研究所 <sup>みつ</sup>満 <sup>い</sup>井 <sup>たかし</sup>喬

## はじめに

ホルモンが動物の行動を制御している事実は古くから知られている。多くの脊椎動物で見られる交尾行動など繁殖に関する行動が、性ホルモンによって、巧みに制御されていることは、その好例であろう。BOUNHOL(1938)が昆虫のアラタ体を除去することによって早熟蛹を誘導して以来、昆虫ホルモンの研究は主として昆虫の生育、変態により多くの興味向けられ、ホルモンの行動に関する研究は1960年代までのごくまれであった。今日では、生殖、移動など様々の行動に関して多くの知見が得られている。

ホルモンが行動反応を起こすとき、第1のターゲットは中枢神経系(CNS)である。これは最初脊椎動物(ネコを用いた)の性行動で研究が進められたが、脊椎動物では、CNSがあまりにも複雑で、そのメカニズムの研究は非常に困難である。昆虫のCNSは脊椎動物のそれに比して、ずっと簡単で研究が容易であるばかりでなく、他の無脊椎動物よりも一層広範囲にホルモンの行動系の存在が知られている。このように内分泌と神経系との高度に発達した相互作用があるために、昆虫のような小さいCNSでも、より多くの情報が記憶されるのであろう。

ホルモンによって誘導される行動は様々であるが、ホルモン効果は大別して二つのカテゴリーに分けられる。一つはreleaser effectで、他はmodifier effectである。Releaser effectは極めて早い反応で、一般にホルモンの作用後数分で反応が開始される。例えば、eclosionホルモンはガのCNSに作用し、行動の引き金を引き、約10分後にガは蛹の殻を破って羽化が起こる。modifier effectはもっと複雑で、ホルモンは、与えられた刺激に対応して行動が起こりうるようにCNSの状態を変化させるものである。刺激から行動に至る一連の反応系の一部をホルモンの作用によって活性化させることによって、行動が発現されるもので、しばしば、何時間、何日の単位で行動が発現される。ある種のバッタ雌成虫はアラタ体ホルモン分泌前は雄に対して防御行動をとるが、ホルモン分泌後は生殖行動を示すようになる。この二つのカテゴリーは必ずしも区別するものではなく、前述のeclosionホルモンは直接羽化行動をreleaseすると同

時に、ほかの反応過程をもmodifyして、性フェロモンへの反応に変化を与えることが知られている。反応の時間的差異から考えて、この二つの効果は、異なったメカニズムを持っているものと考えられる。ここに述べるホルモンによる移動の発現もmodifier effectに入る場合が多く、反応は複雑で、しかもCNSをめぐる生化学的研究が十分でない現状では、その因果関係を十分に理解することは非常に困難であるが、以下に、若干の例を紹介してみたい。

## I 幼虫の移動と変態

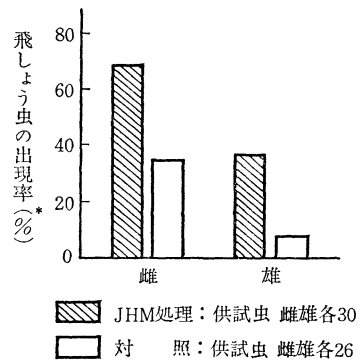
多くの鱗翅目の昆虫では、終令後半に入ると摂食を終え、蛹化場所を求めて移動が開始される。*Manduca sexta*(スズメガの1種)の終令4日目に脳からの前胸腺刺激ホルモン(PTTH)、続いて前胸腺からエクジゾンが分泌されると、終令5日目に摂食をやめ移動を開始する(wandering)。と同時に腸内容物の排泄、真皮細胞(胸腹部背面)中に赤色素の出現などの変化がみられる。PTTH分泌直前に頭胸間結紮をすると、これらの変化は起こらない。したがって、このような現象と同時に起こる移動行動は、脳-前胸腺系を通じて制御されていると考えられている。また、*in vitro*の実験から、第1回目のPTTH-エクジゾン分泌(第2回目の分泌は終令6日目に開始され、幼虫は前蛹となる)が*Manduca*の幼虫形質から、蛹形質への移行にとって重要な役割をもっていることが明らかにされた(RIDDIFORD, 1975, 1976)。腹部真皮細胞はエクジゾンの作用によって、幼虫から蛹へと形質発現転換し、2回目のエクジゾンの作用によって蛹表皮の形成を開始する。この形質転換は、幼若ホルモンにより阻害され、幼若ホルモン存在下では形質転換されず、幼虫表皮を形成する。この例で示した真皮細胞では、ホルモンは直接細胞レベルで働いている。Wanderingは、CNSを通じてもっと複雑なメカニズムで発現されるのであろうが、幼虫から蛹への形質転換期のホルモン条件特にエクジゾンが重要なファクターであることは、この時期に幼若ホルモンを投与すれば、幼虫はwanderingに入らない(すなわち幼虫は過剰幼虫となる)ことから推察できよう。しかし、エクジゾンがどのようなメカニズムで、この移動行動に関与しているかは知られていない。他方Wandering stageには血中に

エクジズンは検出されず、2回目のエクジズン分泌により幼虫は前蛹となり、移動を停止する。一般に脱皮中の運動性の低下はエクジズンの血中濃度が高いためとされている。この二つをどのように関連づければよいのかは今後の問題である。

## II ホルモンと飛しょう

JOHNSON (1969) はエクジズンが体内に存在しない状態で、幼若ホルモン titer が低下した時に、成虫の移動が起こる。幼若ホルモン titer が上がると移動行動はとまり、雌では卵の形成が開始されるという model を示した。この model は *Oncopeltus fasciatus* (カメムシの1種) を用いた RANKIN ら (1974) の一連の実験で示されている。

*Oncopeltus* 成虫の飛しょうは、日長条件と関係がある。短日条件下では、成虫は生殖休眠に入り、長距離の飛しょうが可能な期間が長く、長日条件下ではその期間が短く、早く生殖期に入り、長日でしかもほかの条件が良好であれば、全く飛しょう行動を示さない。成虫羽化後5日目(短日条件)に幼若ホルモン作用物質(JHM)を投与すると、第1図に示すように、雄では長距離飛しょう可能な虫の出現率は有意に高まる。羽化2日後(長日条件)にJHMを投与しても、第2図のように雄の飛しょう



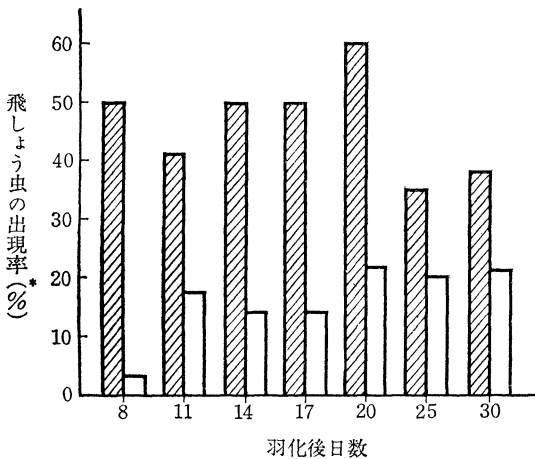
羽化後2日目にJHMが投与され、その後3日目に飛しょうテストが行われた。

\* 1時間以上の長時間飛しょう出来る成虫の出現率(%)  
第2図 *O. fasciatus* 成虫の飛しょう力に及ぼすJHMの効果 (CALDWELL and RANKIN, 1972 より)

しょう力は高まる。しかし雌では、羽化5日目にJHMを投与したのでは、全く飛しょうには影響が見られなかった。羽化後早い時期に投与した場合のみ、第2図に示すように、雌でも飛しょうは高まった。活性アラタ体を移植した時にも、上と全く同様の結果が得られ、これらの結果から、アラタ体ホルモンが飛しょう力を高めると結論された。雌の場合、何故羽化5日後にJHMを投与しても飛しょうに影響がみられないのであろうか。下表に示すように、JHMは生殖行動の発現にも関与し、交尾、産卵に要する日数を短縮する働きが見られた。無処理区では、交尾、産卵に各々23、38日を要するが、JHM投与区では10、14日に短縮されている。したがって、羽化後早い時期にJHMを投与した時は飛しょうを高めるが、遅い時期の投与では、JHMが卵形成を促進し、卵形成が逆に飛しょう行動の発現を抑える結果であろうと推定された。それを確かめるために、雌の卵巣除去が行われた。その結果、卵巣を除去するだけでは飛しょうに全く影響はないが、卵巣除去虫にJHMを投与すると飛しょう虫の発現は著しく高まり、前述の推論が妥当であることが証明された。

*O. fasciatus* 雌成虫の交尾、産卵までに要する日数に及ぼすJHMの効果 (12L-12D, 24°C) (RANKIN, 1974 より)

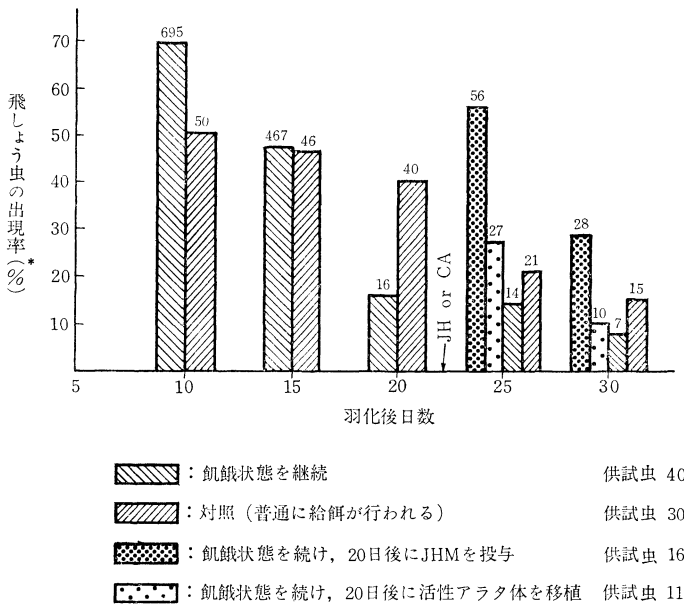
処 理	供 試 数	交尾、産卵までに要する平均日数	
		交 尾	産 卵
JHM 10 $\mu$ g (羽化 5日)	17	10	14
対 照 (無 処 理)	27	23	38



■ JHM処理：供試虫 32  
□ 対 照：供試虫 43

羽化後5日目にJHMが投与され、その後3日おきに飛しょうテストが行われた。

\* 1時間以上の長時間飛しょう出来る成虫の出現率(%)  
第1図 *O. fasciatus* 雄成虫の飛しょう力に及ぼすJHMの効果 (CALDWELL and RANKIN, 1972 より)



\* 30分以上飛しょう出来る成虫の出現率 (%)

本実験では、飛しょう力の強い系統“Super flier”が用いられた。

第3図 飢餓状態における *O. fasciatus* 成虫の飛しょうに及ぼす JHM 投与または活性アラタ体移植の効果 (RANKIN, 1974 より)

*Oncopeltus* は飢餓状態では、アラタ体が不活性で、アラタ体除去とほぼ同じような効果があることが知られている (*Oncopeltus* ではアラタ体除去は技術的に非常に困難である)。羽化後5日目に飢餓の状態にすると、しばらくは若干飛しょうは高まるが、20日後には対象区に比して著しく低下がみられる。20日後にアラタ体の移植または JHM の投与を行うと、処理区では 56% が飛しょうを示したのに反して、対象区は 14% であった (第3図)。飢餓状態を続けた雌では産卵が全くみられないが、これに JHM を投与すると、50% が産卵を開始した。これらの結果から、アラタ体ホルモンが飛しょう及び卵形成を支配していることは確実で、飢餓状態は、アラタ体を不活性化させるために、飛しょう、卵形成の発現を抑えるのであろう。

以上述べてきたように、飛しょう行動も、卵形成もともにアラタ体ホルモンの制御を受けているが、この両者が同時に活性化されることはない。すなわち、アラタ体ホルモンの刺激を受けて飛しょう活性が高まっているのに、その間は卵形成が抑えられているのは何故であろうか。一つの説明は、飛しょう行動の発現のほうが、卵形成開始よりも、低レベルのアラタ体ホルモンに反応するという考え方である。羽化後、アラタ体は徐々に活性化されるが、活性化の度合いは、その環境条件特に日長、

温度に左右される。悪い条件下では、アラタ体活性は低レベルに保たれるので、長期間飛しょう力を有するが、好条件下では、アラタ体活性が高いために卵形成が早く開始され、飛しょう活動を示す期間が短縮されるのであろう。したがって、長日高温下で (アラタ体活性が高い)、卵巣を除去すると、飛しょう虫の出現率が高まるばかりか、飛しょう活動を発現する期間が長くなっていくのであろう。ほかの説明は、アラタ体は羽化後、その環境条件に応じて早い遅いはあるが、間もなく活性化されて、高いホルモン活性を示すが、これは飛しょう行動のみを刺激し、卵形成には影響がなく、ホルモン活性が一時低レベルに減じ、再度活性が高まった時に、卵形成が刺激される。したがって、アラタ体活性が1回だけ高まったでも、卵形成は刺激を受けず、これが開始されるには、ホルモン titer の変動が必要なのであろう。以上二つの仮説が現在考えられているが、アラタ体活性と飛しょう行動の発現、卵形成による feed back、これらの間に介在する複雑な CNS に解決されるべき多くの問題を残していることが示唆される。

### III 相と移動

ワタリバッタ (トノサマバッタ) *Schistocerca gregaria* と *Locusta migratoria migratoides* の相と移動との関係については、古くから興味を持たれ、ホルモンと移動に関する研究の多くは、この問題に集中されている。

*Schistocerca* 及び *Locusta* は個体で生息すると (単独相)、移動性はそれほど上がらず、長距離の移動は行わない。しかし、群で生息すると (群集相) 非常に活発で marching 行動 (群をなして食草から食草へと移動する) を起こす。また、ある刺激に対して非常に早く反応して移動を起こし、成虫は長距離飛しょうも可能である。この二つの相、単独相と群集相、で観察される行動性の差異が、ホルモンと関係しているであろうということを示すものとして、CARLISLE と ELLIS (1959) が初めて、「単独相の虫の前胸腺は群集相の虫のそれよりも大きい」という事実を示した。彼らは、同じ群集相でも、両親が単独相であったもののほうが、両親が群集相であったものよりも前胸腺は大きく、前胸腺の大きさと、移動性に負の相関があることを見いだした。また、成虫の前胸腺

は単独相では存続するが、群集相では、成虫化後消失する。単独相の前胸腺抽出物を群集相の成虫に注射すると marching 行動を起こさなくなるなどを報告している。MICHEL (1972) は、単独相成虫の前胸腺を群集相の成虫に移植して、成虫の飛しょう可能な期間が短くなることを示した。しかし、これら両報告とも、移動行動の減少する程度は、最高 50% 程度で、自然界で観察される両相間の差異ほど顕著でない。HASKELL と MOORHOUSE (1963) はカイコから得たエクジゾン ( $\alpha$ ,  $\beta$  の混合) を *Schistocerca* 成虫に投与すると、中胸神経球からの自発性反覆興奮が減少することを示した。エクジゾンによって誘導される apolysis や脱皮のときに、昆虫が比較的静止の状態にあるのは、エクジゾンの作用であろうと考えられている。以上述べた研究結果から、エクジゾンが、*Schistocerca* 及び *Locusta* の移動性を抑えると考えられているが、注射や移植などにより生ずる損傷によって容易に影響を受ける行動だけに、これをエクジゾンのみに結びつけるには疑問が残る。果たして前胸腺を除去すれば(技術的に可能であれば)相の転換が可能であろうか、今後の問題として残されている。

CASSIER (1963, 1964) はアラタ体を *Locusta* に移植すると、移動活性が高まることを報告した。ODHIAMBO (1965, 1966) は、*Schistocerca* を用いて、アラタ体を除去すると、移動活性は著しく低下し、アラタ体を再移植すれば、移動活性は復元することを示した。そして、アラタ体除去虫では、異常に多量のグリコーゲンと脂質が脂肪体に蓄積することが見いだされた。また、性的に成熟するにも、アラタ体ホルモンが必要である。性的に成熟した成虫でも、アラタ体を除去すると一般の運動性は著しく低下し、移植により復元する。生殖器の除去は、運動性に関係がない。以上のことから、アラタ体ホルモンが CNS に作用し、移動、生殖などの運動性を高め、アラタ体除去は、これらの運動性を低下させるために、グリコーゲンや脂質が蓄積すると結論された。STRONG (1968) は *Locusta* でも、アラタ体除去によってグリコーゲン、脂質の蓄積を認め、このアラタ体除去虫を強制的に運動させると、これが減少することによって、上述の結論の一部は確かめられた(現在これに関与するホルモンとして Adipokinetic hormone が知られ、構造も決定されている)。しかし、*Locusta* では、*Schistocerca* と若干異なり、アラタ体除去は、移動、生殖などの運動性には全く無関係で、その低下は見られなかった。この事実は WAJC と PENER (1971) によって追試され、*Locusta* では、アラタ体除去は、対照に比して運動性を有意に低下させるが、*Schistocerca* ほど顕著ではないと報告されて

いる。

STRONG は成虫はその残りの一生をほとんど生殖に費しているので、例えばアラタ体除去のように、生殖行動を阻害するようなすべての手段は、結果として運動活性の低下として現れるのではないかと。なわち、*Schistocerca* ではアラタ体除去で生殖行動は全く消失するので運動性が低下するが、*Locusta* では、アラタ体を除去しても生殖行動が普通に行われるので、運動性は低下しないという仮説を提唱した。しかし、*Schistocerca* で性的に完全に成熟した成虫でも、アラタ体を除去すると運動性は著しく低下することから、むしろ、一般に運動性が低下するから、生殖行動が表現されにくいと考えたほうがよいように思われる。

上に述べたように、アラタ体除去効果は *Schistocerca* と *Locusta* で相異がある。また、単独相のバッタの緑色色素は幼若ホルモンによって誘導され、単独相では、黒色の群集相よりもホルモン titer は高いが、運動性は逆に単独相のほうが低い。これらのことから、アラタ体の運動性に及ぼす役割についてはまだ疑問が多い。おそらく、エクジゾンとアラタ体ホルモンが運動性の調節にともに重要な役割を演じているのであろうが、ホルモン—相—運動性の間の複雑な相互関係を説明するに十分な実験結果はない。

#### IV 脳—アラタ体による移動行動の制御

DE WILDE と DE BOER (1961, 1969) は *Leptinotarsa decemlineata* (コロラドハムシ) で、脳—アラタ体制御による “digging behavior” について報告している。これは休眠と関係があるが、移動とも若干関係があるのでここで紹介しよう。

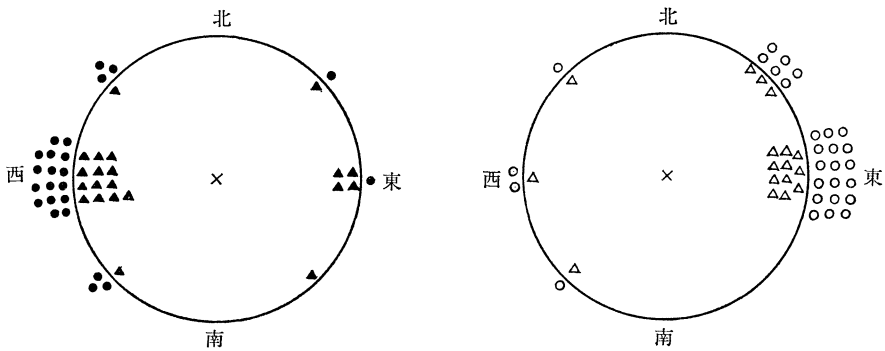
*Leptinotarsa* 成虫は、短日条件下では、生殖休眠に入り、食草を離れて土の中へ移動する(以下これを soil-positive という)。この間は、卵形成、産卵行動は起こさない。長日条件下では、土中への移動はせず(以下 soil-negative という)、生殖産卵行動を開始する。長日条件下の成虫からアラタ体を除去すると soil-positive になる。これに活性アラタ体を再移植すると、再び soil-negative になって、産卵が開始される。側心体にはこの作用はない。結論として、アラタ体がこの特殊な行動と卵形成の両方を支配していると考えられる。また、長日条件下で卵巣を除去しても、soil-negative は続き、アラタ体と卵巣をともに除去すれば、soil-positive に変わる。すなわち、卵巣の成熟は、この特殊な行動に対しては影響を持たず、アラタ体の活性の有無によって行動は決定されている。逆に、短日条件下の成虫に活性アラ

タ体を移植しても、休眠は破れず、soil-positive のままである。非常に多くの(11~12個)アラタ体を移植すると一時的に休眠は破れるが、すぐに soil-positive に返る。何故短日条件では、アラタ体を移植しても、休眠は破れないのであろうか。脳を中心とする神経結合の切断実験から、アラタ体の活性は脳からの神経分泌によって保たれ、その分泌が長日条件下でのみ促進される。したがって、短日虫に移植された活性アラタ体は、脳からの分泌が無いので、移植後すぐに不活化されて休眠状態が続くのであろうと結論されている。

昆虫の定位に及ぼすアラタ体の影響はコフキコガネの

類 *Melolontha melolontha* で報告されている (STENDEL, 1974)。この成虫の飛しょうの方向は、雌の卵成熟の周期に伴って、以下の A, B, C のように変化する。成虫は羽化すると土中からはい出して、食物を求めて飛しょうを開始する (A: 摂食前飛しょう)。この時期には卵は成熟していない。摂食後(約13日後)、雌は交尾を終えて産卵場所(羽化した場所)へ飛しょうする (B: 産卵飛しょう, Aと方向が逆転する)。産卵後は再び摂食場所へ飛しょうする (C: 産卵後飛しょう, 方向はAと同じ)。

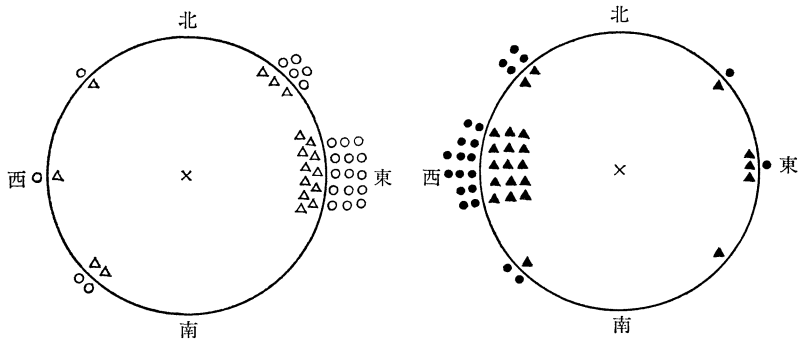
Aの方向は何によって決定されるか。これは太陽光に



- : 摂食前 (Aステージ) の雌
- : 産卵直前 (Bステージ) の雌から得たアラタ体を移植したAステージの雌
- △: アラタ体移植手術のみを受けたAステージの雌 (実際にアラタ体移植は行わない)
- ▲: 産卵直前 (Bステージ) の雌
- ×: 放飼場所

実験日: 1969年5月25日

第4図 *M. melolontha* 雌成虫の卵成熟と飛しょう方向 (STENDEL and SCHUBERT, 1970 より)



- : 産卵直前 (Bステージ) の雌
- ▲: 産卵直前雌から得られたアラタ体を移植した摂食前 (Aステージ) の雄
- : 摂食前 (Aステージ) の雄
- △: アラタ体移植手術のみを受けたAステージの雄

実験日: 1971年5月5日

第5図 *M. melolontha* 雄成虫の飛しょう方向に及ぼす雌成虫のアラタ体の影響 (STENDEL and SCHUBERT, 1972 より)

よって決定されるらしく、森や林などの暗い物陰に向かって飛しょうを開始する。日長、温度、物理的または化学的刺激には影響を受けない。いったん方向が決定されると卵が成熟するまではその方向を記憶し、卵成熟後は飛しょう方向が逆転する。Aの状態の雌成虫をほかの場所から放すと、場所に関係なく、もとの方向と同一方向に飛しょうする。これを実験室内で飼育し、産卵直前(Bの状態)に放すと、もとと反対方向へ飛び、産卵後に放すともとと同一方向へ飛しょうする。B状態の雌のアラタ体を、A状態の雌に移植すると、第4図のように、70%が飛しょう方向が逆転した。逆にA状態のアラタ体移植はB状態の雌成虫に全く無効であった。また、雄は自然界では飛しょう方向の逆転は見られないが、B状態の雌のアラタ体を移植すると、第5図のように飛しょう方向が逆転する。これらの実験を通じて、もう一つ興味ある事実が明らかとなった。A状態の成虫ではアラタ体が正常に機能し、ホルモンの刺激を受けて生殖的に成熟する。ところが、卵形成を完了したB状態の雌のアラタ体をA状態の雌に移植すると、後者のアラタ体活性は停止し、卵形成が起こらないで、飛しょう方向のみが逆転する。このように、アラタ体には時期的に異なる二つのホルモン作用がある。すなわち、一つは卵形成刺激作用で、他は卵形成阻害作用で、後者に飛しょう方向の逆転が伴う。この現象をアラタ体から分泌される幼若ホルモンの titer の増減のみから説明することは難しい。その後の研究で、大脳間部を移植しても、アラタ体移植と同様に、飛しょう方向の逆転がみられることが分かった。このことから、飛しょう方向の逆転現象を伴う卵形成阻害の命令は、大脳間部の神経分泌細胞から出される。すなわち、この神経分泌細胞からある種のホルモン(これが何であるかは全く分かっていない)が分泌され、アラタ体を通して体内に放出されるのではないかと解釈されている。

### おわりに

上に述べたように、ホルモンが昆虫の行動を制御して

いることは確かであるが、どのようなメカニズムで行動を支配しているかは全く分かっていない。ホルモンと行動の発現の間に、CNS が介在し、おそらくこれらのホルモンは、神経膜の透過性、神経伝達物質の生合成、シナプス伝達の制御など、間接的に神経系に作用して、昆虫の行動の発現あるいは阻止を結果として生じていると考えられる。従来、この種の研究の多くは、ホルモン投与、内分泌器官の除去あるいは移植など、ホルモン研究の立場からなされて来たが、今後は、神経生理学的な面から、神経系をめぐる諸問題が研究されるべきであろう。

無脊椎動物の CNS は、脊椎動物のそれに比して極めて簡単でしかも個々のニューロンも大きく、CNS は各神経球とそれをつなぐ神経せんいから成り、各神経球が比較的独立した機能を持つなどの特徴がある。なかでも昆虫は、行動の種類が多様であるうえ、近年エクジゾンや幼若ホルモンなどが化学的に純度よく容易に供給しうるなど、優れた研究材料である。そして、今後答えられるべき疑問は、①ホルモン感受性細胞と、行動を生み出す神経連絡、②行動を起こすに必要なニューロンはすべてホルモンの接する必要があるのか、またはその系の中に特殊な作用部位があって、そこだけに必要であるのか、③特定の神経連絡を作ったり、阻害したりして、新しい行動が生ずるであろうか、④ターゲットニューロンでの生化学的変化あるいは物理的変化、とその相互の関係など。以上のように要約できよう。

### 引用文献 (主なものを記載)

- STENGEL, M.M.C. (1974) : In "Experimental Analysis of Insect Behaviour" (ed. L. BARTON BROWNE) p. 297 Springer Verlag, New York.
- RANKIN, M. A. (1974) : 同上 p. 317.
- TRUMAN, J. W. and RIDDIFORD, L. M. (1974) : Adv. Insect Physiol. 10 : 297.
- (1977) : Vitamines and Hormones in press.

# 昆虫の脳ホルモンの働き

塩野義製薬株式会社研究所 宇尾 淳子・西村 将司

今を去る半世紀以上も前のことである。ポーランドの KOPEĆ<sup>1)</sup> は昆虫の変態にもホルモンが関係しているのではないかと考えた。彼はマイマイガの最終令幼虫を用いて除脳や結紮などの実験を行い、脳が成長と変態に必要なホルモンを分泌しているという、当時としては画期的な推論を発表した。無脊椎・脊椎動物を問わず、脳は神経機能の中心として認識されており、ホルモン分泌器官としては認められていなかった時代のことである。

1930年代に入って、いろいろの動物の脳の神経細胞の中には、分泌活動を営んでいる細胞があることが E. SCHARRER によって見いだされ、神経分泌細胞 *neurosecretory cell* と呼ばれることになった。昆虫では、ミツバチの脳で最初の報告がみられる (WEYER, 1935)。HANSTRÖM もオオサンガメの脳間部にこの種の細胞を見いだしている。昆虫の生理学者として有名な WIGGLESWORTH<sup>2)</sup> は 1940年、このオオサンガメを使って、断頭によって永久幼虫となったものの腹部に、脳のこの特定の部分を移植して幼虫脱皮に成功している。これは動物界において、神経分泌細胞が内分泌機能をもつことを実証した最初の例となった。一方、同じころ、胸部にも変態を支配するホルモン腺があり、その本体は前胸腺であることが我が国の福田<sup>3)</sup>により発見された。脳と前胸腺の相互関係については、更に 10年近くも後で、WILLIAMS<sup>4)</sup>によるセクロピア蚕の休眠蛹を用いての研究によって、初めて明らかにされたのである。

脳ホルモン Brain Hormone という命名は KOPEĆ によるもので、その作用にちなんで前胸腺刺激ホルモン *prothoracotropic hormone*、あるいは脱皮刺激ホルモン *Ecdysiotropin* とも呼ばれ、ほかに数多くあると考えられている脳ホルモンの作用と区別している。

現在では昆虫の幼虫脱皮や変態が、主要な三つのホルモンによって巧みに調整されていることは、常識とまでなっている。脳で産生される前胸腺刺激ホルモンは、前胸腺を刺激してエクジゾンを分泌させる。アラタ体からは幼若ホルモンが分泌され、変態を抑制する方向に働いている。幼若ホルモンがエクジゾンと共同して作用すると、幼虫は脱皮して再び幼虫となりながら成長を続け、前者の分泌が低下、または停止すると、後者のみが働いて変態がおこり、幼虫は脱皮して蛹に、蛹は脱皮して成虫となる。

これら三つのホルモンのうち、エクジゾンはステロイド系のホルモンであり、幼若ホルモンはテルペン的一种である。両者とも既に化学構造もつきとめられ、合成も盛んに行われている。しかも、同じようなホルモン作用をもつ同一、または類縁の物質が動・植物界に広く存在することが知られている。脳ホルモンのみがひとり取り残され、まだその全容を表してくれない。

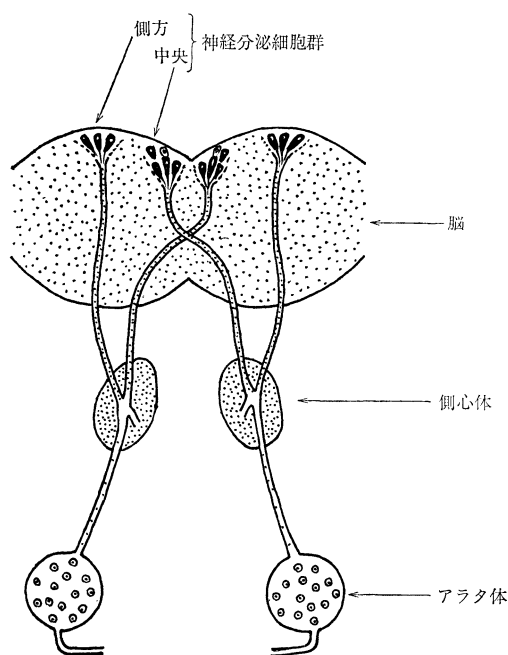
昆虫では各体節ごとに大体一つの神経球が存在しており、脳と呼ばれるものも、幾つかの神経球が融合して出来たもので、脳の中枢化は脊椎動物のそれほど進んでいない。各神経球、特に脳には神経分泌細胞が多数存在している。真に内皮性のホルモン腺といえるのは、前胸腺とアラタ体の二つのみである。これに反して、脊椎動物では多数の内皮性のホルモン腺が体の方々に存在し、一方、神経分泌細胞は間脳の視床下部と尾部の下垂体に局限されている。したがって、昆虫では神経分泌が極めて大きい生理上の役割をもつに違いないことを考慮すべきであって、我々が単純に「脳ホルモン」と呼んでいるものも、前胸腺刺激作用のほかにも多岐にわたるホルモン作用をもつもの、または多くのホルモンが混在しているものと考えるのが妥当と思われる。ここに脳ホルモン研究の難しさがある。本稿では一応、前胸腺刺激ホルモンとしての脳ホルモんに焦点をしばって話を進めてゆきたい。

## I 神経分泌物質としての脳ホルモン

昆虫の脳の背面域の脳間部 *pars intercerebralis* にみられる神経分泌細胞は、昆虫の種類によって左右に数個あるものから、1,000以上もあるものまでいろいろである。染色性・形状の違い、分泌顆粒の性状などから、研究者によって A—B, I—IV,  $\alpha$ — $\beta$ — $\gamma$  などの型に分類されている。一般に、中央部と側方部の細胞群からなっており、細胞体で産生されたホルモンは分泌顆粒として、長い軸索突起内を移動して側心体へ送られる。中央の細胞群から出た軸索突起は、脳の正中線で交差して後、脳を出て側心体へ達し、側方の細胞群から出たものは左右交差することなく脳を出て、同側の側心体に入ることが多い(次ページの図参照)。

側心体もまた神経性起源の器官である。この器官は脊椎動物でいうなら神経下垂体(下垂体後葉)に相当し、アラタ体は腺下垂体(下垂体前・中葉)と相同と考えら





脳間部の神経分泌軸索の模式図  
(STRONG, 1965 より改作)

れる。脳から神経分泌物を運んできた軸索は、側心体で球根状の終末をつくっていることが多い。したがって、側心体は脳の神経分泌物質の貯蔵・放出の場所と見なすことができる。軸索のあるものの末端は更にアラタ体にまで達して、分泌物質がアラタ体にまで移行している像もしばしば観察されている。

側心体から血中に放出された神経分泌物質—脳ホルモンは、標的器官である前胸腺に達するとそれを刺激して活性化し、エクジソンを分泌させるといわれている。一体、脳ホルモンはどのように前胸腺に作用するのであろうか。脳ホルモンが直接前胸腺の中に入って作用するという考え以外に、脊椎動物でしばしばみられるように、標的器官の膜面に達して、そこにある特異的な受容体に結合すると膜面にはある種の反応が起こり、それによって細胞内の代謝系に一連の反応が進行するというような間接的な作用の可能性も考えられる。また、脳ホルモンは、既に産生されているエクジソンを含む大型の分子を溶解して、エクジソンを放出させる働きをもっているのかもしれない。

エクジソンは一応、 $\alpha$ -ecdysone と  $\beta$ -ecdysone とに大別されているが、前胸腺では  $\alpha$  型が産生されるといわれている。これは一見奇異な現象に思える。というのは  $\alpha$  型の生物学的な反応は  $\beta$  型に比べてはるかに小さいためである。in vitro の実験で、脳ホルモンが  $\alpha$  型のエク

ジソンを、より強力な  $\beta$  型に転換させるという報告<sup>5)</sup>がある。これが事実なら、脳ホルモンは前胸腺でつくられた  $\alpha$ -エクジソンを、脂肪体、または標的器官で  $\beta$ -エクジソンに変化させる作用をもつという解釈も成り立つわけで、脳ホルモンと前胸腺ホルモンとの関係については、新しい観点から見直す必要があるのかもしれない。

以上述べたように、脳ホルモン産生→軸索輸送→貯蔵・血中への放出→前胸腺→エクジソン放出→組織→脱皮、という過程は、ここ 4 半世紀の間に確立したように考えられてきたが、学問の進歩とともに新たに多くの疑問や不明な点が浮かび上ってきたようである。

## II 脳ホルモンの化学的性質とその問題点

既に述べたように、昆虫の主要な三つのホルモンのうち、その二つまでが既に精製・単離・合成まで化学的研究が進んでいるのに、なぜ脳ホルモンだけがこれほど取り残されたのであろうか。

脳ホルモンの精製は日本では蚕糸試験場の小林勝利、現名古屋大学の石崎宏矩、筆者らを中心とする三つのグループ、それにアメリカの WILLIAMS と東ドイツの GERSCH のグループを加えて五つのグループが、ここ 10~20 年間も精力的に取り組んでいるが、タンパク(ペプチド)ホルモンであるという考えが最近になって主流を占めるようになった段階で、いまだに単離への途は遠いように見える。

精製・単離が遅れているその第 1 の障害は生物検定の難しさであり、第 2 の障害は抽出材料となる昆虫の脳(または頭部)があまりにも小さい点である。後者については抽出・精製の項で説明することにし、前者についてはまず考えてみたい。

### 1 生物検定法

ホルモンの抽出・精製には多くの段階があり、各段階ごとに莫大な数の生物検定用の動物が必要である。生物検定は簡単で短時日に結果が判明し、かつ再現性に富むものが望ましいことはいままでもない。エクジソンや幼若ホルモンの検定に用いられた方法は、よくこれらの条件を満たしている。優秀な生物検定法が見いだされたこと自体が、ホルモンの精製・単離を成功に導いたともいえる。ところが、脳ホルモンに関しては、これらすべての条件を満足させる検定法はいまだに発見されていない。

理屈のうえでは、脳ホルモンが欠乏している状態の虫に、このホルモンを与えて前胸腺を活性化させ、脱皮を誘発させればよいわけであるが、なかなかよい検定材料が見つからない。一番有望なものは、蛹で休眠する自然

休眠蛹と、脳ホルモン分泌臨界期前に脳を摘出して、人為的に発生を止めた人工休眠蛹である。飼育の条件を工夫して誘発した休眠蛹を用いることも可能である。これらの休眠蛹にホルモン液を注射して、成虫分化が起こるかどうかが検定するわけであるが、共通した難点は、注射後判定までに 2~4 週間もかかり、その間、抽出・精製の手を休めて待たなければならない点である。

自然休眠に入るセクロピア蚕やサクサンでは、休眠に入った蛹をそのまま何か月にもわたって冷蔵してから除脳し、直ちに注射する方法がとられている。一般に休眠蛹は、活動期の脳の移植によって容易に休眠が破れて発生を開始するが、脳ホルモンの注射によってはなかなか休眠が破れない。そのために経験上このような煩雑な方法がとられているのであって、冷蔵期間の設定も難しい上に、大型昆虫であるために大量飼育にむかないという欠点がある。WILLIAMS<sup>6)</sup>が使用している。

カイコは大量飼育の点で非常に優れた材料であるが、あいにく、蛹になるよりも前に羽化に必要な脳ホルモンの臨界期がある。したがって、除脳休眠蛹を得るためには幼虫期に除脳しなければならない。ところが除脳すると脱皮がうまくゆかないことが多い。多くの昆虫はこの部類に属している。小林ら<sup>7)</sup>は、カイコのある特定の品種(日122×支115)では羽化のための脳ホルモンの臨界期が蛹化後にあることを見だし、この品種の除脳蛹を検定に用いている。この検定動物の欠点<sup>8)</sup>は、蛹化後10分以内に除脳しても、除脳後 30~40 日後では60~80%くらいしか未分化の状態に止まっているものがなく、それ以後も絶えず羽化する個体がみられることである。これは注射の判定を紛らわしくする原因となっている。除脳による休眠率は、幼虫期の飼育条件によってもまた大きく左右される。♀は概して羽化率が高く、使いものにならないのも欠点といえる。

石崎<sup>9)</sup>や筆者らの用いているエリサン除脳蛹は最も有望である。飼育は人工飼料で十分であり、年中飼育出来る。除脳は蛹化後 4~18 時間くらいが適当であり、除脳後 1~10 か月間はいつでも検定に使用出来る。もちろん欠点もある。飼育はカイコよりも手間がかかる。除脳法、や検定用としての除脳蛹の良否の見分け方に、少々を経験が必要である。

GELSCH<sup>10)</sup>らはクロバエの老熟幼虫の体を半分にし、その後半分の分離腹部に不活性の環状腺 (ring gland, 前胸腺と相同器官) を移植したものを検定動物に使用するという煩雑な手段を取っており、大量に扱うことには決定的な障害となっている。

## 2 脳ホルモンの抽出・精製

1958年、小林・桐村ら<sup>7)</sup>は、カイコ蛹の脳でメタノール抽出後のエーテル可溶分画に脳ホルモン活性を見いだした。4年後、彼ら<sup>11)</sup>は 22 万個の蛹の脳を用いてその純化に成功し、脳ホルモンはコレステロールであると発表した。この結果は大いに注目され、同時に多くの論議を呼ぶことになった。というのは、昆虫の体内に元来多量に存在しているコレステロールのような非特異的な物質が、特異的な作用をもつ脳ホルモンであるとは、あまりにも意外な結論であったためである。

同じころ、市川・石崎ら<sup>12)</sup>(1961)は、小林らと同じカイコ蛹の脳から、小林らとは反対に、水溶性分画に活性物質が含まれていることを見だし、その2年後<sup>13)</sup>に、脳ホルモン=タンパク説を打ち出した。市川らの説は脊椎・無脊椎動物を問わず、それまでに発見されていた神経分泌系のホルモンが例外なくタンパクかペプチドである事実から考えても、まことに妥当な説と思われた。その後彼ら<sup>9)</sup>は 12 万個のカイコの脳を集めて水溶性の物質を抽出し、熱処理、硫酸沈殿を経て、セファデックス・ゲルろ過、DEAE セルロース・クロマトグラフィーにより、分子量 9,000~31,000 にわたる幾つかの脳ホルモン活性のある不均一な分画を得ている。そして、タンパク量にして 0.002 $\mu$ g で1頭のエリサン除脳蛹を羽化させる作用があると発表している (1967)。

一方、山崎・小林ら<sup>14)</sup>も、脳ホルモンはコレステロールのほかにタンパク性のものもあると発表した。彼らは抽出材料と抽出方法は原則的に石崎らの手法にならない、同じく 0.002  $\mu$ g でカイコの除脳休眠蛹を羽化に導く脳ホルモンは、15% のグルコースを含む分子量 20,000 の糖タンパクであると結論している (1969)。同じカイコの脳を出発材料としながら、両グループがこのように異なる結果を得たのは、検定動物の差に負うところが多いように思われる。ちなみに、石崎らの使用しているエリサン除脳蛹にコレステロールを注射しても休眠は破れない。

WILLIAMS<sup>6)</sup>は同じころ、ヤマユガ科の一種サクサン蛹の脳を抽出材料とし、上述したセクロピア蚕でホルモン活性を検定して、石崎らと同様、水溶性分画に活性を見いだしているが、彼はこれがタンパク様物質であると結論することをためらい、あるいはムコ多糖類かもしれないと述べている。一方、GERSCH ら<sup>10)</sup>はワモンゴキブリの神経系を抽出材料として、クロバエの検定法で調べ、活性のある物質はやはり水溶性分画にあって、Neurohormone D と名付ける分子量 2,000 くらいのもとの、Factor II と呼ぶ分子量 2~4 万くらいのものが

存在すると発表しているが、彼らの実験には不明瞭な点が多い。

以上述べた脳ホルモン活性物質には、次のような共通点がみられる。①水溶性であり、②熱に安定で、③透析膜を通過しない。④ペプシン、トリプシンなどには安定であるが、プロナーゼやナガーゼによって酵素分解をうけて失活する。

筆者らの一人<sup>15)</sup>は、カイコ蛹の脳ではなく、蛾の頭部を抽出材料とし、エリサン除脳蛹を検定動物として、脳ホルモンの抽出・精製を開始した。そして、カイコ蛾1頭分の頭部には少なくとも50頭のエリサン除脳蛹を羽化させるホルモン量が含まれていること。脳ホルモンはペプチドであり、透析すると約1/3が透析外液から回収される点から考えても、それまでに発表されたような大きい分子ではなく、分子量5,000以下と推定出来ると発表した(1972)。

### 3 問題点

このように、脳ホルモンの化学的性質を決めようとした研究者たちは、抽出材料として同じか、またはよく似たものを用いながら、さまざまな結論を得るに至っている。一般に、ホルモン抽出の出発材料としては、出来る限り単一なものを選択するのが賢明である。脳ホルモンは脳間部で産生されるのであるから、脳だけを集めて抽出するのが一番望ましいわけであるが、10~100万の脳を集めるためには、気が遠くなるほどの労力と忍耐、そして熟練を必要とする。これに反して、ホルモン量の多い蛾の頭部を出発材料とする場合は、労力も比較的少なく、また、熟練を必要としないという美点がある。しかしながら、脳そのものと比べて、頭部全体は10倍以上もの不純物を含み、出発点で既に大きいハンディをかかえていることになる。したがって、ホルモン純化というこの大消耗戦に対して、抽出材料調達時に大勢力を投入するか、精製時に費すかの問題となり、甲乙いずれをよしとするかはにわかに判断出来ない。現在では、石崎・小林両グループとも、カイコ蛾の頭部全体を出発材料に選んでいるようである。

出発材料が脳そのものであれ、頭部全体であれ、筆者らと他の研究者たちの精製操作上の根本的な違いは、透析手段がとれないほどの小さい分子として進めるか、透析可能として行うかという点にある。筆者らは水溶性分画からまず大分子のタンパク・核酸などを完全に除去しておいて後、各種クロマトやゲルろ過を行っているが、ホルモン活性の分画がクロマトグラフィーで幾つかに分散する現象<sup>9,14)</sup>はまずみられない。また、分子量の小さいポリペプチドの精製のための常法で有効なものが多い

ので、精製の過程に利用している点も大きい相違といえる。

脳ホルモンが分子量約5,000くらいのパプチド性ホルモンであるとすれば、構造を決定するには大きすぎることになる。そのうえ、すべてのアミノ酸が脳ホルモン活性に必須のものであるかどうか分からないという不安も残る。例えば、下垂体から分泌される副腎皮質刺激ホルモン(ACTH)は、アミノ酸39個からなる分子量約4,500のパプチドであるが、この分子の機能的に真に重要な活性部位は、N末端の1~10の間にあると考えられている。脳ホルモンも、“前胸腺刺激”という機能に重要な活性部位は、全アミノ酸配列のうちのある特定の部位である可能性がある。同時に、後に述べる前胸腺刺激以外の作用に必要な部位は、同じアミノ酸配列のうち別の部分が活躍している可能性が無いとは断言出来ないのである。脳ホルモンの精製・単離・構造決定が成功した暁には、これらの疑問のボールもはがされてゆくものと考えられる。

### 4 脳ホルモン作用類似物質

筆者<sup>16)</sup>は昆虫の脳間部一側心体—アラタ体の系と、脊椎動物の視床下部—下垂体の系の相同性に着目して、ウシやブタの脳を中心に、広く昆虫の脳ホルモン作用類似物質を求めた。カイコやエリサン除脳蛹で検定した結果、間脳・下垂体には多量の活性物質が含まれており、塩で抽出され、熱に安定、アセトンまたは硫酸で沈殿するなど、昆虫の脳ホルモンとよく似た性質をもっていることが判明した。不思議なことに脳にも多量の活性物質が含まれている。既知のホルモンや酵素とは別種の物質らしい。注射後効果が現れるまでの日数は長い、ウシやブタの脳や脳脊髄に含まれている脳ホルモン様活性物質が、それらの臓器の中でどのような機能をもっているのか興味のもたれる問題である。

WILLIAMS<sup>6)</sup>は脳ホルモン検定用のセクロピア蚕除脳蛹に、亜鉛・コバルト・銅・鉄などを含む無機イオン溶液を注射すると、休眠が破れ成虫分化を開始することを見いだした。彼はこれらの溶液が“injury factor”の大量放出を促したのが原因ではないかと述べている。

我々<sup>8)</sup>は、ホルモン検定用のカイコとエリサンの除脳蛹を大量に用意して、脳ホルモンを全く含まない種々の緩衝液や無機イオン溶液を、いろいろ濃度を変えて注射してみた。その結果、塩溶液のみの注射でも、カイコの除脳蛹では羽化するものが多数見られ、重金属イオン溶液では非常に羽化率が高いことを見いだした。なかでもFe<sup>++</sup>やFe<sup>+++</sup>に強い効力があり、エリサン除脳蛹でさえも羽化する個体がみられた。また、ある種の有機溶

媒<sup>17)</sup>の非常に高濃度の液もまた成虫分化を促すが、この場合は卵巢の発育を伴わないという特色があった。ところが、前半除去蛹<sup>17)</sup> (分離蛹) に注射した場合には、カイコ・エリサンともに羽化する個体は一例も見られず、これら無機・有機の物質が多分前胸腺を介してのみ作用するものであることが判明したのである。しかしながら、その作用機構については、目下のところ全く不明である。

### III 前胸腺刺激以外の脳ホルモンの作用

今仮に、脳ホルモン = 前胸腺刺激ホルモンと単純に割り切って考えてみよう。前胸腺、またはその相同器官が、蛹化後間もなくそのエクジゾン分泌という使命を果たして退化してしまった後は、脳の分泌活動も終了してよいことになる。ところが、成虫分化の進んだ蛹や成虫の脳からも、前胸腺刺激作用のあるホルモンがますます盛んに分泌されている。このことは、脳ホルモン抽出材料が発生後期の蛹や成虫であることからみても明らかである。このホルモンは一体どのような作用をもっているのだろうか。

石崎<sup>18)</sup>は成長・分化の種々の時期のカイコの脳・頭部・胸腹部に、前胸腺刺激作用をもつ脳ホルモンがどれほど含まれているかを、化学的に抽出・部分精製し、エリサン除脳蛹に注射して検討した。それによると、①脳と脳を含む頭部全体に含まれている脳ホルモンの量は、蛹の後期から成虫期にかけて最高となる。②♀では同じ時期に胸腹部にも脳ホルモンが多量に蓄積されるようになるが、その量は品種によって非常に違っている、ということである。

我々<sup>19)</sup>が、カイコの蛹期と成虫期の頭部と胸腹部について調べたところ、品種による相違はあるが、一般に♀は♂の3倍量のホルモンを含んでいる。♀♂ともにホルモン量が最高となるのは若蛹期で、1頭の♀のカイコの若い蛹の中には、実に1,000頭以上のエリサン除脳蛹を成虫化させる脳ホルモン量が含まれていることになる。以後成虫分化とともに減少してゆき、♀では交尾後は約1/4になる。♂成虫の胸腹部には脳ホルモンは全く検出されないが、♀とは異なり、♂は交尾後に頭部の(すなわち脳の)ホルモン量が顕著に増加する。また、蛹化直後に除脳しても、成虫の胸腹部に含まれているホルモン量は正常のものと同じで、胸腹部に脳ホルモンが蓄積されるのは蛹化期前と考えられた。多分、カイコでは蛹化期をはさむ短期間に、脳ホルモンとエクジゾン<sup>20)</sup>の両者は血中に放出されて最高のレベルに達する。それ以後、前胸腺は退化し、脳ホルモンの放出も止まる。

ただし、脳内の神経分泌細胞は盛んにホルモン物質の産生を続けており、成虫になると再び血中への放出が行われるものと思われる。

蛹期に体内に蓄積された大過剰の脳ホルモンは、一体何の役にたっているのであろうか。この疑問に対して、何かを考える手がかりになる実験がある<sup>19)</sup>。4令初期に去勢して、成虫期の胸腹部に蓄積されている脳ホルモン量を調べると、去勢♀では正常♀の3倍量が検出された。この結果から考えると、♀の蛹の体中にある脳ホルモンは、卵形成か卵黄蓄積、またはその両過程の間に大部分が消費され、残りは交尾・産卵の過程で使用される可能性が大きい。しかし、これらはあくまで推測の域を出ない。

脳の神経分泌物質が、広く代謝に関与していることは古くから知られている。ハエやバッタの卵巢の発育にとって重要な役割を果たしているともいう。また、ゴキブリでは生殖の全過程を通じて、脳がアラタ体の機能を支配・調節しているらしい。脳ホルモンが脂質の分解を促進しているという報告もある。その他枚挙にいとまがないほど多数の報告がある。いずれの場合も、脳ホルモンの一次的(直接的)効果であるのか、または二次的(間接的)効果であるのかさえ、いまだに判明していない。脳ホルモンの一次的效果を示したただ一つの明瞭な報告は、羽化ホルモンに関するもので、トルーマン<sup>21)</sup>によれば、羽化ホルモン(成虫分化を終わった成虫が蛹皮を破って出てくるためのホルモン)は脳間部の神経分泌細胞で産生されてリズムックに血中に放出される。これによって羽化のタイミングが調整されているということである。

現時点では、これまでの外科的手段と化学的手段の両方から得られた結果を総合して考えると、脳ホルモンは構造的には単一のものであって、ある部位が前胸腺刺激作用をもち、他の部位が異なる作用を担っているようなものと思われてならない。

一方、脳ホルモンの産生機構の制御の問題も残されている。脳ホルモンそのもののフィードバック機構によって、その産生・放出が制御されているのか、それ以外の機構が存在するのか、すべて分かっていない。また、脳ホルモンには、更に上位の放出ホルモンが存在するのであろうか。これら一切の疑問に対する解答のためにも、脳ホルモンの単離が1日も早く成功することを心から願って、この稿を閉じたい。

### 引用文献

- 1) KOPPEL, S. (1922) : Biol. Bull. 42 : 322~342.
- 2) WIGGLESWORTH, V. B. (1940) : J. exp. Biol.

- 17 : 201~222.
- 3) FUKUDA, S. (1940) : Proc. Imp. Acad. Japan 16 : 414~416.
- 4) WILLIAMS, C. M. (1947) : Biol. Bull. 93 : 89~98.
- 5) GILLETT, J. D. et al. (1975) : Proc. R. Soc. Lond. B. 190 : 359~367.
- 6) WILLIAMS, C. M. (1967) : in Insect and Physiology, ed. by Beament, J. W. L. and Treherne, J. E., Oliver and Boyd, Edinburgh and London : 133~139.
- 7) KOBAYASHI, M. and KIRIMURA, J. (1958) : Nature 181 : 1217.
- 8) NISHITSUTSUJI-Uwo, J. and NISHIMURA, M. S. (1972) : Appl. Ent. Zool. 7 : 207~216.
- 9) ISHIZAKI, H. and ICHIKAWA, M. (1967) : Biol. Bull. 133 : 355~368.
- 10) GERSCH, M. and STÜRZEICHUNG, J. (1968) : J. Insect Physiol. 14 : 87~96.
- 11) KIRIMURA, J. et al. (1962) : Nature 195 : 729~730.
- 12) ICHIKAWA, M. and ISHIZAKI, H. (1961) : ibid. 191 : 933~934.
- 13) ———— (1963) : ibid. 198 : 308~309.
- 14) YAMAZAKI, M. and KOBAYASHI, M. (1969) : J. Insect Physiol. 15 : 1981~1990.
- 15) NISHITSUTSUJI-Uwo, J. (1972) : Botyu-Kagaku (防虫科学) 37 : 93~102.
- 16) 宇尾淳子 (1971) : 防虫科学 36 : 66~77.
- 17) NISHITSUTSUJI-Uwo, J. and NISHIMURA, M. S. (1975) : Appl. Ent. Zool. 10 : 52~57.
- 18) ISHIZAKI, H. (1969) : Devel. Growth Different. 11 : 1~7.
- 19) NISHITSUTSUJI-Uwo, J. and NISHIMURA, M. S. (1975) : Experientia 31 : 1105~1107.
- 20) SHAAAYA, E. and KARLSON, P. (1965) : Devel. Biol. 11 : 424~432.
- 21) TRUMAN, J. W. (1972) : in Circadian Rhythmicity, ed. by BIERHUIZEN, J. F., Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen : 111~135.

## 人事消息

衣川幸義氏(農蚕園芸局植物防疫課庶務班場所庶務係長)は農蚕園芸局植物防疫課庶務班庶務係長に  
長谷川 清氏(農薬検査所総務課会計係長)は同上班場所庶務係長に  
永山 孝氏(横浜植物防疫所総務部庶務課課長補佐)は同上司総務課管理官に  
小島良徳氏(名古屋植物防疫所庶務課課長補佐)は横浜植物防疫所総務部庶務課課長補佐に  
武舎修夫氏(農蚕園芸局植物防疫課庶務班庶務係長)は名古屋植物防疫所庶務課課長補佐に  
岩本紀代史氏(農薬検査所総務課)は農薬検査所総務課会計係長に  
浅賀宏一氏(農事試験環境部主任研究官)は農林水産技術会議事務局副研究管理官に  
藤原敏夫氏(農林水産技術会議事務局副研究管理官)は

野菜試験場久留米支場虫害研究室長に  
後藤 昭氏(九州農試環境第1部線虫研究室長)は農事試験場環境部虫害第2研究室長に  
大島康臣氏(農事試験環境部虫害第2研究室主任研究官)は九州農業試験場環境第1部線虫研究室長に

## 【教官公募のお知らせ】

名古屋大学では、農学部農学科害虫学講座の助教を公募しております。応募または推せん希望の方は下記に直接お問い合わせ下さい。提出書類の締切は昭和52年9月16日(金)です。

〒464 名古屋市千種区不老町  
名古屋大学農学部  
害虫学助教教授選考委員会

国会発行図書

増刷出来上がり!

## 農薬用語辞典

農薬用語辞典編集委員会 編

B 6 判 100 ページ 1,200 円 送料 120 円

農薬関係用語 575 用語をよみ方、用語、英訳、解説、慣用語の順に収録。他に英語索引、農薬の製剤形態及び使用形態、固形剤の粒度、液剤散布の種類、人畜毒性の分類、魚毒性の分類、農薬の残留基準の設定方法、農薬希釈液中の有効成分濃度表、主な常用単位換算表、濃度単位記号、我が国で使用されている農薬成分の一覧表、農薬関係機関・団体などの名称の英名を付録とした必携書。講習会のテキスト、海外出張者の手引に好適。

お申込みは前金(現金・振替・小為替)で本会へ

# 昆虫の卵休眠とホルモン

名古屋大学農学部 <sup>やま</sup>山 <sup>した</sup>下 <sup>おき</sup>興 <sup>つぐ</sup>亜

昆虫における休眠現象は生息環境への高度の適応現象であると同時に、個体間の発育調整機能を果たしているといえる。前者は温度・光周期・栄養条件などの環境の物理的、化学的条件の変化を情報としてあらかじめ受信し、これを体内環境の変換に連動し、来たるべき不良環境に対する積極的な発育停止の体制を事前に予知し、確立することである。休眠発現の時期は昆虫の種によって異なっているが、個別の昆虫種についてみると、それぞれに個々の個体発生のプログラムの発現の機序に依拠し、しかも休眠期以後の発育速度が外的要因によってあまり影響されない時期である。したがって休眠現象は年周期において、それぞれの昆虫種の発育の齎一化なかんづく交尾の機会に拡大に間接的に寄与している。昆虫の環境適応性は休眠現象のみではなく、昆虫の渡りの現象及び変態現象としても発達している。

昆虫の休眠、移動、変態現象は一方ではそれぞれの個体における栄養生理的な要求に対し、また、他方では個体レベルばかりでなく種全体としての生殖生理的な要求を満足するという、つまり個体の維持と種の保存という生物にとっての一大事業をやりぬくという統一された生理現象であるといえる。したがってこの事業は生活環全体にわたってあるいは世代をこえて多面的に推進されている。すなわち前世代あるいは当世代の環境の物理的、化学的条件の変化は情報として感覚器官に受信され、神経系に伝達される。種々選別、変換、統合されて神経(電気)信号におきかえられ、その一部は可逆的な生体機構の調節のために発動される。一方、他の部分は特殊な細胞系に受信され異なった形態の情報に変換される。つまり電気信号は内分泌器官で化学信号—ホルモンに変換される。このホルモンという情報物質の出現(即時的な生体機構の調節への反映ではなくて)は情報の蓄積つまり情報の記憶によって将来的な調節機構のための情報レベルでのプログラムを作成することを可能にしたという点で全く新しい機能を昆虫が獲得したといえる。この点が昆虫の休眠、移動、変態現象にホルモンが介在する基本的な理由になっていると言えよう。最終的にはホルモン情報は標的器官の特異的な生理的狀態下で解読され、細胞内での単位代謝系の創出なり、活性調節に与かる。このホルモン依存の標的反應の変化は細胞全体—組織・器官—個体レベルでの代謝生理ひいては個体間での相互作用

用にまでも反映されてきていると理解される。

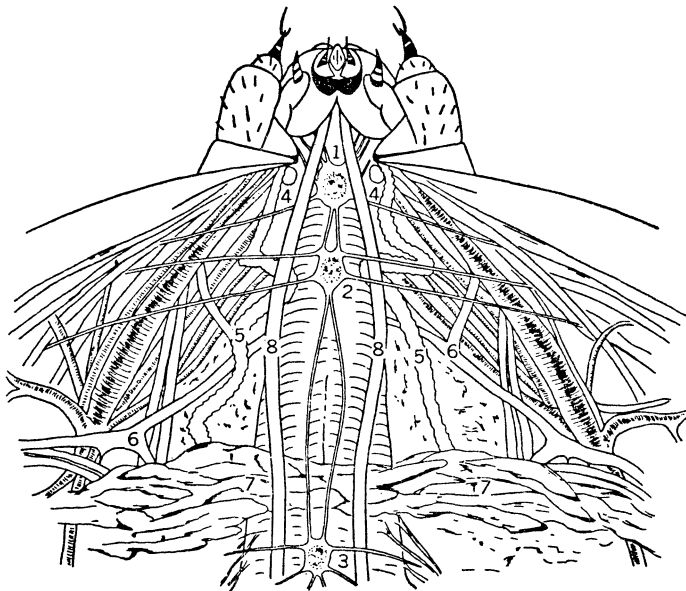
ところで現在、昆虫休眠の内分泌学的理解は二つに分けられる(長谷川, 1975 参照)。その一つは成長・分化を促進するホルモンの欠除が休眠誘導・開始につながり、これらのホルモンの再出現が休眠覚醒に与かるとするものである。もう一つは新しい種類のホルモンが出現することによって積極的に休眠誘導をするというものである。前者は幼虫・蛹・成虫休眠をする多くの昆虫に適用されるものであり、後者は卵休眠をするカイコで明らかにされたものであり、2~3の昆虫でも証明されている。ところで最近カイコを含む数種の昆虫の卵巣でのエクジゾンの合成及び卵での蓄積が報告されている(大西, 1977 参照)。エクジゾンが卵休眠に直接的に関与しているか否かは今後の課題である。そこでここでは主としてカイコの休眠性決定に与かる休眠ホルモンの最近の研究について紹介し、昆虫休眠の内分泌学的な課題について若干の討論を試みたい。

## I 卵休眠の内分泌支配

卵態で休眠する昆虫は多種あり、その休眠性が温度、日長などの環境要因によって支配されていることはかなり多くの種で調査されている。しかし、現在までにホルモンの関与が実験的に明らかにされている昆虫はカイコ、半翅目の1種 *Adelphocoris lineolatus* (EWEN, 1966) 及びドクガの1種 *Orgyia antiqua* (KIND, 1972) の3種にすぎない。*Adelphocoris* では胸—腹部の神経節の神経分泌細胞群が、また、*Orgyia* では食道下神経節の2種の神経分泌細胞が、神経分泌物質を放出し、次代の卵を休眠化するとされている。カイコの場合、休眠性の遺伝現象、休眠にかかわる環境要因の解析は既に1930年代までに行われており、そして実験形態学的方法によるホルモン分泌器官の検討は1950年代の初頭に行われている(詳細は長谷川, 1952, 1975を参照)。種々の器官(第1図)の摘出、移植実験の結果から、カイコの休眠性の決定には食道下神経節(以後SGと略す)が第1義的な機能を果たしていること。そしてSGの休眠性決定能は脳によって修飾されていることが明らかにされた。更にアラタ体がある条件下では間接的に非休眠化に作動していることも示されている(諸星, 1975 参照)。

一方、最近カイコの脳、側心体、アラタ体を特異的な





1 : 食道下神経節 (DH を分泌) (脳はこの神経球の前方にある), 2 : 第1神経球, 3 : 第2神経球, 4 : アラタ体 (JH を分泌), 5 : 唾腺, 6 : 前胸腺 (MH を分泌), 7 : 食道下腺, 8 : 前部絹糸腺

第1図 カイコ幼虫の頭胸部付近の腹面からの解剖図 (HASEGAWA, 1952)

発育時期つまり蛹令中期のみに移植すると休眠卵が産下されること (TAKEDA と OGURA, 1976 ; TAKEDA, 1977), また, アワヨトウの SG の移植もカイコの休眠化を誘導したこと (OGURA と SAITO, 1973) は神経分泌器官が昆虫種をこえてカイコの休眠誘導に要求される物質を分泌している可能性を示唆する。しかし, 内分泌器官としての機能を有しているか否かについては別問題であり, それらの器官が他の器官と連動して, 情報の授受, 伝達を組織的に行っていることが明らかにされる必要がある。とりわけこれらの器官の摘出実験はこの点についての有効な解答を用意するものである。つまり例えば側心体—アラタ体を休眠性蛹から摘出した場合, 産下卵が非休眠化すれば, これらの器官は一連の休眠決定機構における必須の機能を果たしているといえる。竹田 (私信)によれば, 側心体, アラタ体の摘出効果は認められないという。したがって現在までのところカイコの休眠性決定に与かる内分泌器官は SG であるといえる。

## II 食道下神経節の神経分泌細胞

カイコのSGに神経分泌細胞が存在することは ARVYら (1953)によって最初に報告された。その後, 小林(1957)によって組織化学的に詳細に研究された。その結果 SG には 80~100 個の神経分泌細胞がみられ, これらのうち

特に大型の長径  $30\mu\text{m}$  以上の細胞は食道神経連鎖の近くに分布するものが多く, しかもその細胞質中にコロイド状の分泌物を含んでいること, そして神経分泌細胞数は休眠性蛹において約2倍であることが示された。このことから SG の神経分泌細胞が休眠ホルモンの分泌をしていることが示唆された。

これに対して FUKUDA と TAKEUCHI (1967) はカイコの SG には1対の神経分泌細胞 (休眠要因細胞, DF 細胞)があるにすぎず, 細胞数は休眠性, 非休眠性で差はなくとも神経分泌顆粒を含んでいるが, 休眠性蛹の SG では分泌顆粒が放出されるが, 非休眠性蛹の SG からは放出像はみられないとした。つまり, SG の神経分泌物産生能に差はないが, 脳による放出調節のいかんによって神経分泌物が血中に放出されるとした。更に SG の電顕観察が PARK と YOSHITAKE (1971) によってなされ, SG の DF 細胞

中には直径  $50\sim 150\text{m}\mu$  のタンパク性顆粒がみられ, この顆粒の生成過程ならびに顆粒数は休眠性 SG と非休眠性 SG とで明らかに異なるが, 顆粒の放出像は両者ともにみられることが示された。この研究を PARK (1973) は更に進め, SG に DF 細胞にみられる顆粒より明らかに大きい顆粒 ( $200\sim 500\text{m}\mu$ ) を含む別種の神経分泌細胞 (diapause-regulator producing cells ; DR 細胞)があるとし, これらの細胞が DF 細胞からの DH の放出過程を直接的か間接的かは別として調節しているとしている。このように SG の超微細構造に関する知見ならびに解釈はかなり不統一な点を残しているが, SG の神経分泌細胞がタンパク性の分泌物を生産し放出していることは確かである。

## III 休眠ホルモンの化学

### 1 分離・精製

SG が休眠ホルモン (DH) の分泌器官であることが明らかにされてまもなく DH の分離・抽出が始められた。そして 1957 年に蛹の脳—SG 複合体のメタノールとクロロホルム混液にホルモン活性が回収された (HASEGAWA, 1957)。このことはとりもなおさず SG の休眠誘導能は物質レベルの事象であることを実証したことであり, DH の化学の出発点となった。その後抽出材料, 分離方法, 生物検定法などについて種々の検討, 改良が加えられた。

ついに 1973 年に 1 種類の DH の単離に成功した。つまり 200 万頭の雄ガの頭を材料とし、メタノールとクロロホルムの混合溶媒で抽出、ブタノールと水で分配しブタノール層に約 30g の粗抽出物を回収した。次いでセフデックス LH-20 カラムクロマトグラフィーによって精製したところ、DH には 2 種類あることが明らかになり、分子量の大きいものを DH-A、小さいものを DH-B と命名した。更にメルコーゲル OR6000 の 400cm のカラムを使い、3 回クロマトグラフィーを行った結果、3 mg の純粋な DH-A を得ることに成功した (ISOBE ら, 1973)。一方、DH-B についても出発材料の粉碎方法などに検討が加えられ、最終的には 3.8mg の純粋な標品が得られた (ISOBE ら, 1976)。これらの標品を非休眠性蛹に注射して 50% の休眠卵を産下させるのに必要な量 (1 DH 単位) は DH-A が 6 $\mu$ g、DH-B が 2  $\mu$ g であり DH-B の活性が高いことも知られている (HASEGAWA ら, 1974)。

一方、SONOBE と OHNISHI (1971) と SONOBE (1974) はカイコの雌ガの頭を出発材料とし、80%エタノール抽出物を熱処理したのち、セフデックス G-75 及び G-25カラムクロマトグラフィーで分離した。この場合も 2 種のホルモン活性画分が得られた (分画 A, B)。更にイオン交換クロマトグラフィー、等電点電気泳動法により精製を進めた。しかし、この方法ではまだ DH は単離されてはいない。ここでの生物検定は主として抽出物注射後にみられる 卵巢中の 3-ヒドロオキシシキヌレニン (3-OHK) 量の増加割合 (IV 節参照) を指標としてなされているが、最終抽出物 25 $\mu$ g を非休眠性蛹に注射した場合、20~25% の休眠卵が産生されている。

## 2 化学的性質

DH の抽出溶媒としてメタノールとクロロホルム混液が有効であったことから、精製の初期においては複合脂質ではないかと考えられていた。しかし、その後の種々のタンパク質分解酵素などによる消化実験から DH はペプチドであることが明らかにされてきた。確かに DH は含水溶媒系ではそれ自身または他の物質と集合体を作り、単純に分子量を推定することは困難である。そこで無水の有機溶媒系を用いて DH の分子量を測定したところ、DH-A は 3,300 $\pm$ 400、DH-B は 2,000 $\pm$ 200 であった (KUBOTA ら, 1976)。SONOBE (1974) は彼の抽出した DH の A, B 2 画分の分子量はそれぞれ 5,000 と 2,000 であるとした。

続いて DH のアミノ酸組成について検討を加えた結果 (ISOBE ら, 1975, 1976)、右表に示すように DH-A には 2 種のアミノ糖と 15 種のアミノ酸から構成されて

休眠ホルモンのアミノ酸、アミノ糖組成 (ISOBE ら, 1975; 久保田一郎 (1975) 名大学位論文より)

アミノ酸	DH-A	DH-B
リジン	1	1
アルギニン	1	1
アスパラギン酸	1	1
トレオニン	1	1
セリン	1	1
グルタミン酸	2	2
プロリン	3	2
グリシン	2	2
アラニン	2	2
バリン	2	1
イソロイシン	2	1
ロイシン	3	3
チロシン	1	1
フェニルアラニン	1	1
トリプトファン	1 (推定)	1 (推定)
アミノ糖		
グルコサミン	1	0
ガラクトサミン	1	0

いるのに対し、DH-B にはアミノ糖は検出されず 15 種のアミノ酸のみであった。現在のところ、DH のアミノ酸配列順序は決定されていないが、このペプチドは N 末端も C 末端も持っていないこと、酸分解やアルカリ分解によってよい分解物を与えないので特殊な構造であると考えられている。また、DH の構成アミノ酸のうちチロシンとトリプトファンはホルモン活性の発現に必須であることが、種々のタンパク質修飾試薬を用いた実験から推定されている (SONOBE, 1974)。いまここで 2 種の DH の相互関係について多くを語ることはできないが、DH は分泌ペプチドであり、両者のアミノ酸組成は極めてよく類似しているが、ただアミノ糖の有無が唯一の差異であることは DH-A は輸送型であり、DH-B は合成されたままの型であるともいえよう。この点は DH-A が DH-B より抽出されやすいことから支持される。

## IV 休眠ホルモンの作用機構

もともと休眠ホルモンはカイコの胚子が完成する以前に胚発育を停止するか否かを指標として同定されたものである。したがって休眠ホルモンが直接卵内で胚発生を全面的に停止させる能力を持っているとも考えられるし、この可能性についての研究も進められている。一方、SG における休眠ホルモンの生産は少なくとも終令幼虫の後期には始まっており、その活性は蛹及び成虫期を通じて維持されている (HASEGAWA, 1964) こと、及び DH の注射の効果は蛹令中期に最も高く、後期には認められなくなる (HASEGAWA ら, 1974) ことはホルモンは主

として蛹期つまり卵巣発育期に分泌され、その作用を発現していると考えられる。したがって DH の作用機構は蛹において検討されるべきであるということになる。

ところでホルモン作用の検討にあたって、いかなる代謝系をまず指標とすべきかが重要な問題となる。休眠は個体レベルでの生理現象であるとはいえ、すべての代謝系が非休眠性のものと異なっているわけではない。なぜなら同一種の発育過程における一つの存在様式であるから、発育に伴って変化しない基本的な代謝系は休眠時といえども維持されており、これらを修飾あるいは変更した代謝系に変換され、新たな代謝生理状況が創りだされていると理解される。したがって休眠卵に特異的な代謝系がとりもなおさず DH によって誘導されていると考えられる。その代表的なものとしてトリプトファン系色素の代謝 (吉川, 1943) と炭水化物代謝 (CHINO, 1958) があげられる。

休眠卵固有の色素はトリプトファン→キヌレン→3-ヒドロキシキヌレン(3-OHK)→オマチン, オミン(色素)からなる系で合成されていること、休眠性卵には3-OHKが多量蓄積されていることは既に吉川(1943)によって明らかにされた。そこでまずDHが蛹の各組織なかんずく卵巣の3-OHK量にいかなる影響を及ぼしているかについて検討を加えた(山下・長谷川, 1964)。その結果DHは卵巣の3-OHK量を特異的に増加させていることが示された。このDHの作用として卵巣での3-OHKの合成能の活性化かあるいは卵巣への3-OHKの透過・蓄積能の刺激かについて、突然変異系統 $w_1$ を用いて検討した(YAMASHITAとHASEGAWA, 1966)。 $w_1$ は3-OHKの合成酵素を欠乏した系統であるので、この蛹に3-OHKをまず一定量注射したのち、DHを投与したところ、卵巣中の3-OHK量は約3倍に増加した。このことはDHは3-OHKの卵巣への透過・蓄積過程を調節していることを示した。この点はSONOBEとOHNISHI(1970)によって確認された。一方、DHと卵巣での3-OHKの合成能つまりキヌレン-3-ヒドロキシラーゼ活性との関係について検討された結果(OGAWAとHASEGAWA, 1975)、DHは卵巣中での3-OHK合成には関与していないことが示された。

カイコでは卵色に関して数種の突然変異系統が知られており、これらの系統では休眠卵といえども着色しない。しかし、さきの $w_1$ 系統と同様 $b_1$ 系統でもDHは3-OHKの卵巣への透過・蓄積量を高めていること(YAMASHITAとHASEGAWA, 1966)から、これらの突然変異系統では色素代謝系が欠乏しているため結果的には着色しないが、DHの作用は本質的に異なるものでは

ないといえる。また、インドネシア多化系といわれるカイコでは休眠化処理によって卵は着色するが、休眠はしない。このカイコのSGは他の系統のカイコに対して着色化作用を持っているし、他の系統のカイコのSGはこのカイコの卵の着色性を支配している(吉武・橋口, 1969)。したがってDHの卵への3-OHKの透過・蓄積促進作用は突然変異系統を含めたカイコにとって共通した現象であるといえる。しかし、着色卵必ずしも休眠卵とは言えないことは、DHが他の代謝系にも関係しており、この作用が唯一のものでないことを示している。

カイコの休眠卵ではグリコーゲンが多く蓄積されていることは古くから知られており、このグリコーゲンの休眠開始・維持・覚醒に伴う特異的な代謝変動が20年前に茅野(CHINO, 1958)によって見事に示された。この研究成果はカイコ卵の休眠現象の推移をグリコーゲン—多価アルコールの代謝系の変動パターンに置換して考察しうることを教えた。つまり一つの物質代謝系の変動が一連の休眠現象、休眠誘導—開始—維持—覚醒の過程に連動され反映されており、DHは休眠誘導期に炭水化物代謝をなんらかの方法で調節していると推察される。

まず、最初にDHと蛹の時期の炭水化物代謝との関連性について検討した(山下・長谷川, 1964b, 1965)ところ、DHは蛹の中期から後期にかけて卵巣グリコーゲン量の増加、血液トレハロース量の減少及び脂肪組織のグリコーゲン量の減少をもたらすことが示された。そこでDHはこれら3種の組織に同時に作用しているのかあるいは単一の標的器官を持っているのかについて、卵巣の摘出、移植などの実験形態学的手法をとり入れて実験した(HASEGAWAとYAMASHITA, 1965)。その結果DHの標的器官は卵巣であることを明らかにしたと同時に、卵巣のグリコーゲンは脂肪組織グリコーゲンに由来し、血液トレハロースを経て卵巣にもちこまれていることを明らかにした。つまりDHは卵巣にその作用点を持つことによって蛹の炭水化物代謝に影響を及ぼしているといえる。

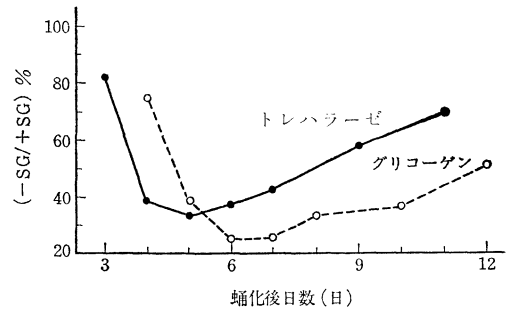
DHの標的器官での作用機構の解明に当たって、DHの作用時期の決定は必須である。というのはカイコの卵は蛹期を通じて連続的に発育しているので、蛹のどの時期をとっても種々の発育時期の卵母細胞がある。そこで蛹に注射された $^{14}\text{C}$ -グルコースの、種々の発育時期の卵母細胞のグリコーゲンへの取り込み量をSGの有無と比較した。その結果卵母細胞(包卵細胞及び栄養細胞を含む)重が $500\mu\text{g}$ のとき、つまり卵母細胞が包卵細胞によって一様にとりかこまれ、卵黄蓄積が最も盛んになったとき、最も大きな差がみられた。このことはDHは

特異的な発育期にのみ作用していること、換言すれば標的細胞のホルモンに対する感受性は特定の生理状態によって保障されていることを示している。したがってすべての卵が休眠卵となるためには DH は蛹期を通じて分泌される必要があり (YAMASHITA と HASEGAWA, 1966), この点は既に述べた SG の DH の分泌のパターンとも一致している。

このように DH は卵母細胞のしかも特定の発育期に作用して、グリコーゲン合成能を高めていることが明らかにされたので、次にグリコーゲン合成に与かるどの酵素活性を DH が調節しているかについて実験した。卵巣グリコーゲンは血液トレハロースを素材とし、トレハラーゼ、ヘキソキナーゼ、ホスホグルコムターゼ、UDPG-パイロホスホラーゼ、グリコーゲン合成酵素の5種の酵素によって合成されており (山下, 1969), これらの酵素のうち DH の支配を受けているものはトレハラーゼのみであることが示された (YAMASHITA ら, 1972) (第2図)。この酵素活性は DH 注射3時間後から活性化され始め24時間後に最大となること、また、ホルモン注射量-酵素活性の間に一定の比例関係がみられることも示された。そして最近の培養系での実験では DH 濃度としては  $10^{-6}M$  程度が要求されていることも示された (未発表)。ちなみに DH によるトレハラーゼ活性の調節の器官レベルでの確認が卵巣培養系を用いてなされた。つまり培養液に添加された  $^{14}C$ -トレハロースの卵巣グリコーゲンへの取り込み量は明らかに DH に依存していたが、 $^{14}C$ -グルコースの取り込み量は DH の有無に全く関係なかった (YAMASHITA と HASEGAWA, 1976)。このことは無細胞系のいわゆる分子レベルでの事象が器官レベルに反映されていることを示すものであり、また、トレハラーゼは器官レベルでは卵巣へのトレハロースの取り込み、つまり DH は酵素活性を介して物質の組織間の授受を調節していると推察させる。

炭水化物のみならず脂質などのエネルギー源が休眠に入る前に多量に蓄積されることが多くの昆虫で知られている。DH と脂質量との関係について ICHIMASA と HASEGAWA (1973) 及び ICHIMASA (1975, 1976) は研究し、DH は卵巣発育期にトリグリセリド及びコレステロールエステル量を増加させるが、完成卵の脂質量には大きな影響を及ぼさないことを明らかにした。これらの結果は DH は確かに脂質代謝の調節にも関与していることを示しているが、その作用は卵形成期に主として限定され、休眠開始期までは持続されていないことを暗示している。

DH の作用については更にある種のエステラーゼ活性



第2図 DHによるトレハラーゼ活性及びグリコーゲンの蓄積量の調節

DH の効果は蛹化当日に SG を摘出した蛹の卵巣と SG 無摘出蛹の卵巣のトレハラーゼ活性の比及びグリコーゲンの1日当たりの増加量の比で示す。(YAMASHITA ら, 1972)

との関係で研究が進められている。つまり DH は卵巣の非特異的な「エステラーゼA」活性を低下させること、この酵素は産下卵においても認められ、しかも休眠覚醒処理によって活性化されること、更に休眠卵からの卵黄細胞に作用させると細胞崩壊を起こすことが示された (KAI と HASEGAWA, 1972, 1973; KAI と NISHI, 1976)。このことから DH は単に卵巣発育期つまり休眠誘導期にのみならず、産下後の休眠開始・覚醒期までより直接的な作用を及ぼしていると推察され興味ある問題提起であるだけに今後の解析が期待される。

以上のように DH は少なくとも卵形成期から作用を発現し、種々の蛹の代謝系の調節に関与していることが示された。DH によるこれらの一連の作用が同時に並列的に発動されているのか、あるいは一定の時間系列に従っているかについては不明である。哺乳動物などのペプチド系ホルモンはまず細胞膜中のアデニレートシクラーゼを活性化し、環状 AMP の産生量を増加させ、c-AMP を secondary messenger としてホルモン情報を解読し、増幅する。その結果 c-AMP 依存性の酵素系が活性化され、種々の代謝能が高められると理解されている。昆虫のペプチドホルモンにおいてもこの機序が成り立つか否かは現在不明であるが、これまでの研究成果はこの可能性を示唆しているといえる。いずれにしても本節で述べた DH の作用機序は DH の作用物質的な側面から追及されたものであり、DH の輸送体 (carrier), 受容体 (receptor) などを含めたホルモン情報解読の機構についての研究基盤が出来た段階といえる。

## おわりに

休眠現象は個体の維持と種の保存を全うするために重

要な生体機構であり、世代をこえあるいは生活環を通じての大事業である。例えば卵休眠において DH は卵形成期における一連の代謝系を制御することによって、完成卵の代謝系の性格付けをしている。卵の生化学的な特性は受精後にも反映され胚の代謝パターンを規定し、胚発生の進行を支配している。このように蛹期に始まり次代の幼虫分化期までにみられる代謝系の継続性は休眠のホルモンによる誘導から開始、維持、覚醒そして発育という器官もしくは個体のレベルで認められる現象の連続性と時間的によく統一されている。ホルモン分泌以前の発育時期においても代謝レベルでの連続性を適用しうるか否かは不明であるが、ホルモン情報系の確立という面からみれば、既に胚発生前から幼虫期を通じて外部環境からばらばらに受信された信号は発育経過という歴史的な基準で選別、統合されて情報物質として蓄積されていると考えられる。この情報系の成立に関する系統的な研究はほとんどない。昆虫の休眠現象を内分泌学的に解明する場合、ホルモンを単なる代謝制御のための作用物質として位置づけるのではなくて、適応制御系における情報物質としての理解を深めることがこれからの研究課題であると言えよう。

## 引用文献

- ARVY, L. et al. (1953) : C. R. Acad. Sci. 236 : 627~629.
- CHINO, H. (1958) : J. Insect Physiol. 2 : 1~12.
- EWEN, A. B. (1966) : Experientia 22 : 470.
- FUKUDA, S. and TAKEUCHI, S. (1967) : Embryologia 9 : 333~358.
- HASEGAWA, K. (1952) : J. Fac. Agricult. Tottori Univ. 1 : 83~124.
- (1957) : Nature 179 : 1300~1301.
- (1963) : J. exp. Biol. 40 : 517~529.
- (1964) : ibid. 41 : 855~863.
- 長谷川金作 (1975) : 植物防疫 29 : 81~84.
- HASEGAWA, K. et al. (1974) : Zool. Jb. Physiol. 78 : 327~332.
- and YAMASHITA, O. (1965) : J. exp. Biol. 43 : 271~277.
- ICHIMASA, Y. (1975) : J. sericult. Sci. 44 : 137~145.
- (1976) : J. Insect Physiol. 22 : 1071~1074.
- ICHIMASA, Y. and HASEGAWA, K. (1973) : J. sericult. Sci. 42 : 380~392.
- ISOBE, M. et al. (1973) : J. Insect Physiol. 19 : 1221~1239.
- et al. (1975) : ibid. 21 : 1917~1920.
- et al. (1976) : Agricult. Biol. Chem. 40 : 1189~1199.
- KAI, H. and HASEGAWA, K. (1972) : J. Insect Physiol. 18 : 133~142.
- (1973) : ibid. 19 : 799~810.
- and NISHI, K. (1976) : ibid. 22 : 1315~1320.
- 吉川秀男 (1943) : 蚕試報 11 : 311~345.
- KIND, T. V. (1972) : Izd. Leningrad Univ. 210~228.
- 小林勝利 (1957) : 蚕試報 15 : 181~273.
- KUBOTA, I. et al. (1976) : Z. Naturforsch. 31c : 132~134.
- 諸星静次郎 (1975) : 蚕の発育生理, 東大出版会.
- OGAWA, H. and HASEGAWA, K. (1975) : Insect Biochem. 5 : 119~134.
- OGURA, N. and SAITO, T. (1973) : Appl. Ent. Zool. 8 : 46~48.
- 大西英爾 (1977) : 変態 (福田・大滝編), 東大出版会.
- PARK, K. E. (1973) : J. Insect Physiol. 19 : 293~302.
- and YOSHITAKE, N. (1971) : ibid. 17 : 1305~1313.
- SONOBE, H. (1974) : Develop. Growth & Different. 16 : 147~158.
- and OHNISHI, E. (1970) : ibid. 12 : 41~52.
- (1971) : Science 174 : 835~838.
- TAKEDA, S. (1977) : Appl. Ent. Zool. 12 : 80~82.
- and OGURA, N. (1976) : J. Insect Physiol. 22 : 941~944.
- 山下興亜 (1969) : 日蚕雑 38 : 329~339.
- · 長谷川金作 (1964a) : 同上 33 : 115~123.
- · 長谷川金作 (1964b) : 同上 33 : 407~416.
- · 長谷川金作 (1965) : 同上 34 : 235~242.
- YAMASHITA, O. and HASEGAWA, K. (1966) : J. Insect Physiol. 12 : 325~330.
- (1966) : ibid. 12 : 957~962.
- (1970) : ibid. 16 : 2377~2383.
- (1976) : ibid. 22 : 409~414.
- et al. (1972) : Gen. comp. Endocrinol. 18 : 515~523.
- 吉武成美・橋口 勉 (1969) : 応動昆 13 : 206~207.

## 新しく登録された農薬 (51.6.1~6.30)

掲載は種類名、有効成分及び含有量、商品名、登録番号（登録業者（社）名）の順。

### 〔殺菌剤〕

#### ポリオキシン粉粒剤

ポリオキシンD亜鉛塩 0.28%（ポリオキシンDとして  
2,500P.S.D.u/g）

#### ポリオキシンZ微粒剤F

13765（科研化学），13766（日本農業），13767（クミアイ化学工業）

#### 銅水和剤

塩基性塩化銅 73.5%（銅として 44%）

サンボルドー

13768（サンケイ化学）

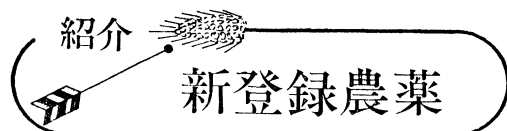
### 〔殺そ剤〕

#### りん化亜鉛殺そ剤

りん化亜鉛 1%

りん化亜鉛10

13769（北海三共）



### 〔殺菌剤〕

#### トリホリン乳剤

商品名：サプロール乳剤

適用病害虫の範囲及び使用方法：

キクしらさび病に 1,000~1,500 倍散布

バラうどんこ病・黒星病に 1,000 倍散布

使用上の注意事項：

①石灰硫黄合剤，ボルドー液などアルカリ性薬剤及び微量要素肥料との混用は避けること。

②散布の際はマスク・手袋などをして散布液を吸い込んだり，多量に浴びたりしないよう注意し，作業後は顔・手足などの皮膚の露出部を石けんでよく洗い，うがいをすること。

③バラに使用する場合，品種（クイーンエリザベスなど）によって，高温乾燥時には葉害を生ずるおそれがあるので，所定の濃度を厳守するとともに，夏期などの高温時には，朝夕の涼しい時に散布すること。

④ナシ（幸水系）に対しては葉害を生ずるおそれがあるので，付近にある場合にはかかからないよう注意して散布すること。

⑤薬液が眼に入らないよう注意し，万一眼に入ったときは直ちに清水で十分洗眼すること。

⑥原液が直接皮膚についた場合は，直ちに石けん水で洗い落とすこと。

⑦花卉以外には使用しないこと。

人畜に有毒な農薬についてはその旨及び解毒方法：

通常の使用方法では毒性は低い，誤飲（誤食）など

のないように注意すること。万一中毒を感じた場合，あるいは誤って飲み込んだ場合には，濃い食塩水などを飲ませて胃洗浄を行い，安静にして直ちに医師の手当を受けること。本剤は眼に対して軽度の刺激性があるので，眼に入った場合には，直ちに清水で十分洗眼すること。引火し，爆発し，または皮膚を害するなどの危険のある農薬についてはその旨：

第2石油類に属するので，火気に十分注意すること。

本剤は皮膚刺激性があるので，原液が皮膚に付着した場合は，直ちに石けん水で洗うこと。

貯蔵上の注意事項：

密栓して冷暗所に火気を避けて保管すること。

取り扱い業（社）名：武田薬品工業株式会社，住友商事株式会社，クミアイ化学工業株式会社

登録年月日：昭和 52 年 4 月 25 日

### 〔その他〕

#### リトルア誘引剤

商品名：フェロディン SL

適用病害虫の範囲及び使用方法：

ハスモンヨトウ加害作物栽培地域のイモ類・マメ類・ナス科野菜・アブラナ科野菜・レタス・レンコン・ニンジン・ネギ類・イチゴ・タバコ・マメ科牧草などの誘引を目的とし，ハスモンヨトウ雄成虫に 1ha 当たり 2~4 個を成虫発生初期から発生終期まで本剤をトラップ 1 台当たり 1 個取り付けて配置する。取り付けた薬剤は 1 か月間隔で更新する。

使用上の注意事項：

①本剤はハスモンヨトウ雄成虫を連続的に誘引するので，トラップとの併用により雄成虫を誘殺し，産卵を減少させることを目的とする。産卵への影響はハスモンヨトウ成虫の密度が低いほど大きいので，被害を軽



減するためには成虫発生初期（4～5月）から連続的に使用する必要がある。短期間あるいは成虫密度が高まってからの使用では効果は期待できない。

②本剤は広い地域におけるハスモンヨトウの密度低下を目的とするので、防除対象地域はハスモンヨトウ加害作物栽培ほ場だけでなく、それらを含むできるだけ広範な地域とし、生産団地などを中心に共同で毎年繰り返し使用することが望ましい。おおよそ10ha以下の面積では効果は期待出来ない。

③本剤で誘引した雄成虫はトラップで捕殺する。本剤を取り付けたトラップは、樹木や建物などから離れた風通しのよい場所に、地上1～1.5mの高さ（ほ場内では作物より高い位置）に固定すること。

④トラップ設置中は発生密度に応じて適宜巡回し、トラップが誘殺されたガでいっぱいになる前に処理を行うこと。

⑤本剤は1か月たつと誘引効果が低下してくるので、新しいものと交換すること（古くなったものをそのままにして新しいものを追加してもよい）。

⑥使用済みの本剤は、ポリエチレン袋などに入れて密封したうえ、土中にうめるなど、ハスモンヨトウに影響のない方法で処理すること。

⑦アルミ箔を同封して放置すると、薬剤が揮散して効果が低下してしまうので、必ず使用直前に必要個数だけ開封すること。

⑧トラップは防除対象地域に1ha当たり2～4台の割合で設置することを標準とするが、対象地域の条件によって適宜増減すること。

⑨周辺地域からの飛来が予想される場合は、防除対象地域内周辺のトラップ数を密にすること。

⑩本剤の使用に当たっては、使用量、使用時期、使用方法などを誤らないように注意し、特に初めて使用する場合には農業技術者の指導を受けることが望ましい。

貯蔵上の注意事項：

密封し、冷暗所に保管すること。

取り扱い業（社）名：武田薬品工業株式会社

登録年月日：昭和52年5月30日



### ○菌株の示す薬剤感受性に関する用語の乱れ

最近植物病原菌に薬剤耐性菌が年々増加し、病害防除上重要な問題になっている。したがって薬剤耐性菌に関する研究報告も多いが、そこで用いられている薬剤感受性に関する用語を1年間ほど読んだ文献から拾い出してみた。

感受性（菌または株）  
感性菌  
高度感性（菌または株）

耐性菌  
抵抗性菌  
抵抗菌

高度耐性（菌または株）	中等度耐性（菌または株）
高耐性（菌または株）	中程度耐性（菌または株）
超耐性（菌または株）	中間型耐性（菌または株）
強耐性（菌または株）	中間耐性（菌または株）
高濃度耐性（菌または株）	低位的耐性（菌または株）
完全耐性（菌または株）	中間型（菌または株）

低位耐性（菌または株）  
低耐性（菌または株）  
弱耐性（菌または株）  
不完全耐性（菌または株）

菌株の示す薬剤感受性値が乱れるのは自然現象ではかたがたないとして、それを表現する用語の乱れは困るような気がしてならない。いずれかの機会に用語を一定の約束の上で統一する必要があるのではなからうか。そのためには、例えば薬剤耐性の現象を表現型あるいは遺伝学的背景（薬剤耐性遺伝因子）、そして薬剤耐性機構など考慮し大方の賛同が得られる用語はないかと思っている。耐性菌の研究が古く、また、進歩している医薬領域でも用語の使い方は大変らしいが、私はなんとかの一つ覚えで、三橋進先生に教った感性菌、中等度耐性菌及び高度耐性菌の用語を使用し、まれに高度感性菌を用いることにしている。しかし、これで満足しているわけでない。また、2種類の薬剤の化学構造や作用機作が類似している場合、一方に耐性になった微生物が他方の薬剤に対しても同時に耐性を示すことがある。この場合、これら2種の薬剤の間に交差耐性が成立するという。交差耐性とは、単一の遺伝子の変異によって、同時に2種以上の薬剤に耐性を示すことをいう。したがって植物病原菌も多剤耐性化の傾向にあるが、その遺伝学的背景を考慮した用語の使い方が必要と考えられる。

（農業検査所 桜井 寿）

## 中央だより

### —農 林 省—

#### ○昭和 52 年度病害虫発生予報第 4 号発表さる

農林省は 52 年 7 月 23 日付け 52 農蚕第 4793 号昭和 52 年度病害虫発生予報第 4 号でもって、下記作物及び病害虫の向こう約 1 か月間の発生動向の予想を発表した。

イネ：いもち病、紋枯病、白葉枯病、ツマグロヨコバイ、ニカメイチュウ、セジロウンカ、トビイロウンカ、イネカラバエ、イネツトムシ、コブノメイガ、カメムシ類

ジャガイモ：疫病

カンキツ：そうか病、黒点病、かいよう病、ヤノネカイガラムシ、ミカンハダニ

リンゴ：斑点落葉病、黒星病、モモシンクイガ、コカクモンハマキ、キンモンホソガ、ハダニ類

ナシ：黒斑病、黒星病、シンクイムシ類、コカクモンハマキ、ハダニ類、クワコナカイガラムシ

モモ：黒星病、せん孔細菌病、灰星病、コスカシバ、モモハモグリガ、クワシロカイガラムシ

ブドウ：晩腐病、うどんこ病、フタテンヒメヨコバイ

カキ：炭そ病、うどんこ病、円星落葉病及び角斑落葉病、カキミガ、フジコナカイガラムシ

チャ：炭そ病、もち病、ハマキムシ類、チャノホソガ、チャノミドリヒメヨコバイ、カンザワハダニ

果樹全般：カメムシ類

## 協会だより

### —本 会—

#### ○昭和 52 年度野菜病害虫現地検討会開催さる

野菜病害虫防除研究会の 52 年度事業の一つとして現地検討会を 7 月 19~20 日の両日、北海道で開催した。

農林省・都道府県関係試験研究機関、防除所、関係団体、大学、関係会社など 230 余名が参集し盛大裡に行われた。

第 1 日目の 19 日は札幌市内の札幌厚生年金会館で午後 0 時 30 分遠藤常務理事の挨拶で開会。次いで、北海道農務部厚海忠夫技監の挨拶ののち、河野達郎研究会委員長の進行で下記講演が行われた。

座長 北海道農業試験場 根本正康氏

(1) 北海道における野菜病害虫防除の現状と問題点  
北海道立中央農業試験場 高桑 亮氏

座長 千葉大学 野村健一氏

(2) 野菜害虫発生史

北海道農業試験場 長谷川 仁氏

座長 北海道立道南農業試験場 馬場徹代氏

(3) “私の体験談”タマネギの直播栽培と病害虫防除

江別市篠津 篤農家 高田道夫氏

以上 3 氏の講演終了後、農林省野菜試験場竹内昭士郎・腰原達雄両氏が座長となり総合討論が行われた。

第 2 日目の 20 日は午前 8 時 30 分参集者がバス 4 台に分乗し、高桑 亮部長（前出）・餘助良二専門技術員の案内のもと札幌市中の沢の佐藤農園で近郊野菜（キュウリ・トマト・ピーマン・インゲン・レタスなど）の視察をし、北海道農業試験場の場内を見学後、江別市篠津の高田農園でタマネギ栽培と耕作機械などの説明を受けるなど現地見学を行い、午後 4 時 30 分札幌駅で解散した。

## 植物防疫

昭和 52 年

8 月号

(毎月 1 回 30 日発行)

—禁 転 載—

第 31 巻 昭和 52 年 8 月 25 日印刷  
第 8 号 昭和 52 年 8 月 30 日発行

編集人 植物防疫編集委員会

発行人 遠藤 武雄

印刷所 株式会社 双文社印刷所  
東京都板橋区熊野町 13-11

実費 400 円 送料 29 円 1 年 4,000 円  
(送料共概算)

— 発 行 所 —

東京都豊島区駒込 1 丁目 43 番 11 号 郵便番号 170

社団法人 日本植物防疫協会

電話 東京 (03) 944-1561~4 番

振替 東京 1-177867 番

殺菌剤

トップジンM  
ラビライト  
トリアジン  
ホーマイ  
日曹プラントバックス

殺ダニ剤

シトラゾン  
マイトラン  
クイックロン

殺虫剤

ホスピット75  
ホスベル  
日曹ホスベルVP  
ジェットVP  
アンレス  
ビーナイン  
カルクロン  
ラビデンSS  
ケミクロング

その他

増収を約束する

日曹の農薬



日本曹達株式会社

本社 東京都千代田区大手町2-2-1 〒100  
支店 大阪市東区北浜2-90 〒541

本会発行図書

全面増補改訂の新版刊行!!

農薬ハンドブック 1976年版

福永一夫（理化学研究所主任研究員）編集  
農業技術研究所農薬科・農薬検査所等担当技官執筆

2,800円 送料 160円

B6判 504ページ 美装幀 ビニールカバー付

現在市販されている農薬を殺虫剤、殺菌剤、殺虫殺菌剤、除草剤、殺そ剤、植物成長調整剤、忌避剤、誘引剤、展着剤などに分け、各薬剤の作用特性、毒性・残留性、製剤（主な商品名を入れた剤型別薬剤の紹介）、適用病害虫、取り扱い上の注意などの解説を中心とし、ほかに一般名・商品名、化学名・化学構造式・物理化学的性質、毒性・残留性を表とした農薬成分一覧表、農薬残留基準・農薬登録保留基準・農薬安全使用基準の解説、殺虫剤・殺菌剤・除草剤を対象作物別に表とした対象作物別使用薬剤一覧表、薬剤名・商品名・一般名・化学名よりひける索引を付した植物防疫関係者座右の書!!

お申込みは前金（現金・振替・小為替）で本会へ

## 北陸病虫害研究会報

頒価改訂

〔新刊〕

第 24 号	定価 1,500円	送料 120円	1部 1,620円
第 3 号	定価 600円	送料 120円	1部 720円
第 4 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 5 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 7 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 8 号	〃 600円	〃 160円	〃 760円
第 9 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 10 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 11 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 12 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 13 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 14 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 15 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 16 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 17 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 18 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 19 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 20 号	〃 600円	〃 120円	〃 720円
第 21 号	〃 950円	〃 120円	〃 1,070円
第 22 号	〃 1,300円	〃 120円	〃 1,420円
第 23 号	〃 1,400円	〃 120円	〃 1,520円

第 1, 2, 6 号は品切れ

お申し込みは下記へ

北陸病虫害研究会

郵便番号 943-01

新潟県上越市稲田 1 丁目 北陸農業試験場内

## 委託図書

### Plant Protection in Japan, 1976

(英文)

堀 正侃・石倉秀次・安尾 俊・福田秀夫 監修

本宮義一他 6 氏 編集

8,000 円 送料サービス

A 5 判 445 ページ

アジア農業交流懇話会 発行

内容目次

第 1 編 植物防疫の動向

第 1 章 植物防疫 25 年の歩み 第 2 章 病虫害発生予察事業 第 3 章 農林試験研究機関における植物防疫研究活動 第 4 章 大学における植物防疫研究活動 第 5 章 植物防疫関係機関団体 第 6 章 日本の植物検疫活動 第 7 章 植物防疫の分野における日本の国際協力

第 2 編 主要作物の病虫害雑草とその防除

第 1 章 稲作 第 2 章 畑作 第 3 章 野菜・花卉 第 4 章 落葉果樹 第 5 章 カンキツ類 第 6 章 特用作物 第 7 章 飼料作物 第 8 章 林木 第 9 章 特殊病害虫

第 3 編 農業・防除機

第 1 章 農業開発の動向 第 2 章 主要な農業開発 第 3 章 防除機と施用技術

御希望の向きは直接本会へ前金（現金・小為替・振替）でお申し込み下さい。

## 本会発行図書

### 登録農薬適正使用総覧

農林省農蚕園芸局植物防疫課 監修

B 5 判 加除式カード形式 表紙カバー付

昭和 48 年 1～12 月の 1 年間分 8,000 円 送料サービス 好評発売中

昭和 49 年 1～12 月の 1 年間分 9,000 円 送料サービス 同 上

昭和 50 年 1～12 月の 1 年間分 6,000 円 送料サービス 同 上

昭和 48 年 1 月 14 日以降に再登録され、毒性及び残留性に関する試験成績に基づき、その安全性が評価された農薬の再登録年月日、種類名、名称、有効成分の種類及び含有量、適用病虫害の範囲及び使用方法（作物名、適用病虫害名、10 アール当り使用量、希釈倍数、使用時期、使用回数、使用方法）などを詳細にとりまとめた資料

お申込みは前金（現金・振替・小為替）で本会へ

# 使って安心、シェル<sup>®</sup>の農薬

コナガによく効く……………

## ランガード<sup>®</sup> 水和剤

- コナガ、アオムシなどの鱗翅目害虫によく効く、有機燐殺虫剤です。
- 速効性があり効果の持続期間も長く、安定した効きめがあります。
- ちやのチャノホソガ、コカクモンハマキにも効力を発揮します。

野菜害虫防除に……………

## ガードサイド<sup>®</sup> 水和剤

- タバコガ、アメリカシロヒトリなど鱗翅目幼虫にすぐれた効果を示します。
- 人畜毒性は極めて低い安全農薬です。

土壌害虫の総合防除に……………

## ビニフェート<sup>®</sup> 粉 剤

- 畑の起耕前に土壌施用する殺虫剤です。

移植野菜の除草に……………

畑の化粧品

## プラナビアン<sup>®</sup> 水和剤

- 移植直後に施用できます。
- 作物の茎葉にかかっても薬害のおそれがありません。

土壌線虫と土壌病害に……………

## ネマクローペン<sup>®</sup> 油 剤

- 一度の処理で土壌線虫と土壌病害が同時に防除できる省力的農薬です。



シェル化学

東京都千代田区霞が関3-2-5  
札幌・名古屋・大阪・福岡・掛川工場

# 穂いもち

手まきで、長い確実な効果を発揮。

パーッと手軽にまけて、6～7週間の持続効果。粉剤2～3回分に相当する効果を示します。

しかも、安全性が高く安心して使える。

散布適期の幅が広く、稲や他の作物に薬害を起こす心配もなく、また人畜・魚介類にも安全です。

だから…

## フジワン<sup>®</sup>粒剤

<sup>®</sup>は日本農薬の登録商標です。

使用薬量：10アール当り4kg

使用時期：出穂10～30日前(20日前が最適)

予防と治療のダブル効果

### フジワン<sup>®</sup>乳剤

- 空中散布(LVC)に最適です。
- 大型防除機にもピッタリ。



フジワンのシンボルマークです。



日本農薬株式会社

〒103 東京都中央区日本橋1-2-5 栄太楼ビル



は信頼のマーク



予防に優る防除なし  
果樹・そ菜病害防除の基幹薬剤

**キノドール**® 水和剤 40

殺虫・殺ダニ 1剤で数種の剤の効力を併せ持つ

**トーラック** 乳剤

宿根草の省力防除に  
好評!粒状除草剤

**カソロン** 粒剤 6.7

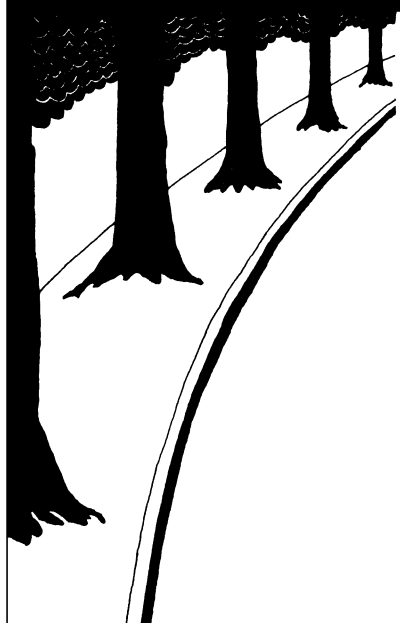
人畜・作物・天敵・魚に安全  
理想のダニ剤

**デデオン** 乳剤  
水和剤

**兼商株式会社**

東京都千代田区丸の内2-4-1

# 緑化樹木の病虫害



## (上) 病害とその防除

●花と緑を守るために…

小林 享夫 著

農林省林業試験場  
樹病研究室長・農博  
カラー図4ページ  
A5判240ページ写真300葉  
定価2,500円(送料実費)

- 樹種別に配列した実用的な構成
- 豊富な写真を使った具体的記述
- 樹種別病名索引・病原体学名索引付

緑化樹木の病虫害⑥害虫とその防除(小林富士雄著)  
は本年9月刊行予定です。あわせてご利用ください。

社団法人日本林業技術協会

