

〈論 文〉

누에 유충의 혈림프 유약호르몬 에스테라제 활성의 조절에 관한 연구

孫興大 · 姜弼敦*

東亞大學校 農科大學, *農村振興廳 蠶業試驗場

Regulation of Haemolymph Juvenile Hormone Esterase Activity in Larvae of the Silkworm, *Bombyx mori*

Hung Dae Sohn and Pil Don Kang*

College of Agriculture, Dong-A University, Pusan, Korea

*Sericultural Experiment Station, RDA, Suwon, Korea

Abstract

Effects of starvation, ligation, refeeding and methoprene treatment in the feeding phase of the fifth instar larvae of *Bombyx mori* on the regulation of juvenile hormone esterase(JHE) activity were investigated. Starvation and ligation contributed to the reduction of JHE activity, however, JHE levels in starved larvae were slightly higher than in ligated larvae. Haemolymph JHE activity of starved larvae was increased by refeeding, and duration of increasing time of JHE activity after starvation was related to duration of starvation. When starved larvae were applied methoprene topically, JHE activity were not changed at day 0 and 1, but were increased by 1.3~1.4 times between day 2 and 5. When ligated larvae were applied methoprene topically, JHE activity was not changed at day 0, but were increased by 1.9~2.3 times between day 1 and 5. These results suggest that head factor, juvenile hormone(JH) and nutrient are major factors in the regulation of JHE in the feeding phase of the fifth instar larvae of *Bombyx mori*. Especially JHE might be regulated by the co-operative action of head factor and JH. However, head factor plays important role in the early stage, while JH plays important role thereafter.

Keywords : Juvenile hormone esterase(JHE), methoprene, silkworm larvae, starvation, ligation, refeeding.

序 論

곤충에서 유약호르몬 에스테라제(Juvenile hormone esterase : JHE)는 종령 유충기 동안 wandering과 전용시기에 각각 활성화도 피이크를 나타내며, 이 피이크는 유약호르몬(Juvenile hormone : JH)을 분해하므로 JH를 제거하는 역할을 한다(De Kort and Gra-

nger, 1981 ; Hammock *et al.*, 1984 ; 손 · 이, 1989 ; Jesudason *et al.*, 1990). 이같이 JHE가 JH의 농도 조절에 중요한 요인으로 주목됨에 따라 많은 연구자들에 의해 이 효소의 생화학적 성질 및 생리적 기능이 다수의 곤충에서 보고되었다(Weirich *et al.*, 1973 ; Vince and Gilbert, 1977 ; Rudunica and Hammock, 1981 ; Wing *et al.*, 1981, 1984 ; Ozyhar *et al.*, 1983 ; Baker *et al.*, 1987).

Whitmore 등(1972)이 JH에 의해 JHE가 유도된다

이 논문은 1989년도 문교부 학술연구조성비에 의한 자유공모과제로 선정되어 연구되었음.

고 보고한 이래 다수의 연구에서 JHE 활성도는 영양유무, 뇌, 식도하신경구, JH, 항유약호르몬 등의 자극에 의해 영향을 받는 것으로 알려져 있다(Kramer, 1978; Reddy *et al.*, 1979; Sparks and Hammock, 1979; Jones *et al.*, 1981; Jones and Hammock, 1983; Sparks *et al.*, 1983; Sparks, 1984).

Hammock(1985)는 JHE의 조절기작에 대하여 pre-wandering JHE 피이크는 두부의 어떤 요인에 의해 유도되며, postwandering JHE 피이크는 JH에 의해 조절된다고 하였다. 그러나 Venkatesh and Roe(1988)는 JHE는 종령 전기간을 통해 JH가 직접 지방체를 자극하여 조절된다고 보고하여, 아직도 JHE의 조절기작에 대한 명확한 결론에 이르지 못하고 있다. 특히 종령유충기의 첫번째 JHE 활성화도 피이크는 변태 개시와 관련이 있으며(Jones, 1985), 또한 신경분비물(Retnakaran and Joly, 1976)을 비롯한 다양한 요인에 의해 영향을 받으므로 JHE의 조절기작은 곤충의 변태와 관련하여 시급히 규명되어야 할 과제이다.

따라서 본 연구는 첫번째 JHE 피이크가 출현하는 누에(*Bombyx mori*)의 5령유충 섭식기에 있어서 JHE의 조절에 미치는 절식, 결찰, 재섭식 및 methoprene 처리 등의 효과를 알고자 수행하였다.

材料 및 方法

1. 실험곤충

누에품종은 칠보잠(잠107×잠108)을 사용하였고, 25°C에서 뽕잎으로 사육하였다.

2. 실험곤충의 처리

절식은 5령 기잠에서 5일 사이에 1일 간격으로 처리하고 그 후는 계속 급상하지 않았으며, 결찰은 절식과 같은 시기에 누에의 두, 흉부 사이를 명주실로써 처리하였다. Methoprene(Isopropyl(2E,4E)-11-methoxy-3,7,11-trimethyl-2,4-dodecadienoate)의 투여는 개체당 100 µg을 복부등면에 도포하였다. 재섭식 처리는 5령 1일째 누에를 사용하여 24시간 및 48시간 절식시킨 뒤 급상하였다.

3. 헬림프의 채취

헬림프는 누에의 꼬리뿔을 잘라 차거운 시험관에 적당량을 채취하여 4°C에서 3,000 g로 10분간 원심분리한 후 상등액을 얻었다. 상등액은 0.1 M sodium phosphate(pH 7.0, phenylthiourea 0.01% 포함) 완충액으로 각 실험에 따라 10~15배로 희석하여 사용하였다.

4. JH stock solution의 조제

JH stock solution의 조제는 JH III과 [³H] JH III을 각각 toluene : hexane(4 : 1)에 용해하여 polyethylene glycol로 전처리된(Giese *et al.*, 1977) 유리용기에 옮겨 혼합한 뒤 질소가스로 유기용매를 휘발시켰다. 건조된 혼합물을 ethanol로 용해하여 0.1 M sodium phosphate(pH 7.0) 완충액으로 농도가 5×10⁻⁴ M이 되도록 하였다. 방사능 활성은 20,000 dpm/µ이 되도록 하였다.

5. JHE 활성도의 측정

JHE 활성도는 Hammock와 Sparks(1977)의 방법을 변형하여 측정하였다. 완충액으로 희석된 헬림프에 JH stock solution 1 µ를 혼합하여 최종 JH 농도가 5×10⁻⁶ M이 되도록 하여 30°C에서 10분간 반응시킨 후 50 µ의 methanol : distilled water : conc. ammonia(10 : 9 : 1 v/v)를 첨가하였다. 이어 isooctane 250 µ 가하여 진탕하고 4°C에서 3,000 g로 10분간 원심분리하였다. 분리층 중 JH-acid를 취하여 10 ml의 scintillation fluid와 섞은 후 liquid scintillation counter(Beckman LS 6800, USA)에서 방사능 활성을 측정하였다.

結 果

1. 절식 및 결찰이 JHE 활성화도에 미치는 효과

5령 기잠부터 5일 사이에 1일 간격으로 절식과 결찰처리를 하고 24시간 후에 헬림프를 채취하여 JHE 활성도를 측정된 결과는 표 1과 같다.

정상누에의 JHE 활성화도는 2일부터 증가하기 시작하여 5일에 피이크(26.8 n mol/min/ml)를 나타내었다.

5령 기잠에 절식 및 결찰한 누에의 JHE 활성화도는 약 2.0 n mol/min/ml로 처리 후 시간이 경과하여도 거의 비슷한 수준을 유지하였다. 그러나 1일부터 5일까지 절식 및 결찰한 누에의 JHE 활성화도는 처리 후 24시간에서 정상누에 보다 현저하게 감소하였으며 그 후 시간이 경과됨에 따라 더 낮은 활성화도 수준을 나타내었다. 특히 정상누에에서 JHE 활성화도가 높은 시기인 3일과 4일에 절식 및 결찰처리를 하면 JHE 활성화도는 급격하게 감소하였다. 또한 이들 처리에서는 그 처리시기에 관계없이 정상누에 5일에서와 같은 JHE 피이크는 출현하지 않았다.

한편 절식 및 결찰처리에 의한 JHE 활성화도의 변화양상은 양 처리가 매우 유사하였으나 활성화도 수준은 결찰처리가 절식처리에 비해 전반적으로 낮게 나타났다.

Table 1. Effects of ligation and starvation on juvenile hormone esterase activity during feeding phase of the fifth instar larvae of *bombyx mori**

| Stage treated | Treated time (h) | Stage assayed | JHE activity (n mol/min/ml) | |
|----------------|------------------|----------------|-----------------------------|----------|
| | | | Starvation | Ligation |
| D ₀ | 0 | D ₁ | 2.0 | 2.0 |
| | 24 | D ₁ | 2.2 | 2.1 |
| | 48 | D ₂ | 2.3 | 2.0 |
| | 72 | D ₃ | 2.0 | 2.1 |
| | 96 | D ₄ | 1.9 | 2.1 |
| | 120 | D ₅ | — | 2.0 |
| | 144 | D ₆ | — | — |
| D ₁ | 0 | D ₂ | 5.6 | 5.6 |
| | 24 | D ₂ | 2.8 | 2.0 |
| | 48 | D ₃ | 2.4 | 1.9 |
| | 72 | D ₄ | 2.3 | 2.0 |
| | 96 | D ₅ | 2.1 | 1.9 |
| | 120 | D ₆ | 1.9 | — |
| | D ₂ | 0 | D ₃ | 7.8 |
| 24 | | D ₃ | 5.0 | 3.8 |
| 48 | | D ₄ | 1.9 | 2.4 |
| 72 | | D ₅ | 2.1 | 1.9 |
| 96 | | D ₆ | — | 1.9 |
| D ₃ | 0 | D ₄ | 18.8 | 18.8 |
| | 24 | D ₄ | 8.1 | 5.6 |
| | 48 | D ₅ | 3.0 | 2.6 |
| | 72 | D ₆ | 3.4 | 2.3 |
| D ₄ | 0 | D ₅ | 26.8 | 26.8 |
| | 24 | D ₅ | 12.1 | 8.4 |
| | 48 | D ₆ | 6.7 | 3.1 |
| D ₅ | 0 | D ₆ | 14.2 | 14.2 |
| | 24 | D ₆ | 9.3 | 10.7 |

* : Assay was performed 24 hr post-treatment.

D₀, Start of the fifth-instar larvae; D₁, day 1; D₂, day 2; D₃, day 3; D₄, day 4; D₅, day 5; D₆, day 6.

2. 재섭식이 JHE 활성도에 미치는 효과

절식을 계속한 누에의 JHE 활성도가 저하하였으므로(표 1), 5령 1일 누에를 사용하여 24시간 및 48시간씩 각각 절식시킨 후 다시 섭식시키고 JHE 활성도의 변화를 측정하였다. 그림 1에 의하면 24시간 및 48시간 절식누에의 JHE 활성도는 절식기간 동안 2.4~2.7 n mol/min/ml로 낮은 수준을 나타내었으나 다시 섭식을 하면 활성도가 증가하였다.

섭식에 의한 JHE 활성도의 증가 경향은 24시간 절식누에는 섭식개시 후 1일째부터 활성도가 증가하기 시작하여 섭식 3일째에서 가장 높은 수준을 보인데 반해 48시간 절식누에는 섭식 후 1일째에서는 활성도가 증가하지 않았고, 섭식 2일째부터 활성도가 증가하여 3일째에 높은 수준을 나타내었다.

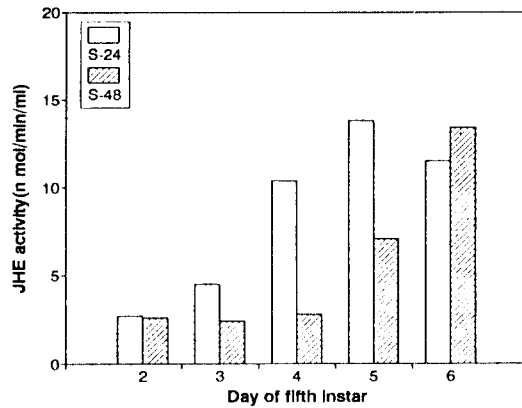


Fig. 1. Effect of refeeding on juvenile hormone esterase activity of starved fifth instar larvae of *Bombyx mori*.

S-24; Larvae were starved for 24h at day 1 fifth-instar. S-48; Larvae were starved for 48h at day 1 fifth-instar.

Table 2. Effects of methoprene application on the haemolymph juvenile hormone esterase activity of ligated and starved fifth instar larvae of *bombyx mori**

| Staged treated | Treatment | JHE activity (n mol/min/ml) | |
|----------------|------------|-----------------------------|----------------|
| | | Starved larvae | Ligated larvae |
| D ₀ | Control | 2.4 | 2.3 |
| | Methoprene | 2.7(1.1) | 2.6(1.1) |
| D ₁ | Control | 2.9 | 2.0 |
| | Methoprene | 3.3(1.1) | 4.6(2.3) |
| D ₂ | Control | 5.7 | 3.8 |
| | Methoprene | 7.5(1.3) | 8.4(2.2) |
| D ₃ | Control | 8.7 | 5.6 |
| | Methoprene | 12.3(1.4) | 11.0(2.0) |
| D ₄ | Control | 12.1 | 8.4 |
| | Methoprene | 15.8(1.3) | 19.5(2.3) |
| D ₅ | Control | 9.9 | 9.2 |
| | Methoprene | 12.6(1.3) | 17.6(1.9) |

*Assay was performed 24h post-treatment. Values in parenthesis indicate the fold increase in juvenile hormone esterase activity over the control. (See Table 1 for details.)

한편 JHE 피이크의 출현시기는 24시간 절식누에가 정상누에와 같이 5령 5일이었고, 48시간 절식누에는 1일 늦은 5령 6일에 나타났었다. 그러나 재섭식에 의해 나타난 절식누에의 JHE 피이크의 활성도는 각각 13.8, 13.4 n mol/min/ml로서 정상누에의 26.8 n mol/min/ml에 비해 1/2 정도이었다.

3. 절식 및 결찰누에의 methoprene 투여가 JHE 활성도에 미치는 효과

5령 기잡부터 5일 사이에 절식 및 결찰처리한 누에에 methoprene을 투여하고 24시간 후 혈림프를 채취하여 JHE 활성도를 측정된 결과는 표 2와 같다.

절식누에에 methoprene을 투여할 경우 5령 기잡과 1일에서는 JHE 활성도가 증가하지 않았으나 2일부터 5일에서는 1.3~1.4배 정도 증가하였다.

결찰누에의 methoprene 투여에 의한 JHE 활성도는 기잡에서 거의 변화가 나타나지 않았으며 1일부터 5일 사이에서는 활성도가 1.9~2.3배 정도 증가하였다. 따라서 절식과 결찰누에에 있어서 JHE 유도에 대한 methoprene의 효과는 결찰누에에 있어 높았다. 또 절식 및 결찰누에에 methoprene을 처리하여 증가된 JHE 활성도는 정상누에의 수준(표 1)으로 회복되지 않았다. 그러나 5일 결찰누에의 methoprene 처리에서는 JHE 활성도가 정상누에보다 높은 수준을 나타내었다.

考 察

나비목 곤충에서 절식은 allatotropin의 합성을 자극하며 이어 방출된 이 호르몬은 알라타체를 자극하여 JH 농도를 증가시키고(Bhaskaran and Jones, 1980; Cymborowski *et al.*, 1982; Bogus and Cymborowski, 1984) 반면에 JHE 활성도는 감소시킨다고 한다(Hammock, 1985).

특히 *Galleria mellonella*(Reddy *et al.*, 1979; McCaleb and Kumaran, 1980), *Manduca sexta*(Sparks *et al.*, 1983; Venkatesh and Roe, 1988) 및 *Trichoplusia ni*(Jones *et al.*, 1981) 등의 종령 유충을 절식시키면 JHE 활성도가 감소하여 첫번째 JHE 피이크가 나타나지 않는다고 하였는데, 누에의 절식처리에서도 일치된 결과를 보였다(표 1).

한편 Cymborowski *et al.*(1982)은 *Manduca sexta*의 절식유충에 재섭식시키면 절식유충과는 달리 JHE 활성도는 증가하며, JH는 감소한다고 하였다.

본 실험에서 절식누에를 재섭식시키면 JHE 활성도가 증가하여 JHE 피이크가 출현하였다. 그러나 이러한 JHE 피이크는 절식기간에 따라 출현시기가 다르게 나타났는데, 즉 48시간 절식누에의 JHE 피이크는 24시간 절식누에보다 1일 늦게 출현하였다(그림 1). 종령누에에서 첫번째 JHE 피이크는 령의 초기에 높은 JH 농도를 제거하여 prothoracicotropic hormone(PTTH)과 ecdysteroid의 방출을 촉진하므로써 변태의 개시에 중요한 역할을 한다(손·이, 1989). 그러므로 절식누에가 재섭식을 할 경우 절식기간이

길면 변태를 시작하는 시기가 일정기간 늦어지게 될 것이며, 따라서 유충기간이 연장되어 용화가 지연되는 것으로(崔, 1969; Mala *et al.*, 1987) 생각된다.

Hammock *et al.*(1981)에 의하면 JHE 활성도는 먹이의 양보다는 질에 영향을 많이 받으며, 특히 단백질이 중요한 요인이라고 하였다. 그러나 절식누에가 재섭식할 경우 JHE 활성도의 증가가 24시간 절식누에는 섭식 후 1일째부터 시작하는데 반해 48시간 절식누에는 섭식 후 2일째부터 나타나 절식기간이 길면 JHE 활성도의 증가시기도 늦게 시작되었다. 이것은 누에에 있어서 동일한 먹이인 경우 먹이의 질과 함께 양도 JHE 활성도에 영향을 미치는 것으로 생각된다. 이상의 결과는 5령누에의 기잡에서 5일 사이에 있어서 영양이 혈림프 JHE의 조절에 영향을 미치는 환경적 요인 중의 하나인 것으로 생각된다.

5령 누에의 섭식기 동안 JHE 활성도는 결찰처리에 의해 감소하였는데(표 1), 이런 결과는 *Trichoplusia ni*(Sparks and Hammock, 1979; Jones *et al.*, 1981), *Manduca sexta*(Sparks *et al.*, 1983; Venkatesh and Roe, 1988) 및 *Galleria mellonella*(Reddy *et al.*, 1979) 등의 종령유충에서도 보고되었다.

한편, 결찰누에의 JHE 활성도는 절식누에에 비해 낮은 수준을 나타내었는데, 이는 결찰누에가 절식누에와 같이 섭식이 불가능함에 따라 JHE 활성도가 감소하였으며 더욱이 JHE 활성을 유도하는 뇌, 식도하신경구 등의 분비물 이동이 차단되므로서 지방체 세포에서의 JHE 생산을 자극할 수 없었기(Wing *et al.*, 1981) 때문인 것으로 생각된다.

본 실험에서 5령 기잡의 절식 및 결찰누에에 methoprene을 투여하면 JHE 활성도는 거의 변화가 없었다(표 2). 이는 종령 탈피 직전이나 직후의 유충에 있어서 지방체는 JH에 대한 반응이 미약하기 때문에(Hammock, 1985) 이 시기에 JH의 투여는 JHE를 유도할 수 없기 때문이다.

5령 1일에서 methoprene의 투여에 의한 JHE 활성도는 절식누에와 정상누에(손 등, 1991)에 있어서는 활성도의 변화가 나타나지 않았으나 결찰누에는 2.3배 증가하여(표 2), 두부에 있는 어떤 조직이나 세포가 JHE의 조절에 관여함을 나타내었다. 이와 같이 두부에 있는 JHE의 조절요인은 뇌, 식도하신경구 등이 알려져 있으며(Jones *et al.*, 1981), 이들 요인 즉 두부요인은 령의 초기에 있어서 JHE 활성도를 저해하는 기능을 가진다(Venkatesh and Roe, 1988). 따라서 이 시기에 JH는 JH 자체의 직접적인 작용보다 두부요인의 제어를 거쳐 JHE 조절에 작용하는 것으로 생각된다.

한편 5령 2일에서 5일의 절식누에와 결찰누에에 methoprene을 처리하면 JHE 활성도는 절식누에가 1.3~1.4배 증가한데 반해 결찰누에는 1.9~2.3배 증가하였다(표 2). 이러한 결과는 JHE의 조절에 JH와 두부요인이 공동작용을 하고 있음을 나타내는 것이다. 또한 정상누에의 methoprene 처리에서도 JHE 활성도가 증가하므로(손 등, 1991) 이 때 JH는 JHE의 합성원인 지방체를 직접 자극하게 될 것이며, JHE 조절은 두부요인 보다 JH의 영향을 더욱 많이 받을 것으로 생각된다.

이상의 결과를 종합하면 5령 누에의 섭식기에 있어서 JHE는 JH, 두부요인 및 영양 등의 요인에 의해 조절됨을 알 수 있으며, 특히 이 시기에서 JHE 조절은 JH와 두부요인의 공동작용에 의해 이루어지지만, 령의 초기는 두부요인이 그 후로는 JH가 주도적 역할을 하는 것으로 생각된다.

摘 要

누에의 5령유충 섭식기 동안 절식, 두흉부 결찰, 재섭식 및 methoprene 등의 처리가 JHE 활성도의 조절에 미치는 영향을 실험한 바 그 결과는 다음과 같다.

1. 누에에 절식 및 결찰처리를 하면 혈림프 JHE 활성도가 감소하였다. 또 JHE 활성도 수준은 결찰누에가 절식누에에 비해 약간 낮았다.

2. 절식누에는 재섭식에 의해 JHE 활성도가 증가하였으며, 재섭식에 의한 JHE 활성도의 증가시기는 절식기간에 따라 다르게 나타났다.

3. 절식누에에 methoprene을 부여하면 JHE 활성도는 5령 기삼과 1일에서는 변화가 없었으나, 2일부터 5일에서는 절식누에에 비해 1.3~1.4배 증가하였다.

4. 결찰누에에 methoprene을 처리하면 JHE 활성도는 5령 기삼에 변화가 없었고 1일부터 5일에서는 결찰누에에 비해 1.9~2.3배 증가하였다.

5. 이상의 결과에서 5령누에의 섭식기 동안 JHE 활성도의 조절에는 두부요인, JH 및 영양 등이 중요한 요인으로 작용하였다. 특히 섭식기에 있어서 JHE는 두부요인과 JH의 공동작용에 의해 조절되지만, 령의 초기에는 두부요인이 그 후에는 JH가 보다 중요한 역할을 하는 것으로 생각된다.

引 用 文 獻

Baker, F. C., L. W. Tasai, C. C. Reuter and D. A. Schooley (1987) *In vivo* fluctuation of JH, JH acid,

and ecdysteroid titer, and JH esterase activity, during development of fifth stadium *Manduca sexta*. *Insect Biochem.* **17** : 989-996.

Bhaskaran, G. and G. Jones (1980) Neuroendocrine regulation of corpus allatum activity in *Manduca sexta* : The endocrine basis for starvation induced supernumerary larval moult. *J. Insect Physiol.* **26** : 431-440.

Bogus, M. I. and B. Cymborowski (1984) Induction of supernumerary moults in *Galleria mellonella* : Evidence for an allatotropic function of the brain. *J. Insect Physiol.* **30** : 557-561.

崔震浹 (1969) 蠶兒에 對한 斷食處理가 收繭量 및 몇 가지 形質에 미치는 影響. 東亞大學校大學院 碩士學位論文.

Cymborowski, B., M. Bogus, N. E. Beckage, C. M. Williams and L. M. Riddiford (1982) Juvenile hormone titres and metabolism during starvation-induced supernumerary larval moulting of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *L.J. Insect Physiol.* **28** : 129-135.

Giese, C., K. D. Spinder and H. Emmerich (1977) The solubility of insect juvenile hormone in aqueous solutions and its absorption by glassware and plastics. *Z. Naturforsch.* **32C** : 158-160.

Hammock, B. D. (1985) Regulation of juvenile hormone titre : degradation. In *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (Kerkut, G. A. and L. I. Gilbert eds.). Pergmon Press **7** : 431-472.

Hammock, B. D., Y. A. I. Abdel-Aal, C. A. Mullin, T. N. Hanzlic and R. M. Roe (1984) Substituted thio-trifluoropropanones as potent selective inhibitors of juvenile hormone esterase. *Pestic. Biochem. Physiol.* **22** : 209-223.

Hammock, B. D., D. Jones, G. Jones, M. Rudnica, T. C. Sparks and K. D. Wing (1981) Regulation of juvenile hormone esterase in the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. In *Regulation of insect development and behavior*. (Sehnal F., A. Zabza, J. J. Menn and B. Cymborowski, eds.). Wroclaw Technical University Press, 219-235.

Hammock, B. D. and T. C. Sparks (1977) A rapid assay for insect juvenile hormone esterase activity. *Anal. Biochem.* **82** : 573-579.

Jesudason, P., K. Venkatesh and R. M. Roe (1990) Haemolymph juvenile hormone esterase during the life cycle of the tobacco hornworm. *Manduca sexta* (L.). *Insect Biochem.* **20** : 593-604.

Jones, G. (1985) The role of juvenile hormone esterase in terminating larval feeding and initiating metamorphic development. *Ent. Exp. Appl.* **39** : 171-176.

Jones, G. and B. D. Hammock (1983) Prepupal regulation of juvenile hormone esterase through direct induction by juvenile hormone. *J. Insect Physiol.* **29** :

- 471-475.
- Jones, G., K. D. Wing, D. Jones and B. D. Hammock** (1981) The source and action of head factors regulating juvenile hormone esterase in larvae of the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. *J. Insect Physiol.* **27** : 85-91.
- De Kort, C. A. D. and N. A. Granger** (1981) Regulation of the juvenile hormone titre. *Ann. Rev. Ent.* **26** : 1-28.
- Krammer, S. J.** (1978) Regulation of the activity of JH specific esterases in the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata*. *J. Insect Physiol.* **24** : 743-747.
- McCaleb, D. C. and A. K. Kumaran** (1980) Control of juvenile hormone esterase activity in *Galleria mellonella* larvae. *J. Insect Physiol.* **26** : 171-177.
- Mala, J., F. Sehnal, A. K. Kumaran and N. A. Granger** (1987) Effects of starvation, chilling and injury on endocrine gland function in *Galleria mellonella*. *Arch. Insect Biochem. and Physiol.* **4** : 113-128.
- Ozyhar, A., J. R. Wisniewski, F. Sehnal and M. Kochman** (1983) Age dependent changes in the binding and hydrolysis of juvenile hormone in the haemolymph of last instar larvae of *Galleria mellonella*. *Insect Biochem.* **13** : 435-441.
- Reddy, G., K. Hwang-Hsu and A. K. Kumaran** (1979) Factors influencing juvenile hormone esterase activity in the wax moth, *Galleria mellonella*. *J. Insect Physiol.* **25** : 65-71.
- Retnakaran, A. and P. Joly** (1976) Neurosecretory control of juvenile hormone inactivation in *Locusta migratoria*(L.). In *Actualities surles Hormones D' Invertebres.* 317-323.
- Rudnicka, M. and B. D. Hammock** (1981) Approaches to the purification of the juvenile hormone esterase from the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. *Insect. Biochem.* **11** : 437-444.
- 손흥대 · 이경로 (1989) 누에나방(*Bombyx mori*) 종령유충의 유충호르몬 에스테라제 활성에 관한 연구. *한곤학지.* **19** : 281-290.
- 손흥대 · 안기홍 · 이경로 (1991) Methoprene과 precocene 2가 누에나방(*Bombyx mori*)의 혈림프 유충호르몬 에스테라제의 활성에 미치는 영향. *한곤학지.* **21** : 1-10.
- Sparks, T. C. and B. D. Hammock** (1979) Induction and regulation of juvenile hormone esterases during the last larval instar of the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. *J. Insect Physiol.* **25** : 551-560.
- Sparks, T. C., B. D. Hammock and L. M. Riddiford** (1983) The haemolymph juvenile hormone esterase of *Manduca sexta*(L.)-inhibition and regulation. *Insect Biochem.* **13** : 529-541.
- Sparks, T. C.** (1984) Effects of juvenile hormone 1 and the anti-juvenile hormone fluoromevalonolactone on development and juvenile hormone esterase activity in postfeeding last-stadium larvae of *Trichoplusia ni*(Hubner). *J. Insect. Physiol.* **30** : 225-234.
- Venkatesh, K. and P. M. Roe** (1988) The role of juvenile hormone and brain factor(s) in the regulation of plasma juvenile hormone esterase activity during the last larval stadium of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.* **34** : 415-425.
- Vince, R. K. and L. I. Gilbert** (1977) Juvenile hormone esterase activity in precisely timed last instar larval and pharate pupae of *Manduca sexta*. *Insect Biochem.* **7** : 115-120.
- Weirich, G., J. Wren and J. B. Siddall** (1973) Developmental changes of the juvenile hormone esterase activity in the hemolymph of the Tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Insect Biochem.* **3** : 397-407.
- Wing, K. D., M. Rudnicka, G. Jones, D. Jones and B. D. Hammock** (1984) Juvenile hormone esterases of Lepidoptera II. Isoelectric points and binding affinities of hemolymph juvenile hormone esterase and binding protein activities. *J. Comp. Physiol.* **154** : 213-223.
- Wing, K. D., T. C. Sparks, V. M. Lovell, S. O. Levinson and B. D. Hammock** (1981) The distribution of juvenile hormone esterase and its interrelationship with other proteins influencing juvenile hormone metabolism in the cabbage looper, *Trichoplusia ni*. *Insect Biochem.* **11** : 473-485.