The society of Urban Pest Management, Japan

家屋害虫 Vol. 22, No. 2, pp. 68－80, 2000年12月

＜講　座＞

昆虫のホルモン

田　村　正　人[1)]

Insect Hormone

Masato TAMURA

1. ホルモンの定義

ギリシャ語の horman（「刺激する」意）に由来するホルモン（hormone）とは，「生体内の特定の器官で生産され，特別の管（duct）をもたず，体（血）液に直接送り込み，別の組織（標的器官）に運ばれ，微量で特殊な著しい生理作用を示す物質」と定義される（竹脇1951，石井1969，Wigglesworth 1970，玉虫ら1973）。このような現象を内分泌（internal secretion），その分泌器官を内分泌器官（endocrine organ あるいは organ of internal secretion），または内分泌腺（endocrine gland）といい，このような学問領域を内分泌学（endocrinology）と呼んでいる。この定義に従えば昆虫ホルモン（insect hormone）とは昆虫の体内で生産（分泌）されるホルモンに限られるから昆虫以外から発見されている物質はすべて，昆虫ホルモンと同一の構造や生理活性を有していても昆虫ホルモンとは言わずに mimic（模倣化合物）と呼んで区別される。

Schmialek（1961）はチャイロコメノゴミムシダマシ *Tenebrio moritor* の糞から，farnesol，farnesal を単離し，これが幼若ホルモン（Juvenile hormone）活性をもつことを発見した。farnesol（**図1**）はシクラメン，レモングラスなどの植物油中にも含まれている。これを Phyto-juvenoids と呼んで，昆虫起源の幼若ホルモンとは区別している。

また，植物のトガリバマキ *Podocarpus nakaii* の葉から分離した ponasterone A，B，C，D（Nakanishi ら1966）や，ヒナタイノコズチ *Achyranthes fauriei* の根から分離した inokosterone および iso-inokosterone にも昆虫変態活性のあることが認められ，iso-inokosterone は ecdysterone と同一物質であることが判明した（竹本1967）。これらは植物エクジステロイド（phytoecdysteroids）と総称されている。

さらに，ウシ（牛），ブタ（豚）の脳その他の臓器から昆虫脳由来のホルモンと同じ性質をもった物質が発見された（宇尾1971）。これらの動物起源のホルモンも昆虫ホルモンではない。もちろん近年話題の環境ホルモンは「外因性内分泌攪乱化学物質」であるからホルモンではない。

ところで，「ホルモン」の用語は植物学の分野でも広く使用されているが（例えば倉石1976*），植物には，作用物質を生産・分泌する特定の器官・組織はなく，作用物質を運ぶ循環系を持たず，さらに限定された標的器官（受容器）もないので，ここに定義したホルモンにはあてはまらない。いわゆる植物ホルモンとしては auxin，gibberellin，cytokinin，abscisic acid，ethylene などが知られている。

2. 昆虫内分泌学の幕開け

人類が初めてホルモンに気付いたのはいつごろかは定かでないが，すでに紀元前4～5世紀にギリシャの名医 Hippocrates（B.C.460～377）や哲学者の Aristoteles（B.C.384～322）は生体の機能を内部でコントロールするものがあることを予言していたという。

19世紀の半ばごろ，鳥の睾丸から分泌され血液中を循環する物質に雄性化する効果のあることが発見された。くだって，わが国の高峰譲吉が Adrenalin を結晶形で取り出すことに世界で初め

1) 東京農業大学

* 倉石晉（1970）植物ホルモン，東京大学出版会，東京，142 pp.

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

て成功したのは約100年前の1901年のことである。

昆虫の内分泌に関する研究は，1917～22年，ポーランドのカペッチ（Kopeć）によって始められ，昆虫にもホルモンの存在することが暗示された。それはマイマイガ *Limantria dispar* 幼虫を体の中央部で結さつ（紮）すると，体の前半部は普通に蛹化したが，後半部は蛹化しないで幼虫の形のままであったし，また成熟幼虫から脳を摘出すると蛹化が阻止されたのである。以上の実験からカペッチは，脳が成長と変態に必要なホルモンを分泌していると結論した。当時としては，脳といえば神経機能の中枢としての認識が強く，脳がホルモンを分泌するということは信じがたいことであった。しかしこの画期的な研究によって昆虫内分泌学の幕開けとなったのである。以下，黎明期の昆虫ホルモン研究の略史について述べる。

1931年，Hachlow は，チョウ（蝶）の蛹の胸部には，なにか成虫化促進の中心があることを示した。

1934年，Wigglesworth は，アフリカ産の大きな吸血昆虫オオサシガメ *Rhodnius prolixus* を用いて，断頭や接ぎ合わせ法（パラビオシス）を行ない，継頭によって脱皮が抑制されること，これを正常個体と接ぎ合わせれば脱皮が回復することなどから，脳の付近より脱皮ホルモンが分泌されると考え，脱皮ホルモンの分泌源をアラタ体（corpus allatum）に帰した。また，アラタ体の分泌するホルモンに幼若ホルモン（Juvenile hormone，JH と略す）と名付けることを提案した。

1935年，Frankel は，クロバエの1種 *Calliphora erythrocephala* 幼虫の囲蛹殻（**図2**）形成は，脳付近で分泌されるホルモンの支配を受けることを示した。

1937年，Bounhiol や，Fukuda（福田宗一）が，アラタ体は幼虫脱皮に必要な器官であり，カイコ *Bombyx mori* の幼虫からアラタ体を取ると，早熟的に変態した小さな蛹ができることを明らかにした。

1938年，Hanström によって，脳の神経細胞の或るものが腺性であることが認められ，Bodenstein によって，成虫化ホルモンは前胸腺（**図3**）から分泌されることが再確認された。

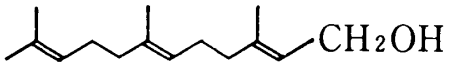


図1　ファネルゾールの構造

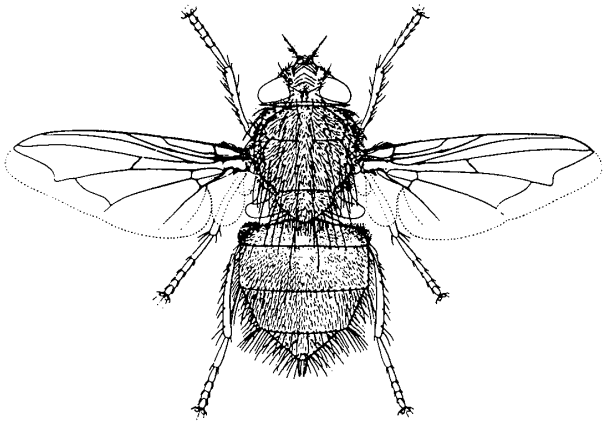


図2　クロバエの形態（Smith 1973）
上：成虫，下：蛹

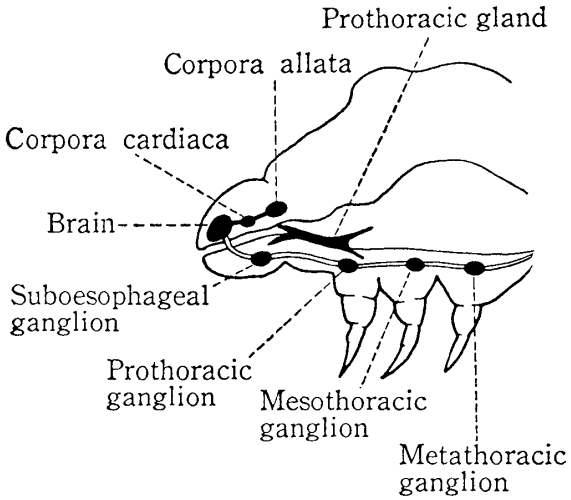


図3　前胸腺の位置を示す概略図

1940年，Wigglesworth も，脱皮ホルモンの分泌源は脳間部にある神経分泌細胞群であることを

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

確認した。同年，Fukudaによってカイコにおける蛹化ホルモンと脱皮ホルモンの直接の分泌源は共に前胸腺（prothoracic glands）であることが証明された。さらに，アラタ体摘出や幼虫の結さつ実験の結果，幼虫脱皮が前胸腺とアラタ体との協同によってひき起こされると結論した。

1941年，成虫化ホルモンも前胸腺から分泌されることが明らかにされ，蛹化・成虫化は前胸腺ホルモンの単独作用によるもので，幼虫脱皮は前胸腺・アラタ体両者のホルモンの協同の結果起こることが立証され，多くの昆虫でこれが確められるに至った。

1947年，FukudaとWilliamsは各々，脳ホルモン分泌や脳ホルモンと前脳腺との関係について決定的な証明を与えた。彼らは，休眠蛹では脳が分泌活動を停止していること，休眠がさめて温度が高くなると，まず脳がホルモンの分泌を開始し，そのホルモンによって前胸腺が活性化されて自らの分泌を始め，その結果成虫化が解発されることを明らかにした。こうして，脳による前胸腺刺激ホルモン（prothoracotropic hormone，略してPTTH）分泌，前胸腺ホルモンとアラタ体ホルモンとの協同による幼虫脱皮の誘起，前胸腺ホルモンの単独による蛹化・成虫化の誘起，という昆虫変態（metamorphosis）ホルモン機構の3つの軸が明確となったのである（安松1944，市川1950，福田・日高1959，日本比較内分泌学会1976，日本動物学会1977）。

3. ホルモンの証明

1) 分泌器官の除去

① 結さつ法

最も普通に行なわれる方法で，くくりつけ法（ligaturing）ともいう。絹糸で体の一部をしぼることにより体液の流れをとめると，ホルモン分泌器官を含む部分は変態を進行するが，分泌器官を含まない部分はもとのままである。もちろんホルモンの分泌時期によって結さつの結果は異なる。すでにホルモンが分泌し，体内に運ばれた後に結さつを行なっても体の両部分は変態が進行する。また，ホルモンの分泌が未だ行なわれず成育過程で摂食が盛んに行なわれているような時期の結さつは，体の両部分とも変態の進行は見られず，死亡してしまうから，ホルモン分泌の始まる臨界期に結さつしなければならない。チョウ目（Lepidoptera）の幼虫では摂食が終り吐糸を始めた時がこの時期に相当する。幼虫は摂食が終り，消化管の中はすでに空になっているので生理的な機能の阻害はない（**図4**）。

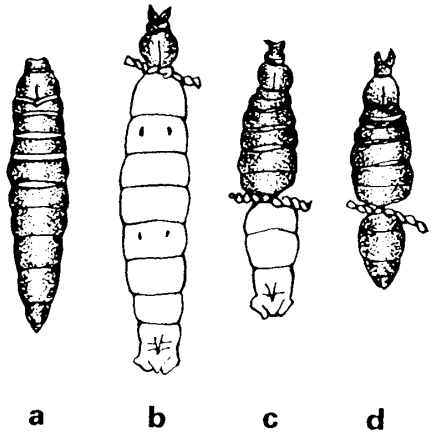


図4 結さつによるホルモンの証明（福田 1951）
a：頭部を切断しても胴体は蛹となる。b：中胸と後胸との間でしばると，前部は蛹となるが，後部は蛹とならない。c：第5，第6腹節間でしばると，前半部は蛹となる。d：腹部後端にあらかじめ前胸腺を移植してから第5，第6腹節間でしばると，前・後部ともに蛹化する。

断頭（decapitation）も結さつ法と同じようによく用いられる手法である。この場合には結さつを行なってから断頭するのがよい。

② 切り取り法

ホルモン分泌に関与すると推定される器官を切り取る方法で，結さつ法よりさらに研究の範囲をしぼってゆく場合に常用される手段である。体の一部分を切り取る場合，1個体からは幾つも切り取らず，原則として1手術は1個だけにとどめる。そうでないと出血が多くなり手術の成功率は低下する。切り口にペニシリンを塗布すると死亡率は減少する。摘出法（extirpation）ともいう。

③ 焼きつけ法

体のある部分を焼きつけて，組織をこわしたり，働きを失わせたりする方法である。ごく小さな部分は切り離すことができにくいので，焼きつけ法によるのがよい。出血が殆んどなく，成功率も高い。幼虫を左手に持ち，針の先をランプで真赤に

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

熱し，すばやく目的の部分を焼きつける。針の先を皮ふに押しつけただけでは充分に焼けないので，さし込むようにする必要がある。焼灼法（cauterization）ともいう。

2) ホルモンの導入

① 植えつけ法

最も普通に用いられる方法である。すなわち，ホルモン分泌をつかさどると考えられる組織や器官を取り出して，ホルモン分泌の臨界期前の他個体に移殖し，移殖された個体の形態および生理的な変化によりホルモンの分泌器官であるか否かを判定確認する。

② 体液の注入

一方の個体から体液を採り，あらかじめ体液を取り除いた他方の個体に注入する，体液の交換法である。体液の交換注入は，その時の体液に含まれているホルモンだけを注入するにすぎないこと，注入されたホルモンはマルピギー氏管（malpighian tube）の排泄機構により速やかに体外に排出されるなどの不利な点があるので，ホルモンの定性的研究にしか利用できない。

③ 接ぎ合わせ法

パラビオシス（parabiosis）ともいう。体の全部または一部をパラフィンで接ぎ合わせ，血液を互いに交流させることにより，ホルモンの影響をみようとする方法である。2個体以上を接ぎ合わせることもあり，成功にはかなりの熟練を要する（**図5**）。運動のはげしい昆虫では接ぎ合わせることができない。一般には食物を摂取しない蛹や休眠期に実施するか，表皮のかたい昆虫が適する。蛹の場合は蛹化後数時間以内に行なう。長所は，ホルモン分泌の器官が完全に個体内に残されているため，接ぎ合わされた個体のホルモン量の増加が移殖法にくらべて速やかなことである。

このほか，プラスチックの管で接ぎ合わせる方法もある（**図6**）。

3) ホルモンの生物検定

昆虫ホルモンの定量には通常，生物検定法（bioassay）が用いられる。エクジソンの定量では，クロバエ老熟幼虫の分離腹部に注射して囲蛹殻の形成を誘導し活性を判定する方法が広く用いられる。この検定法をクロバエテスト

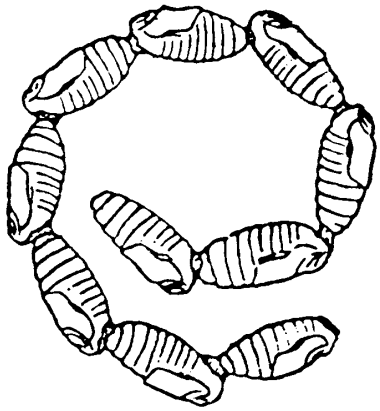


図5 接ぎ合わせ法（Wigglesworth 1954）

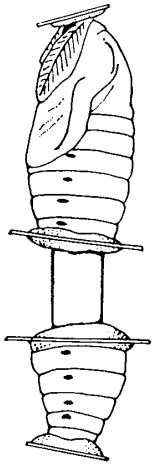


図6 プラスチックによる接ぎ合わせ（Williams 1947）

（Calliphora test）と呼んでおり，クロバエ単位（Calliphora Einheit）は供試虫の50～70％を蛹化させる物質の量でC.E.と略される。囲蛹殻とは，ハエ類（Diptera）の老熟幼虫の表皮が蛹化時に脱ぎ捨てられることなく硬化・着色して内部の蛹体を保護する構造をいう（梅谷1951，Wigglesworth 1955，森1970，日本比較内分泌学会1976，日本動物学会1977，吉武1980）。

4) ホルモンの抽出

カイコの血液からエクジソン類を抽出する方法について述べる（普後1976）。

4齢起蚕以後，毎日雌個体より血液を採取し，分析時まで－20℃に保存しておく。各時期とも血液は80～150c.c.を集め，血液中のチロシナーゼ活性を抑えるため phenyl-thiourea を少量加え，氷冷下で採血する。

血液を室温で溶解後，10倍量のアセント：エタノールを1：1に加え，この操作を3回くり返し

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

て抽出する。アセント：エタノールの抽出液をあわせ25～30℃の恒温槽中で減圧乾固し，残査を次の操作に供する。

残査に70%メタノールと石油エーテルを同量ずつ加え，石油エーテル層に脂質類を移行させる。分液ロートで石油エーテル層とメタノール層を分別し，70%メタノール層を次の操作に供する。つまり，70%メタノール層を30～35℃恒温槽中で蒸発させ残査を得る。この操作を3回くり返し，ブタノール抽出液をあわせてエクジソン類抽出液とする（**図7**）。

この抽出液を減圧乾固後，0.1～0.5mℓの滅菌蒸留水に再溶解させ，生物検体に供する。抽出物は1頭当たり20μlをマイクロシリンジで注射する。

4. 昆虫ホルモンの分類

昆虫の分泌しているホルモンは，二つのグループに大別できる。一つは神経分泌細胞（neurosecretory cell）の分泌する神経ホルモン（neuro-hormone）で，いずれもペプチド（peptid）である。これらは神経分泌細胞で合成され，側心体（corpus cardiacum）に貯蔵され，主として神経血管器官（neurohaemal organ）を経て血中に分泌される。前胸腺刺激ホルモン，休眠ホルモン，羽化ホルモン，囲蛹殻形成ホルモン，脂質動員ホルモン，高血糖ホルモン，利尿ホルモン，神経ホルモンDなどが知られている。

もう一つは上皮系内分泌器官（epithetium secretory organ）で合成される末梢ホルモン（peripheral hormone）で，セスキテルペン（sesqui terpene）の幼若ホルモンと，ステロイ

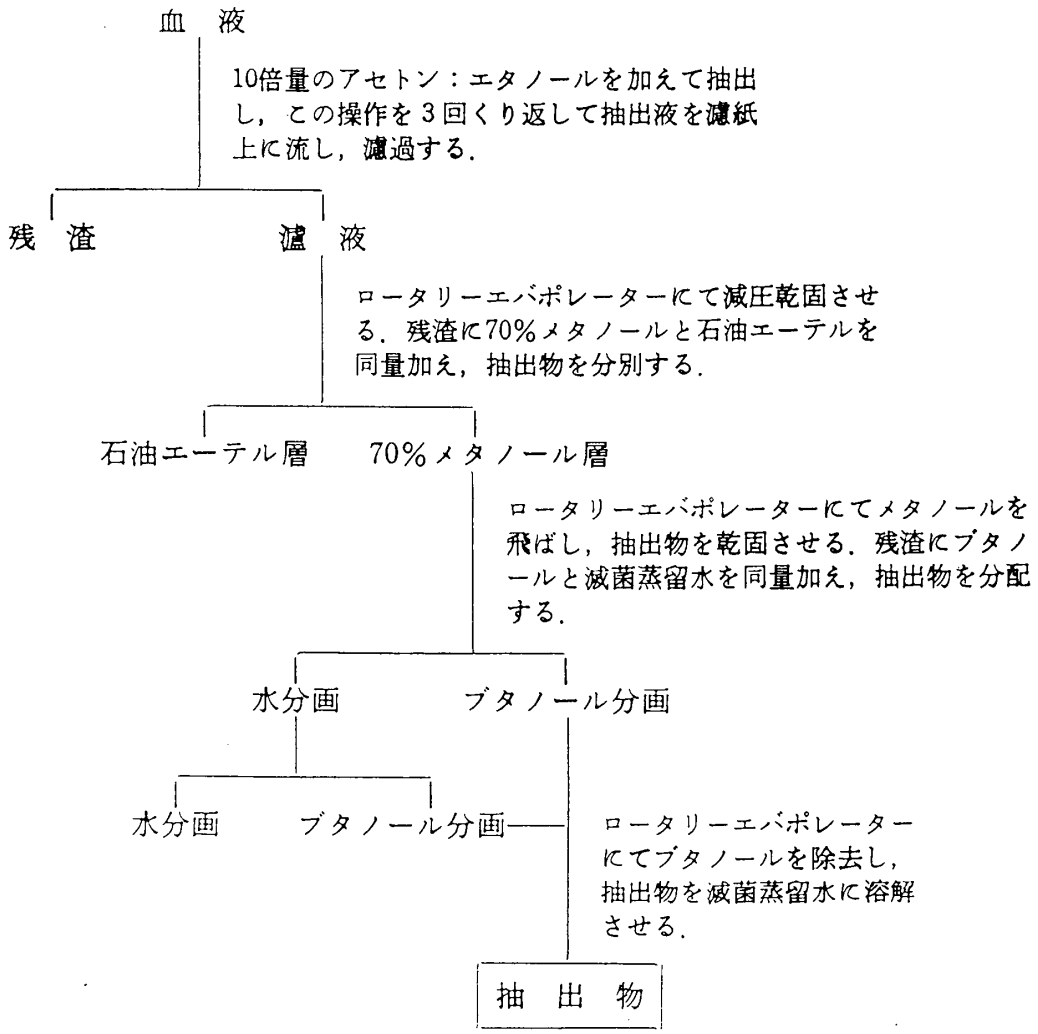


図7　エクジソン類の抽出法（晋後 1976）

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

ド（steroid）の脱皮ホルモン（moulting hormone）である（山下1986）。

1） 神経ホルモン

① 前胸腺刺激ホルモン

従来は脳ホルモン（brain hormone）と呼ばれていたもので，活性化ホルモン（activation hormone）あるいは脱皮刺激ホルモン（ecdysiotropin hormone）ともいう。

PTTHには2種類あることが知られている。そのうち，分子量4,400（4kPTTH）はヒマサン *Philosamia cynthia ricini* の除脳蛹を羽化させることはできるが，カイコの除脳蛹を羽化させる能力はない。一方，分子量22,000（22kPTTH）はカイコに対しては活性を示すがヒマサンには効果がない。

② 休眠ホルモン

休眠ホルモン（diapause hormone，DHと略す）は，カイコの食道下神経節（咽喉下神経節，sub-oesophageal ganglion）の神経分泌細胞から分泌され，カイコの卵休眠の決定にあずかるホルモンである（長谷川1959，福田1966，園部1979）。

分子量が約3,000と約2,000のペプチドに分けられており，高分子量成分をDH-A，低分子量成分をDH-Bと命名されている。また，アミノ酸組成はDH-Aが15種（リジン，アルギニン，アスパラギン酸，トレオニン，セリン，グルタミン酸，プロリン，グリシン，アラニン，バリン，イソロイシン，ロイシン，チロシン，フェニルアラニン，トリプトファン）と2種のアミノ糖（グリコサミン，ガラクトサミン）である。DH-Bにはアミノ糖は含れず15種のアミノ酸のみである。休眠活性はAよりもBの方が高い（磯部・後藤1979）。

③ 羽化ホルモン

羽化ホルモン（eclosion hormone，EHと略す）は，昆虫の脳および胸部神経節（thoracic ganglion）の神経球（ganglion）から分泌されるホルモンで，成虫の羽化行動を開始させる。分子量は約8,000のペプチドで，アミノ酸の配列は次の通りである。

H-Ser-Pro-Ala-Ile-Ala-Ser-Ser-Tyr-Asp-Ala-Met-Glu-Ile-

羽化ホルモンは，昆虫の中枢神経系（central nerve system，CNSと略す）に作用して行動の引き金を引くことによって蛹の殻を破って羽化が起こるのである。

④ 囲蛹殻形成ホルモン

クロバエの脱皮直後の表皮は軟らかく渋い色をしているが，数時間で硬くなり着色する。この表皮の着色・硬化（secletization）をもたらすホルモンを囲蛹殻形成ホルモン（pupariation hormone，PHと略す），またはバーシコン（bursicon）ともいう。bursiconはギリシャ語のbursikos（タンニング tannig）に由来している。このホルモンは，脳の神経分泌細胞とか腹部神経節（abdominal ganglion）の神経分泌細胞から分泌される。分子量は約4万である。

⑤ 脂質動員ホルモン

脂質動員ホルモン（adipokinetic hormone，AKHと略す）は，側心体の分泌細胞より分泌されるホルモンで，血液中にグリセリド（glyceride）を供給し，合わせて筋肉（muscle）での脂質（lipid）の代謝を促進する作用をもっている。AKHがホルモン活性をもつためには，アミノ酸が8個以上必要で，次のような配列がよい。

PCA-Leu-Asn-Phe-Thr-Pro-Asn-Trp-Gly-Thr-NH_2（AKH）

⑥ 高血糖ホルモン

側心体から分泌され血液中のトレハロース（trehalose）濃度を高める代謝調節ホルモンでhyperglycemic hormoneまたはトレハラゴン（trehalagon）という。

分子量は約1,500で，Asp，Ser，Glu，Pro，Gly，Ala，Val，Leu，Lysから構成されている。

⑦ 利尿ホルモン

マルピギ管による水分排出を促進するホルモンで，利尿ホルモン（diuretic hormone）と名づけられる。オオサシガメの中脳神経節が分泌する利尿モルモンの分子量は6万と2,000の2種類のペプチドで，全活性の90％は高分子のペプチドにみられる。バッタ *Locusta migratoria* の側心体からは分子量1,000～6,000の1種類の利尿ホルモンが抽出されている。

⑧ 神経ホルモンD

昆虫の心臓の拍動を高めるホルモンで，脳―側

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

心体あるいは腹部末端神経節から分泌される。次の2種類のペプチドが単離され，アミノ酸配列が決定された。

ペリプラネチンCC-1

pGlu-Val-Asn-Phe-Ser-Pro-Asn-Trp-NH_2

ペリプラネチンCC-2

pGlu-Leu-Thr-Phe-Thr-Pro-Asn-Trp-NH_2

ペリプラネチンはワモンゴキブリ *Periplaneta americana* の学名に因んで名付けられたものである。

2) 末梢ホルモン

上皮系の腺細胞から分泌されるホルモンをまとめて末梢ホルモンと呼ぶ。このグループに属する昆虫ホルモンは，ステロイドの脱皮ホルモンとセスキテルペンの幼若ホルモンである。また，脱皮ホルモン活性をもつステロイドを総称してエクジステロイド（ecdysteroids）と呼び，幼若活性物質をジュベノイド（juvenoids）と呼ぶ。

脱皮ホルモンはエクジソンと呼ばれ，前胸腺から分泌する。幼虫が脱皮をすると次の齢の幼虫になるか，あるいは蛹に変わる。それを決めるのはアラタ体から分泌される幼若ホルモンである。エクジソンによって脱皮が起こるときに，血中の幼若ホルモン濃度が高ければ幼虫をくり返すし，低くなると蛹になり，さらに成虫に羽化する。若齢幼虫でもアラタ体を除去してしまうと次回の脱皮で蛹になってしまい，終齢幼虫にアラタ体を移植してやると，過剰脱皮を起こして，もう1回幼虫をくり返すことになる。

① 脱皮ホルモン

脱皮ホルモン（molting hormone, ecdysteroids）は前胸腺より分泌される。

Butenandt & Karlson（1954）は，カイコ雄の蛹1,000kgから250kgの針状の前胸腺ホルモンを結晶として得ることに成功し，化学式 $C_{27}H_{44}O_6$ から成るこの物質にエクジソン（Ecdysis 脱皮の意）と名づけた。結晶エクジソンはクロバエテストで0.0075μgの微量でホルモン活性を示した。エクジソンは2成分（α-エクジソンとβ-エクジソン）の混合物で，β体はα体の2倍もの効力がある。β-エクジソンは，α-エクジソンのC-20位にOH基を1個余分にもつ構造で，現在はα-エクジソンを基本としてエクジソンと呼び，β-エクジソンを20-ヒドロキシエクジソン（hydroxyecdysone）と呼んでいる（**図8**）。

② 幼若ホルモン

幼若ホルモンはアラタ体より分泌される。

Röller ら（1967）はセクロピア蚕 *Hyalophara* (*platysamia*) *cecropia* 蛹の腹部から300μgのホルモンを分離，構造を決定し，これにJH-IおよびJH-IIと名づけた。つづいて第3の幼若ホルモン（JH-III）をタバコスズメガ Manduca sexta から得た（**図9**）。ただし，昆虫の種によってこれら3種のホルモンの比率が異なっている。すなわち，セクロピア蚕からはJH-IとJH-II，タバコスズメガからはJH-IIとJH-IIIが生産される。しかも，JH-IIIはJH-IIやJH-Iに比べて，その作用力（幼若ホルモン活性）が低いのである。

5. 昆虫ホルモンの分泌腺

1) 前 胸 腺

昆虫の前胸腺は1種類の分泌細胞からできており，よく発達した滑面小胞体，ミトコンドリア，

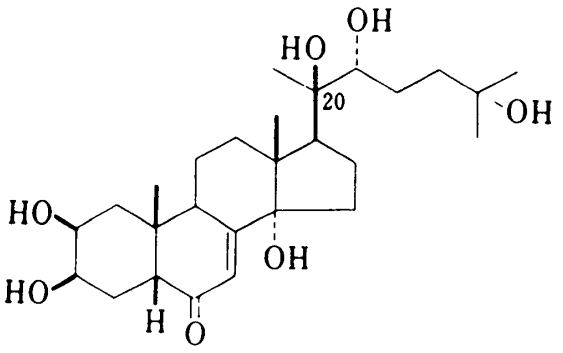
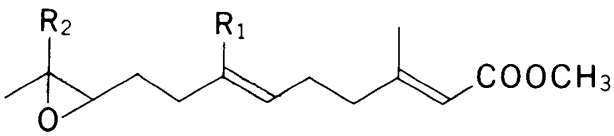


図8　20-ヒドロキシエクジソンの構造



種類	R_1	R_2
JH-Ⅰ	C_2H_5	C_2H_5
JH-Ⅱ	C_2H_5	CH_3
JH-Ⅲ	CH_3	CH_3

図9　幼若ホルモンの構造

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

ゴルジ装置を有し，これらはステロールを大量に合成し分泌している細胞の所見によく一致している。

チョウ目の前胸腺は，かなり大きな細胞から構成されていて，モンシロチョウ *Pieris rapae crucivora* では体重0.17mgの１齢幼虫が443mgの前蛹に成長するのに伴って前胸腺も900倍になる。これは幼虫期の，きわめて早い時期に細胞分裂が止まり，その後は細胞容積が増大するためである。前胸腺の細胞容積の増大に伴い，核の容積も増大する。モンシロチョウでは１齢幼虫の14μ^3から蛹の953μ^3増大する。カイコの前胸腺は，前胸気門の内側につく主部（幹部ｓ）と，ここから頂部に向って気管の間をぬってのびる枝（前枝ａ・中枝ｍ・後枝ｐの３部から成り，前枝および後枝はさらに分枝する）および不整形大型の枝を含む細胞から構成されている（**図10**）。

前胸腺は，羽化の直前か，または羽化後の，種によって定った時期に崩壊し消失するので性的に成熟した成虫は再び脱皮することがない。この前胸腺の崩壊現象を programmed cell death といい，トンボ（Odonata）では幼虫脱皮後３時間以内に退化が始まり，ハサミムシ（Dermaptera）では幼虫脱皮の24時間も前から崩壊が始まり，２日かかって終了する。オオサシガメでは，幼虫脱皮後48時間以内に消失する。

2) アラタ体

アラタ体（corpus allatum）の allatum はラテン語の「運ばれた」の意であるが，一対あるのが普通なので複数形の corpora allata が一般に使われている。

アラタ体は，脳と密接な連絡を保ち，神経起源の側心体に続いて脳の後方に垂下している。脳と側心体は内外の２本の側心体神経によって結ばれており，さらに側心体とアラタ体とはアラタ体神経によって連なっている。そこで，これらを合わせて脳後方内分泌腺群と総称されている（**図11**）。

昆虫のアラタ体は前胸腺とちがい，幼虫・蛹・成虫を通じて存在しており，アラタ体ホルモンの最も重要な働きは変態（蛹化・成虫化）の抑制作用であるが，そのほかにも卵巣の発達，体色，成虫休眠など多岐にわたっている。しかし，アラタ体は幼虫期（各齢期の前半）に高い幼若ホルモン分泌能を示し，その活性は幼虫期の終りには失われる。また，アラタ体は前胸腺ホルモンと協同して幼虫脱皮を起こさせるが，アラタ体ホルモンの単独作用では脱皮も蛹化も成虫化も起こらない。

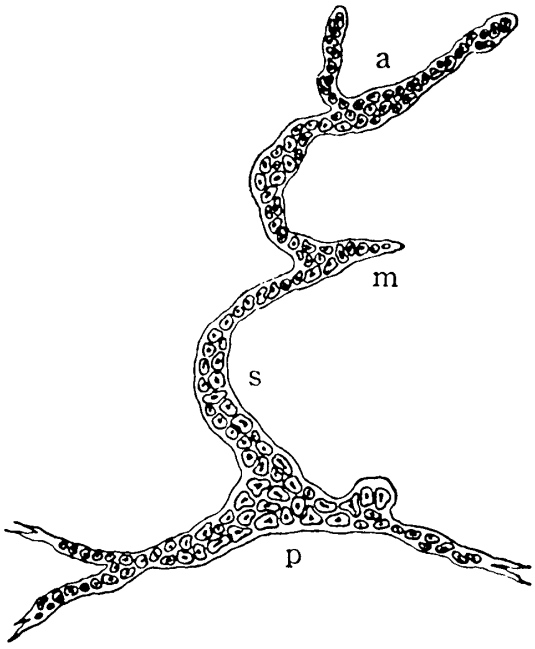


図10　前胸腺の形態（室賀 1970）

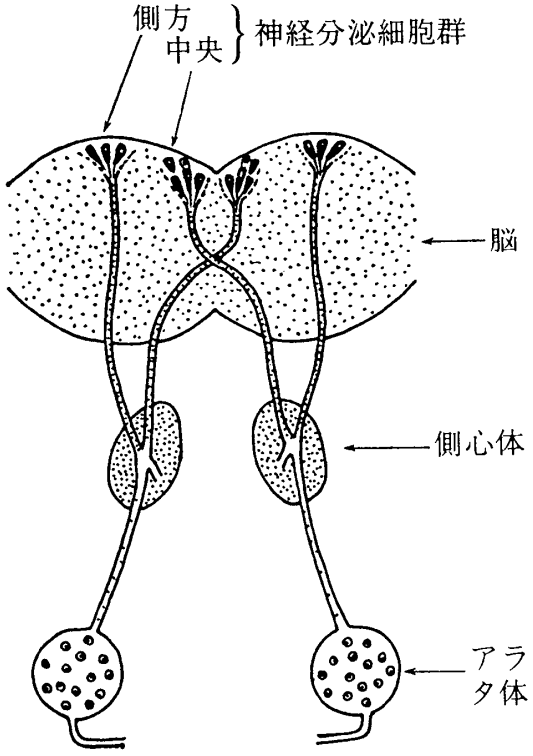


図11　昆虫脳後方内分泌腺群（宇尾 1971）

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

6. ホルモンの働き

1) 環境とホルモン

昆虫が自らの感覚器官（sence organ）で受容した環境の情報（刺激）は求心性神経（afferent nerve）により中枢神経系に伝えられ，さらに遠心性神経（efferent nerve）を通してインパルス（impuls）の一つは，そのまま末梢器官（epipheral organ）の筋肉に達し，運動（locomotion）として反映される。

また，別の情報は中枢神経系において選択のうえ神経分泌細胞の神経ホルモンに変換され，末梢ホルモンの生産を制御しながら成長・発育における幼虫脱皮（larval ecdysis）や変態（metamorphosis）をホメオスタシス（homeostasis）に維持している。したがって内分泌系も神経系とともに環境情報の生体内伝達系として進化発達したものであると考えることができる。

2) エクジソンの生合成

前胸腺におけるエクジソンの生合成過程は次の通りである。

腸管（intestinal canal）などから分泌されるコレステロール（choresterol，$C_{16}H_{18}N_2O_6$）（**図12**）がたんぱくと結合して脂質たんぱくとなって前胸腺に運ばれ，ここで酸化されて血液中に放出されエクジソンとなり，次いで1分子の酸化が起こって20-ヒドロキシエクジソンとなるのである。したがってコレステロールはエクジソンの前駆物質と考えられる。これらのコレステロールは，植食性昆虫では植物中のβ-シトステロール（sitosterol）からデステステロール（desmosterol）を経て転換される。ところが肉食性昆虫では直接コレステロールを食物より摂取しているのである。

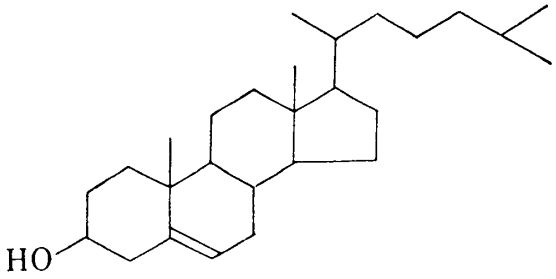


図12　コレステロール

3) ホルモン受容体

ホルモンを分泌しても，細胞に受容体（receptor）が発達しなければホルモン作用は起こらない。すなわち，ホルモンが生理作用を発現するためには，血液中のホルモンが特定の器官・組織の細胞に取り込まれなければならないのである。いい換えれば，血中のホルモンを選択的に取り入れる細胞だけが，ホルモン情報を利用しうることになる。

ホルモン情報を効率的に受容する機構として，ホルモンと特異的に結合するたんぱく（ホルモン受容体）がある。ホルモン分子が小さく，容易に細胞膜を通過する場合には，受容体は細胞質にあるが，通過できない高分子ホルモンの受容体は細胞膜に局在している。ステロイド系のホルモンは前者に属し，たんぱく系のホルモンは後者の受容体系によっている。

4) ホルモンの作用機構

昆虫の各細胞分化の予定運命は，すでに胚期（embryonic stage）に決定されており，ホルモンはそのプログラムに従って各織織の予定された形質を引き出す「ひきがね」または「さそい水」と考えられる。つまり，ホルモン作用の本質はビタミン（vitamin）などとはまったく違ったもので，遺伝子（gene）に働いて，その作用を引き出すものであり，しかも，その情報は糸状になったDNAの集合体である染色体（chromosome）にあり，一定の段階においてだけ機能を発揮するものと考えられる。因みに，染色体のパフ化（puff）現象などから，ホルモンの働きによって細胞核（nucleus）内の眠っているDNAの一部である遺伝子が活性化され，DNA（dioxyribonucleic acid）の指令のもとに，伝令RNA（messenger riboneucleic acid，m-RNA）が合成される。伝令RNAは，細胞質（cytoplasma）内のたんぱく合成器官であるリボゾーム（ribosome）に遺伝情報を伝達し，リボゾームは伝令RNAの上の記号を読み取って，あらかじめアミノ酸と結合した形で待機している転移RNA（transposition RNA，t-RNA）の中から適合するものを選んで結合し，酵素（enzyme）の働きにより新しい物質がつくられるのである。ホルモンが，かって「刺激素」

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

とも呼ばれたゆえん（所以）である。なお，ゲノム（genome）とは gene と chromosome の合成語で，遺伝子のセットを意味する。

5) 幼若ホルモンの不活性化と分解

幼若ホルモン（JH）はアラタ体から分泌され，幼虫形質を維持するホルモンであるが，アラタ体は成虫になっても崩壊することがないので，終齢幼虫期間中に幼若ホルモンの影響を排除しなければ，蛹への変態が保証されないので，アラタ体から分泌される幼若ホルモンは比較的短時間のうちに不活性化され，分解されるものと考えられる。

幼若ホルモンの不活性化の主たる反応は，酵素エステラーゼ（esterase）とエポキシヒドラーゼ（epoxihydrase）による加水分解である（**図13**）。エステラーゼとしては，幼若ホルモンを特異的に分解する JH-エステラーゼ（JH specific esterase）が血液中や脂肪体（fat body）に存在し，幼若ホルモンに高い親和性をもち，発育の特異的な時期にのみ出現する。分子量は 5 ～ 6 万，pH 5 前後である。エポキシヒドラーゼの作用は，脂肪体や中腸の細胞内で行われる。

6) 相変異とホルモン

トノサマバッタ *Locusta migratoria*（**図14**）は，生息密度が低いときには体色が緑色で，行動も活発ではないが，大発生し生息密度が高まると，あたかも別種のように体色が褐色化し，大型で，行動も極めて活発となり，しばしば大群をなして移動・飛翔・分散する。そして低密度になると再びもとの緑色で，あまり行動の活発でない状態にたちもどる。このような，生息密度のちがいによって生じる個体の形態や機能の多型現象は「相変異（phase variation）」と名づけられ，ホルモンが関与している。

アワヨトウ *Leucania ceparata* は，水田やイネ科牧草地帯で大発し大きな被害をもたらすことがある。幼虫は 5 ～ 6 回脱皮して蛹になる。体色は 1 ～ 3 齢までは密度に関係なく一定であるが 4 ～ 5 齢以上の幼虫は単独飼育すると黄緑色か橙色か，あるいは赤茶色になり，集団飼育すると，これらの色彩の他にいろいろな程度の黒さが加わった体色になる。この黄緑色・橙色・赤茶色の色彩は消化管にとりかこまれた緑色植物と表皮の真皮細胞

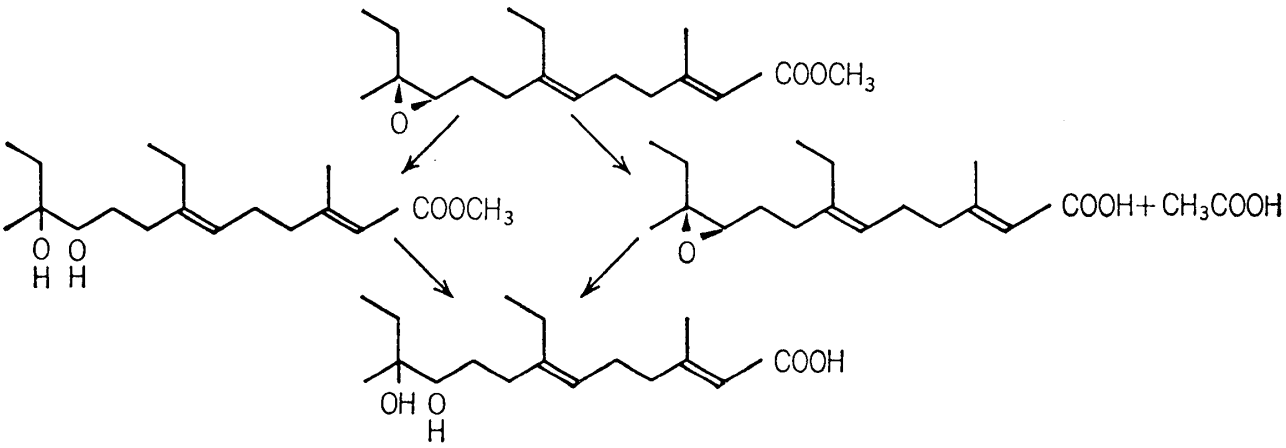


図13　幼若ホルモンの分解経路

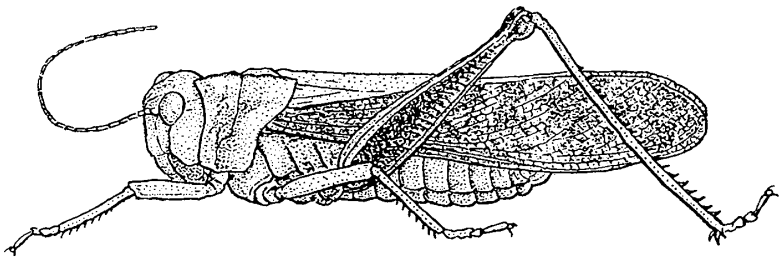


図14　トノサマバッタ（素木 1959）

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

内に存在する白色色素・黄色色素によるものであり，黄色色素および赤色色素の一部はそれぞれカロチン（carotine）およびキサントマチン（xanthomatine）である。黒色は幼虫脱皮の都度表皮のクチクラ層に形成されるインドールメラニン（indolemelanine）によるものである。

大発生ないしは集団飼育したアワヨトウの幼虫は個体間で体が触れ合う際の機械的刺激（バッタでは機械的刺激と視覚的刺激のいづれか）によって脳を刺激し，脳—側心体—アラタ体連合体と食道下神経節からのホルモン放出により黒色化するものと考えられる。低密度では黒色化を引き起こすホルモンが体液中に放出されないために体色の黒色化が起こらない。このホルモンを総称して体色黒化赤化ホルモン（melanization and reddish coloration hormone，MRCH）と呼んでいる。

7. ホルモンの応用

1) 養蚕への応用

カイコは幼虫脱皮を繰り返して成長し，吐糸営繭するが，その発育は完全にホルモン制御下にある。したがって有効なホルモンや模倣化合物の利用によって，短期間の飼育日数で収繭量を増加させることができ，養蚕農家の労働力や経済効果に直結するものと思われる。

また，カイコの卵休眠ホルモンも将来その化学構造（アミノ酸の配列）が解明され，合成できるようになれば，東南アジアにみられるカイコの多化性系統の不休眠卵として冬期間保存することが可能となる（小林1980）。

2) 医薬品としての利用

脳間部の神経分泌細胞から分泌される前胸腺刺激ホルモン（PTTH）は多数のアミノ酸から成り（**図15**），その化学構造はインシュリン（insulin）にきわめて類似している（石崎1986）ところから，人の医薬品としての期待は大きい。

3) 害虫制御への応用

昆虫はホルモンの働きによって正常な成長，脱皮，変態が整然と行われているのであるが，そこに外からホルモン様物質を与えると調節機構は乱れ，その結果として致死，変態異常，不妊などの現象があらわれる。

① エクジソンの効果

直皮細胞（epidermal cell）が新しい表皮（cuticle）を形成するのに先立って外からエクジソンを与えると，真皮細胞はまだ脱皮をするのに十分な準備ができる前に刺激を与えられるため，脱皮あるいは変態が異常になって死に到る。また，寄主に含まれていないエクジステロイドは分解・解毒できないから摂食させると有効であると思われる（寺山1970）。

② 幼若ホルモンの効果

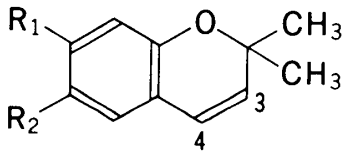
幼若ホルモンはエクジソンに比べて構造が簡単なため類縁化合物の合成が容易である。幼若ホルモンとその模倣化合物を投与することによって，幼虫の生育阻害効果，変態阻害効果，不妊効果，殺卵効果，休眠攪乱作用などが期待できる。

③ 抗幼若ホルモンの利用

Bowers ら（1976）によってムラサキカッコウアザミ *Ageratum houstonianum* から発見されたプレコセン（precocen）Ⅰ，Ⅱ（**図16**）は幼若ホル

	1 5 10 15 20
PTTH-I	H-Gly-Val-Val-Asp-Glu-Cys-Cys-Phe-Arg-Pro-Cys-Thr-Leu-Asp-Val-Leu-Leu-Ser-Tyr-Cys-OH
PTTH-II	H-Gly-Ile-Val-Asp-Glu-Cys-Cys-Leu-Arg-Pro-Cys-Ser-Val-Asp-Val-Leu-Leu-Ser-Tyr-Cys-OH
PTTH-III	H-Gly-Val-Val-Asp-Glu-Cys-Cys-Leu-Gln-Pro-Cys-Thr-?-Asp-Val-Val-Ala-Thr-Tyr-Cys-OH

図15 前胸腺刺激ホルモンのアミノ酸配列（石崎 1986）



プレコセン 1：$R_1 = OCH_3$，$R_2 = H$

プレコセン 2：$R_1 = R_2 = OCH_3$

図16 プレコセンの構造

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

モン抑制効果をもち，早熟変態の誘起，抗生殖腺刺激作用，性フェロモン産生の抑制，休眠誘起および殺卵作用などが知られている。なお，プレコセンⅡはⅠより約10倍も活性が高い。

2) 害虫発生予察への応用

対象となる害虫の内分泌機構を解明することにより，その害虫の発生時期を予察（forecasting of occurence）することができる。例えば，ニカメイガ *Chilo suppressalis* では，その羽化期が例年より早いというのは，アラタ体の分泌活動が早期におとろえ，脳の神経分泌細胞の活力が早く高まる年ということであるから，休眠幼虫の羽化までの一定温度下における日数を調べることにより休眠の深さを知り，羽化最盛日が予測でき適切な防除の実施を一層可能にすることができる（深谷1959）。

文　献

1) Bodenstein, D. (1933) *Roux Arch. Entom. Mech.*, **128**: 564-583.
2) Bounhiol, J.J. (1937) *C.R. Soc. Biol.*, **126**: 1189-1191.
3) Bursell, E. (1970) An Introduction to Insect Physiology. Academic Press, London. 276pp.
4) Butenandt, A.・P. Karlson (1954) *Z. Naturforsch*, **96**: 389.
5) Chapman, R.F. (1971) The insects, structure and function, The English Universities Press Ltd., London. 819pp.
6) Frankel, G. (1935) *Proc. Royal. Entom. Soc. London, B* **118**: 1～12.
7) Fukuda, S. (1937) *Proc. Imp. Acad.* **13**: 114-116.
8) Fukuda, S. (1940) *Proc. Imp. Acad.* **16**: 414-420.
9) Hachlow, V. (1931) *Roux Arch. Entom. Mech.*, **125**: 26-49.
10) Hanström, B. (1938) *Lunds Univ. Arsskr, N.F.* **39**: 1-17.
11) 長谷川金作（1976）昆虫変態の生理化学．南江堂，東京．244pp.
12) 日高敏隆・ほか共編（1979）昆虫の生理と化学．喜多見書房，東京．350pp.
13) 市川衛（1950）昆虫の変態ホルモン．駒井卓・木原均共編，最近の生物学第1巻．培風館，東京．p. 28-55.
14) Imms, A.D.（1937）Recent Advances in Entomology（江崎悌三校閲，石倉秀次・深谷昌次共訳，昆虫学最近の進歩，三省堂，東京．477pp.）
15) 石井象二郎（1969）昆虫の生理活性物質．南江堂，東京．196pp.
16) 石井象二郎(1982)昆虫生理学. 培風館, 東京. 256pp.
17) 石崎宏矩（1986）昆虫の変態を支配するホルモン—ついに構造決定．科学朝日，8月号，p. 124-129.
18) Karlson, P. (1956) *Vitamin-Hormone*, **14**: 227.
19) 小林勝利(1980)昆虫生理・生化学と応用昆虫学(野村健一編, 応用昆虫学総論) 養賢堂, 東京. p. 55-74.
20) Kopeć, S. (1922) *Biol. Bull.*, **42**: 323-342.
21) 森精編（1970）カイコによる新生物実験，生物科学の展開．三省堂，東京．476pp.
22) 諸星静次郎（1949）蚕の発育機構．明文堂，東京．135pp.
23) 諸星静次郎(1976)蚕の発育生理. 東京大学出版会, 東京. 239pp.
24) 日本動物学会編（1974）現代動物学の課題2，環境と内分泌．東京大学出版会，東京．268pp.
25) 日本動物学会編(1974)現代動物学の課題5，変態．東京大学出版会，東京．231pp.
26) 日本発生生物学会編（1978）変態の生物学．岩波書店，東京．268pp.
27) 日本比較内分泌学会編（1976）ホルモンの生物科学1，比較内分泌学序説．学会出版センター，東京．185pp.
28) 日本比較内分泌学会編（1977）ホルモンの生物科学2，ホルモンの生産と分泌．学会出版センター，東京．265pp.
29) 日本比較内分泌学会編（1978）ホルモンの生物科学4，ホルモンと生殖Ⅰ，性と生殖リズム．学会出版センター，東京．298pp.
30) 日本比較内分泌学会編（1983）ホルモンの生物科学8，行動とホルモン．学会出版センター，東京．248pp.
31) 大西英爾（1981）昆虫内分泌学の進歩．（石井象二郎編，昆虫学最近の進歩）東京大学出版会，東京．p. 92-109.
32) Rockstein, M. (1973) The Physiology of Insecta Vol. 1. Academic Press, New York. p. 249-370.

NII-Electronic Library Service

The society of Urban Pest Management, Japan

33) Röller, H. (1967) *Chem. Eng. News* p. 48.
34) Röller, H. (1967) *Angew. Chem.* **6**: 179.
35) 竹脇潔 (1951) ホルモンの生物学. 岩波書店, 東京. 228pp.
36) 竹脇潔・針塚正樹・深谷昌次共編 (1959) 実験形態学新説. 養賢堂, 東京. 319pp.
37) 竹脇潔・ほか (1966) 現代の生物学 7, ホルモンとホメオスタシオ. 岩波書店, 東京. 233pp.
38) 玉虫文一・ほか共編 (1973) ホルモン, 岩波理化学辞典第 3 版. 岩波書店, 東京. p. 1293.
39) 田村正人 (1978) ホルモンの話28～37. (昆虫のホルモン 1 ～10). *TELLS*. 東京農業大学社会通信教育部. 20pp.
40) 田村正人 (1985) 昆虫のホルモン 1 ～ 3. 農業, **1207**：33-46. **1208**：13-29. **1209**：3-20.
41) 田村正人 (1990) 昆虫の発育と休眠 2, 家屋害虫, **12**(2)：129-142.
42) 寺山弘 (1970) エクジソンを通して見た昆虫と植物の関係. 植物防疫**24**(4)：15-22.
43) 梅谷與七郎 (1951) 形質と環境. 岩波書店, 東京. 475pp.
44) 宇尾淳子 (1971) 防虫科学**36**：66-76.
45) Wigglesworth, V.B. (1934) *Quart. J. micr. Sci.*, **77**: 191-222.
46) Wigglesworth, V.B. (1936) *Quart. J. micr. Sci.*, **79**: 91-121.
47) Wigglesworth, V.B. (1940) *J. Exp. Biol.*, **17**: 201-222.
48) Wigglesworth, V.B. (1954) The Physiology of Insect Metamorphosis. Cambridge Univ. Press, Cambridge. (伊藤智夫訳, 昆虫の変態生理. 納谷書店, 東京. 174pp.)
49) Wigglesworth, V.B. (1970) Insect Hormone. W.H. Freeman and Company, San Francisco. 159pp.
50) Wigglesworth, V.B. (1972) The Principles of Insect Physiology. London Chapman and Hall. 827pp.
51) Williams, C.M. (1946) *Biol. Bull.*, **90**: 234-243.
52) Williams, C.M. (1947) *Biol. Bull.*, **93**: 89-98.
53) 山下興亜 (1986) 内分泌生理とホルモンの化学 (池庄司敏明・ほか共編, 昆虫生理・生化学) 朝倉書店, 東京. p. 199-225.
54) 安松京三 (1944) 昆虫の成長と変態 (古川晴男編, 日本生物誌第 4 巻, 昆虫上巻) 研究社, 東京. p. 87-170.
55) 吉武成美. ほか共編 (1980) 昆虫実験法, 研究編 8, ホルモン研究法. 学会出版センター, 東京. p. 101-132.

キーワード：神経ホルモン；末梢ホルモン；前胸腺；アラタ体；変態
keywords: Neuro-hormone; Peripheral hormone; Prothoracic glands; Corpora allata; Metamorphosis

NII-Electronic Library Service