

特集：昆虫ホルモン研究の現状と問題点〔1〕

昆虫ホルモンの働きと昆虫成育制御剤 (IGR)

農林水産省蚕糸・昆虫農業技術研究所 ^{たけ}竹 ^だ田 ^{さとし}敏

少し古い本になるが、「ホルモンとホメオスタシス」(現代の生物学7, 岩波書店)に、ホルモンの定義として、イギリスの生理学者、W. M. BAYLISSとE. H. STARLINGの以下のような文章がある(竹脇・宇井, 1966)。この文章はA. GORNBERGとH. A. BERNによって“Textbook of Comparative Endocrinology”(1962)に引用されているものである。

「腺がそれに特有の物質を形成して血液中に分泌し、その物質がその腺から遠く離れた体内の場所において、ある器官または過程に特殊な影響を及ぼすならば、その腺を内分泌器官と考え、それがつくり出す特殊な物質、すなわちホルモンを、その標的器官(target organ)あるいは過程への化学的伝令(messenger)とみなす。」ホルモンのこの定義は、その後の研究により、いくつかの矛盾点を持つようになってきているが、少なくともホルモンの概念を考える上での基本となるものである。

昆虫ホルモンの研究は、多くの成書にみられるように、1917年のポーランド人KOPEČの脳ホルモンの研究に端を発しているとされる。以来、80年近く経った現在、脱皮ホルモン、幼若ホルモンをはじめ数多くのペプチドホルモンが単離、精製され、その分子構造も明らかにされているが(竹田・木内, 1989参照)、昆虫ホルモン学は、依然昆虫生理学の最も興味深く、かつ重要な学問分野の一つで、多くの研究者が今も精力的に研究を進めている。

本総説では、昆虫ホルモンの相互作用と昆虫発育制御、特に脱皮・変態の基本的メカニズムについてまず述べ、害虫制御を含めた昆虫成育制御へのこれらホルモンの応用の現状と可能性について概観的に述べる。

1 主要な昆虫ホルモン

発育、脱皮、変態、休眠、相変異など昆虫における重要な生理現象のほとんどはホルモンによって支配されている。そのような生理現象に密接に関与している主要な昆虫ホルモンとして、前胸腺から分泌されるステロイド系の脱皮ホルモン(エクジステロイド)、アラタ体から分泌される幼若ホルモン(JH)、さらにこれら両ホルモンの分泌活性の支配に関与する脳から分泌されるペプチド系

のホルモン(いわゆる脳ホルモン)がある。これらのホルモンの最近の研究現状については、本号の他著者の総説を参照されたい。

2 脱皮・変態にかかわるクラシカル・スキーム

昆虫の後胚子発生における脱皮・変態の制御は上記3種のホルモンの相互作用として理解されてきた(図-1)。図-1は、1940年代までの主として実験形態学的手法による研究成果を統合したもので、いわゆるクラシカル・スキームと呼ばれている。すなわち、昆虫の脱皮、変態の決定は以下のようなホルモン機構によってなされると考えられてきた。脱皮は前胸腺から分泌されるエクジステロイドによって誘導される。エクジステロイドの分泌には、脳の神経分泌細胞から分泌される前胸腺刺激ホルモン(ずっと脳ホルモンといわれてきた)による前

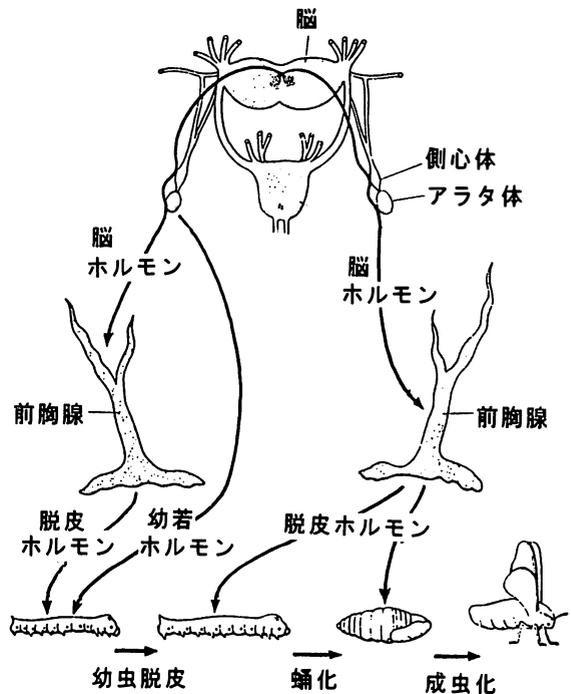


図-1 昆虫の脱皮及び変態を決定するホルモン機構を示す模式図(福田宗一:ホルモンとホメオスタシス, 現代の生物学7, 岩波書店(1966)を一部改変)

Insect Hormones and Insect Growth regulator. By Satoshi TAKEDA

胸腺の活性化が必要である。エクジステロイドによる脱皮誘導の際、JHが十分分泌されている状態では幼虫脱皮が、JHが欠如した状態であれば、カイコなどの完全変態昆虫においては蛹へ、サシガメなどの不完全変態昆虫では成虫への脱皮(変態脱皮)が誘導される。

このクラシカル・スキームには、その後、個々のホルモンの精製、構造決定により、(1)エクジステロイドと脳、エクジステロイドとアラタ体、JHと前胸腺など、脳、前胸腺、アラタ体相互のホルモンを介したフィードバック作用の証明、(2)アラタ体でのJH分泌活性を刺激する脳ホルモン、アラトトロピン、逆に活性を抑制するアラトスタチンなどの発見、さらには(3)卵巣におけるエクダイソンの合成や、卵におけるエクジステロイドの存在のような内分泌器官以外のホルモン生産の証明など、おびただしい知見が加えられてきた。しかしながら、いまだに昆虫の後胚子発生におけるホルモン制御を個体レベルで考える上での基本となっている。

3 第3世代の農薬、昆虫成育制御剤(IGR)

上記のような昆虫の発育制御機構の理解のもとに、外部からホルモンまたはその活性物質、阻害物質を投与することによって、昆虫の体内のホルモンバランスをかく乱させ、厳密にプログラムされている昆虫の成育を改変・致死させる効果的な害虫防除技術、すなわちIGRとしての昆虫ホルモンの利用、を最初に提唱したのがWILLIAMSである。彼は天然有機・無機殺虫剤の第1世代

農薬、有機リン剤、有機塩素剤などの有機合成殺虫剤の第2世代農薬に続く、第3世代の殺虫剤としてJHに対して世間の注目を喚起した(WILLIAMS, 1967)。その理由として、(1)昆虫に特異的なホルモンであるから、人や他の生態系に安全であること、(2)昆虫自身の生体物質であるホルモンに対しては抵抗性が発達し得ないなどの利点をあげた。JHより以前に化学構造が決定されていたもう一つの昆虫ホルモンである脱皮ホルモンが水溶性であり、クチクルで覆われた昆虫表皮は浸透しないのに対し、JHは脂溶性で容易に昆虫体表から体内に到達し、作用を及ぼす点でも着目された。

IGRとは、現在では、農薬としての使用を前提に昆虫における正常な成長・発育を妨げる化合物の総称で、(1)昆虫の正常な変態を阻害する昆虫ホルモン活性物質あるいはその類縁化合物と(2)脱皮阻害作用を引き起こすキチン阻害剤などの脱皮阻害物質とに大別されている(RETNAKARAN et al., 1985)。

昆虫ホルモン活性物質という前者のカテゴリーに入るものとして、近年発見された合成脱皮ホルモンRH-5849があるが、その作用と問題点については前稿でまとめているので(竹田ら, 1991)、以下では、わが国で既に農薬登録されている、あるいは農薬登録が間近い主要な幼若ホルモン類縁体(JHA)について紹介したい。

4 IGRとしてのJH活性物質

(1) メトプレン(methoprene)

多くの化学合成JHAの中で商業的に重要なものはメトプレン(methoprene)、トリプレン(triprene)、ハイ

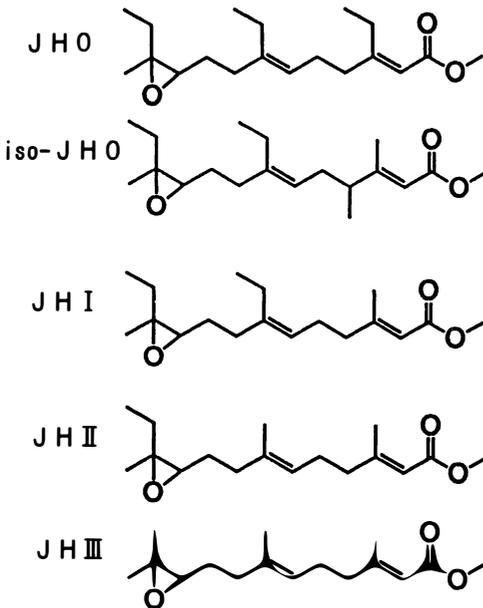


図-2 5種の幼若ホルモン

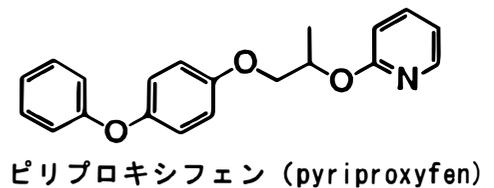
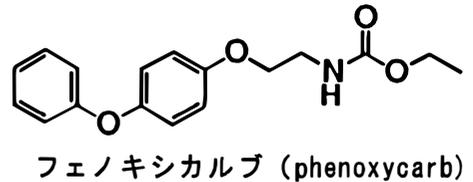
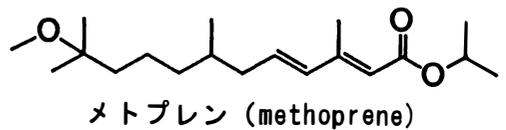


図-3 主要幼若ホルモン類縁体(JHA)の構造

ドロブレン (hydroprene), キノブレン (kinoprene), epofenonane, フェノキシカルブ (phenoxy carb), phenylgeranyl ether, などがあげられる (RETNAKARAN et al., 1985)。メトブレンは JH 系殺虫剤のリード化合物として、多くの昆虫種でもっとも詳細に作用機構が調べられているが、衛生害虫であるカ、ハエなどの双翅目昆虫の防除、特に幼虫に対して高い変態阻害・致死効果を持っている。種々の害虫、各種発育ステージにおける作用については、波多腰・中山 (1987) の総説に詳しく報告されているので省略し、メトブレンが IGR として有用昆虫に対する用途の一つとして実用化されたカイコの増繭効果について若干触れてみる。

増繭剤としてのメトブレンは「マンタ」という商品名で 1978 年に大塚化学薬品から売り出された。5 齢 (終齢) に脱皮して 48~60 時間後に「マンタ」の 500 倍液をカイコの体表に噴霧することによって吐糸の開始が一日遅れ、5 齢期間が約一日延長する。結果として食べる桑の量は増えるが、幼虫の巨大化が起こり繭重も 10% 前後増大し、生糸量もそれに従って 2% ほど増える。「マンタ」は一時は、IGR として農家におけるカイコ総飼育量の 5~6.5% 程度まで普及したが (農蚕園芸局, 1980~1985), 養蚕業の衰退とともに、試験研究用の使用にとどまってきている。

(2) フェノキシカルブ (phenoxy carb)

フェノキシカルブはロッシュ・グループのスイス、トクダー・アールマーグ社が 1977 年に開発した JHA で、その 25% 水和剤がインセガー剤である。わが国では、平成 2 年 11 月に農薬登録され、ナシのシンクイムシ類や茶のチャノホソガ等の鱗翅目害虫さらにはカンキツのヤノネカイガラ等カイガラムシ類を選択的に殺し、多くの天敵類には安全性が高いとされている。

依然、養蚕業が根強いわが国でのインセガー剤の使用は思いがけない波紋を引き起こした。1992 年、群馬、長野、山形、福島各県の養蚕農家において、5 齢の熟蚕期になっても吐糸を開始せず、2 週間以上餌を食べ、しかも一向に繭を作らない蚕、いわゆる不吐糸蚕、が出現し農家に打撃を与えた。この原因としてインセガー剤が疑われた。その背景には、1986 年から 88 年にかけて北イタリア、南フランスの養蚕農家で、農薬として使用されたフェノキシカルブ剤が原因と思われる不吐糸蚕が多発し、その地域の養蚕業は壊滅的被害を受けたという事実があった。

蚕糸・昆虫農業技術研究所では、1992 年と 1993 年にインセガー剤のカイコに対する作用を県と共同で全国規模で試験し、蚕の不吐糸蚕の出現におけるインセガー剤

の影響を検討した。その結果、(1) 終齢期である 5 齢期がもっとも感受性が高いこと、(2) 10^{-12} ~ 10^{-10} という極端ともいえる低濃度のインセガー液でも、これに浸した桑葉を 5 齢期前半に給与すると変態が阻害され不吐糸蚕が誘導されること、などが明らかになった。これらの結果から養蚕農家で発生した不吐糸蚕の原因がインセガー剤によるものであるとは断定できなかったが、1992 年 11 月、行政指導により製造業者がインセガー剤の販売を自粛してからは、不吐糸蚕の被害は発生していない。

(3) ラノー乳剤 (ピリプロキシフェン: pyriproxyfen) とピリダジノン系 JHA

① ラノー乳剤

ラノー乳剤は住友化学工業 (株) で開発された JHA ピリプロキシフェンを 10% 含む薬剤で、わが国における農薬登録も間近い段階になっている。ピリプロキシフェンの鱗翅目昆虫ハチミツガに対する変態阻害活性をメトブレンに比較すると、 10^5 のオーダーで強い。対象害虫としては、ミナミキイロアザミウマ、カイガラムシ類、キンモンホソガ、オンシツコナジラミが挙げられている。このうちでも、ミナミキイロアザミウマは露地栽培ナスの難防除害虫であるが、ラノー乳剤はミナミキイロアザミウマに対して強い羽化阻害、殺卵作用を示すのに対

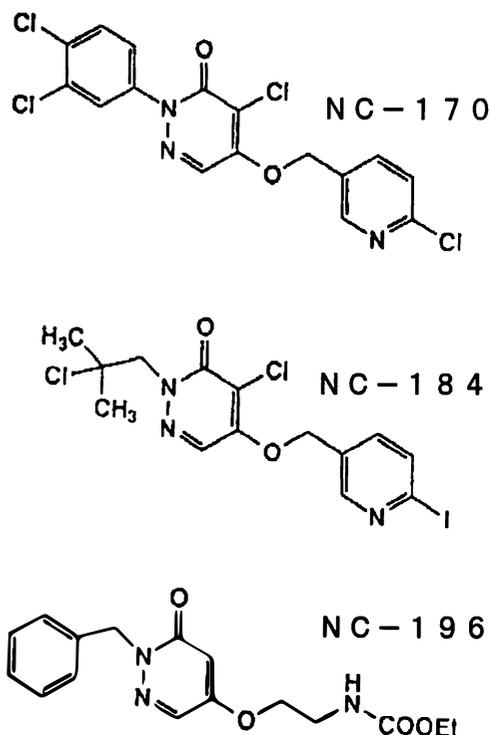


図-4 ピリダジノン系幼若ホルモン活性物質

し、その重要天敵であるヒメハナカメムシには悪影響を及ぼさない(永井, 1991)。この結果は、さらに大規模な圃場試験でも確認され(日本植物防疫協会, 1993)、JHAの特徴の一つである高い選択性を利用した総合防除体系の構築が期待されている。

② ピリダジノン系 JHA

日産化学工業(株)がピリダジノン系除草剤であるノルフラゾンにリード化合物として構造変換したものから発見した。これまでの JHA とは異なる、新規の化学構造を持っている点で興味深い。当初発見された NC-170, NC-184 は半翅目昆虫、ウンカ、ヨコバイ類に対し、選択的に表皮のメラニン化とともに、過剰脱皮幼虫の出現などの変態阻害・致死作用を引き起こした(三宅・小倉, 1992)。さらに、新しい化合物、NC-196 ではウンカ、ヨコバイ類だけでなく、鱗翅目昆虫にも強い変態阻害作用を示し、同時にトビロウンカに対しては殺卵作用も持っていた(MIYAKE et al., 1994)。これらのピリダジノン系 JHA には、野外における残効性が長いという特徴があり、海外から飛来した次々世代が大きな被害をもたらすトビロウンカに対し効果のある薬剤と期待されている。

ラノール剤、ピリダジノン系 JHA とも予備的試験においてはカイコに対する比較的強い変態阻害作用を持っていると聞いている。カイコは絹生産を高める方向で、

2000 年以上という長期間にわたって人為的にとうたされてきた家畜の昆虫であるため、農薬等の薬物や不良環境に対し感受性が非常に高い。今後 JHA を農薬として用いようとする場合、天敵など有用動物に対する作用も十分に調査・把握する必要があることを示唆している。

ともあれ、わが国においても難防除害虫をターゲットに JHA はこれから大いに囑望されている。

WILLIAMS の提起から既に 4 半世紀が経過した。

引用文献

- 1) 波多腰信・中山 勇 (1987): 植物防疫 41: 339~347
- 2) 三宅敏郎・小倉友幸 (1992): 農業学雑誌 17: S 231~240
- 3) MIYAKE T. et al. (1994): Abst. Brighton Crop protection Conference. 59~66.
- 4) 永井一哉 (1991): 応動昆 35: 283~289.
- 5) 日本植物防疫協会 (1993): ラノール剤特別連絡試験成績 89 pp.
- 6) 農林水産省農蚕園芸局 (1980~1986): 蚕業に関する統計.
- 7) 農林水産省蚕糸・昆虫農業技術研究所 (1992): 蚕桑術協力試験成績集 pp 273~310.
- 8) ——— (1993): 同上 pp 101~121.
- 9) RETNAKARAN A. et al. (1985): Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology vol. 12, Pergamon Press. pp. 529-601.
- 10) 竹田 敏ら (1991): 植物防疫 45: 153~156.
- 11) ———・木内 信 (1989): 蚕糸技術 138: 20~26.
- 12) 竹脇 潔・宇井信生 (1966): 現代の生物学 7「ホルモンとホメオスタシス」(岩波書店) pp. 1~21.
- 13) WILLIAMS C. M. (1967): Sci. Am. 217: 13~17.

日本植物防疫協会の生物農薬関連図書

「生物農薬開発の手引き」

B5 判 111 頁 定価 2,000 円 送料 310 円

生物農薬の実用化促進に社会的な期待が寄せられており、行政面でも農薬登録のガイドライン(微生物農薬検査基準)の検討が進められている。当協会でも「生物農薬検討委員会」を設置し、適切な試験研究をすすめるための諸問題の検討を始めた。本書はその事業の一環として作成されたもので、これまでの知見や議論を集約し、開発や試験研究の参考とすべく資料を集成し、解説を加えたものである。

雑誌「植物防疫」特別増刊号 No.2

「天敵微生物の研究手法」

B5 判 222 頁 定価 3,000 円 送料 140 円

生物農薬の中で一番研究開発の進んだ天敵微生物について、その採集から各種実験法までを詳しく解説。

「天敵農薬」

—チリカブリダニその生態と応用—

森 樊須(北海道大学名誉教授) 編

A5 判 130 頁 定価 2,400 円 送料 310 円