

동·물·학·논·단

곤충의 수컷생식부속선물질



이 종 진

1971~1975 건국대학교 생물학과 (생물학) 이학사
 1975~1977 건국대학교 생물학과 (동물학) 이학석사
 1979~1982 동국대학교 응용생물학과 (동물학) 이학박사
 1988~1989 미국 메사추세츠대학교 곤충학과 (Post-doc)
 1995~1996 미국 아이다호대학교 곤충학과 방문교수
 1984~현재 전북대학교 농과대학 생물자원과학부 교수

동물의 생식과정에서 교미는 종의 연속성을 유지하는데 없어서는 안될 중요한 생명 현상으로 양성생식을 하는 곤충의 경우 교미시 정자와 더불어 암컷에 전달되는 수컷생식부속선물질(male accessory gland substances: MAGs)은 암컷의 여러가지 행동학적 변화를 유도한다. 곤충의 수컷생식부속선의 구조와 기능은 다양한데, 총체벌레목, 하루살이목, 잠자리목은 생식부속선을 갖고 있지 않으며 흰개미목은 제2차적으로 소실되어 흔적만이 있을 뿐이다. 이외의 곤충종 외시류는 발생중 중배엽에서, 내시류는 외배엽에서 형성되며, 대부분 관상형으로 그 수는 1쌍에서 많게는 수백개가 있는 것도 있다. 다양한 형태적 변이에도 불구하고 조직은 표피층으로 내강이 둘러싸여져 있고 기저막에 의해 결합되어 있으며, 아주 복잡한 근육초에 의해 둘러싸여져 있다. 초파리의 경우 수컷의 생식부속선과 사출공은 중간에 약간의 형태적 변이를 나타내고 있으나 대부분 1쌍으로 되어있고 관상형이며 분비성이다(Chen, 1984). 분비세포는

90%가 상피세포인 6방향의 주세포와 분비과립을 가진 보다 큰 제2차 세포로 되어있다. 이와 같은 수컷생식 부속선은 정공(spermatophore)를 형성하여 교미시 수컷에서 암컷으로 정자를 전달하는 소낭으로서의 역할을 한다. 그러나 정공을 형성하지 않는 곤충도 수컷생식부속선 물질이 정자의 전달과 기능유지에 중요한 작용을 하며, 암컷의 행동에 영향을 미치거나 영양분을 제공하는 역할을 하기도 한다. 또한 생식부속선은 단백질복합체, 펩티드, 아미노산 및 탄수화물을 생성하며 이들이 교미시 암컷으로 전달되는 정액의 일부분을 만든다. 특히 파리목에 속하는 모기류의 정액은 사정하는 동안 정자를 위한 medium으로서의 역할을 할 뿐만 아니라 암컷의 정자저장낭(spermathecae)내에 저장되어 있는 정자에 영양분을 제공(Clements, 1963)하기도 한다. 수컷생식부속선물질은 이외에도 암컷의 여러가지 생리·생태학적과정에 영향을 미친다. 즉, circadian flight activity의 변화(Jones, 1981), 산란 행동의 개시와 변화(Gillott, 1955; Yeh and Klowden, 1990), 암컷의 단정(monogamy) 유도와 제2차 교미의 불응(Foster and Lea, 1975; Ramalingam and Craig, 1976), 난자와의 수정능 증가(Adlakha and Pilla, 1975), 숙주탐색과 biting behavior의 변화(Klowden and Lea, 1979; Klowden, 1981), 자가영양(autogeny) 유도(O'Meara and Evans, 1976), 암컷의 수명연장(Liles, 1965), 산란전기 및 산란기행동의 개시와 변화(Klowden, 1989; Yeh and Klowden, 1990) 등이다.

따라서 곤충의 수컷생식부속선물질의 특성과 기능을 이해하는 것은 발생학 뿐만 아니라 행동학적 측면에서도 매우 중요하리라 생각되며, 특히 흡혈곤충인 모기 암컷의 숙주탐색행동을 억제하는 생리활성물질로도 중요한 의미를 갖는다. 이에 본 논문에서는 지금까지 보고된 내용

중 파리목(Diptera)을 중심으로 수컷생식부속선 물질의 특성과 암컷 행동에 미치는 영향 그리고 앞으로의 연구 방향 등에 관해 정리해 보고자 한다.

1969년 Fuchs 등이 최초로 *Aedes aegypti* 수컷에서 산란을 유도하는 수컷생식 부속선물질을 분리하고, 이를 "Matrone"이라고 명명하였다. 뒤이어 Hiss와 Fuchs(1972)는 matrone이 *A. aegypti*의 산란습성에 미치는 효과를 조사해 본 결과 미교미암컷의 교미를 억제하고 산란을 유도하였다고 하였다. Matrone은 pH변화에 민감하고 산, 유기용매 그리고 단백질 분해효소인 프로테아제에서 쉽게 활성을 잃으며, 40°C에서 24시간, -100°C에서 2주간 그 기능이 유지되지만 그 이상의 기간이나 열을 가했을 때는 불활성화 된다(Yeh and Klowden, 1990). *A. aegypti* 성충수컷 생식부속선에는 약 0.85 µg/gland의 단백질이 함유 되어 있는데 이들은 중(흰줄숲모기 0.99 µg, 작은빨간집모기 0.73 µg, *Anopheles albimanus* 0.69 µg)과 영양조건에 따라 다르다(Fernandez and Klowden, 1995). 노랑초파리의 수컷생식 부속선에는 1,200여가지의 단백질이 존재하며 이중 적어도 85종은 생식부속선 내강의 구성성분(Stumm-Zollinger and Chen, 1985)이다. 또한 esterase 6가 함유되어 있는데 이 효소는 정자의 운동성에도 영향을 미

치며(Gilbert, 1981), 암컷에 전이된 후 정액내 다른 물질과 작용하여 알코올을 생성한다(Mane *et al.*, 1983). 생성된 알코올은 암컷의 교미행위를 억제시키는 antiaphorodisic으로 작용한다. 수컷생식부속선물질의 균질물을 미교미암컷에 주입하면 암컷의 sexual receptivity(Chen *et al.*, 1988)와 숙주탐색행동(Klowden, 1994)이 억제되고, 산란전행동과 산란행동이 유도(Klowden and Chambers, 1991)되는데(Fig. 1), 그 양은 0.02 gland equivalent 이상이면 가능하다(Yeh and Klowden, 1990). 1991년 Ohashi 등은 벚초파리에서 산란을 유도하는 물질을 분리하고 이를 배란자극물질(ovulation stimulation substances; OSS)이라 하였다.

이와 같은 수컷생식부속선물질의 생리학적 기능은 호르몬에 의해서도 조절된다. 호르몬의 기능에 관한 연구는 알라타체와 juvenile hormone(JH)을 중심으로 조사되었다. 노랑초파리는 우화시 JH III의 농도가 증가하고, JH를 주입하면 esterase 6가 expression되며(Bowen and Rembold, 1987), 반대로 수컷성충에 precocene을 처리하면 esterase 6가 대조군의 37% 밖에는 나타나지 않는다(Stein *et al.*, 1984). 미국바퀴를 우화 직후 성충 수컷의 알라타체를 적출한 후 다시 주입하면 단백질생성이 정상적으로 이루어지며, 머리를 절개한 수컷의 경우에도 생식부속

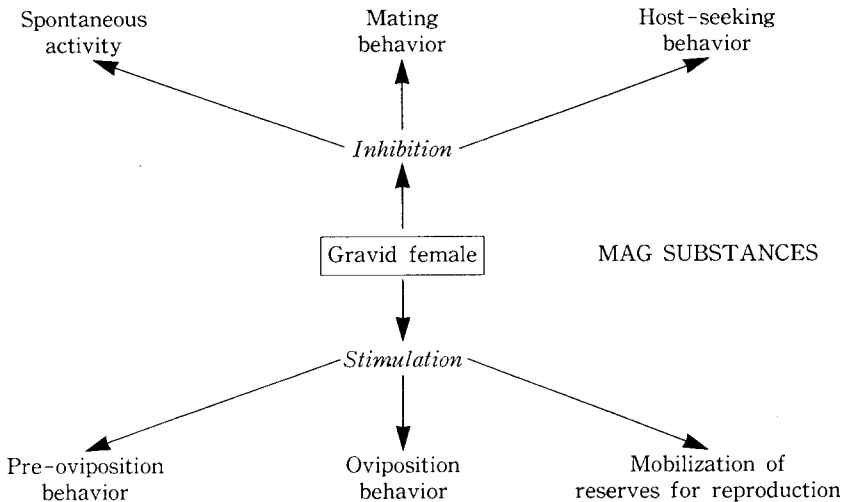


Fig. 1. A model for the control of female behavior by male accessory gland substance in insects.

선의 무게가 급격히 감소하는데 이에 알라타체를 집어 넣거나 유약호르몬을 주입하면 생식부속선의 무게가 다시 회복된다(Blaine and Dixon, 1973). 미국바퀴의 수컷생식부속선에는 CM-I과 CM-II 두 가지형의 trehalase가 존재(Ogiso and Takahashi, 1984)하는데, 이들 효소는 JH-III, JH analog를 주입하면 머리가 절개된 수컷에서도 그 활성이 회복된다. Trehalase는 수컷생식부속선 자체에서 합성되기도 하나, 지방체, 혈림프 그리고 증장에서 trehalase의 활성이 검출되는 것(Hanaoka and Takahashi, 1978)으로 보아 다른 기관에서 합성되어 생식부속선으로 전이되었을 가능성도 있다. Cheesemen과 Gillott(1988)는 *Melanoplus sanguinipes*에서 수컷생식부속선단백질인 LHP(long hyaline protein)는 알라타체적출시 단백질함량이 정상군에 비해 크게 감소하였으며, JH 처리시 다시 회복되었다고 하였다. 이상의 결과로 미루어 수컷생식부속선의 기능에 JH가 필수적이라는 것을 알 수 있다. 다만 JH의 합성장소와 관련하여 최근 Borovsky 등(1994)은 *A. aegypti*의 수컷생식부속선에서 JH III와 JH I이 합성되며, 이 호르몬은 암컷의 난발육에 기여한다고 한 반면, Fernandez와 Klownden(1995)은 JH처리시 단백질함량이 정상군에 비해 약 0.1µg/gland 높게 나타났으나, 실제로 JH가 처리된 수컷생식부속선물질을 암컷에 주입하여 숙주탐색행동의 억제여부를 조사해 본 결과, 정상군과 JH처리군에서 유의차를 얻지 못하였으며, 따라서 JH는 암컷의 행동변화 유도에는 별 영향을 미치지 않는다고 하여 이의를 제기하고 있다. 이를 규명하기 위한 두 그룹간의 보완된 연구결과가 주목된다. 한편, JH와 함께 ecdysteroid도 수컷생식부속선물질의 기능에 작용한다는 보고도 있다. 일례로 미교미수컷 보다 교미 수컷의 수컷생식부속선에

서 ecdysteroid가 높게 나타나고 암컷에서는 미교미암컷 보다 교미하였거나 이미 산란한 암컷에서 낮은 농도로 검출되는데, *M. sanguinipes*에서 20-hydroxyecdysone은 농도의존적으로 작용하여 수컷생식부속선에서 23 KDa과 24 KDa의 polypeptide를 합성케 하며, JH III는 우화 후 1일과 2일에 29 KDa의 poly-peptide를 합성한다(Ismail and Gillott, 1995).

수컷생식부속선물질내 단백질 중 암컷의 행동변화를 직접적으로 유도하는 특이단백질은 노랑초파리의 경우 36개의 아미노산(Chen *et al.*, 1988), 벚초파리는 분자량이 3,990인 35개의 아미노산(Ohashi *et al.*, 1991)으로 되어 있으며 수컷생식부속선의 주세포에서 합성(Styger, 1992)된다. 모기류의 *A. aegypti*는 분자량 30,000의 형과 60,000인 형, *Culex tarsalis*에서는 분자량 2,000의 단백질(Young and Downe, 1985), 집파리는 12개의 아미노산으로 되어있는 작은 peptide(분자량 650 4,150)(Terranova *et al.*, 1972)로 되어있다. 흥미로운것은 이들 peptide들이 생물검정 결과 노랑초파리의 peptide는 같은 속(genus)의 어리노랑초파리, *Drosophila mauritania*, *D. sechellia*에서 미교미암컷의 sexual receptivity를 억제하였으며 동시에 배란을(Chen *et al.*, 1988), *A. aegypti*의 peptide는 같은 속의 흰줄 숲모기의 숙주탐색 행동억제와 산란을 유도(Fernandez and Klownden, 1995)하는 등 속특이성을 갖는다. 이들 peptide의 N-말단 아미노산서열은 노랑초파리와 *D. sechellia*(Table 1) 모두 36개의 아미노산으로 되어 있으며 3종의 아미노산만이 다른 높은 상동성을 가지고 있다.

이상에서 살펴본 바와 같이 곤충의 수컷생식부속선물질 중에 존재하는 sex peptide는 암컷의 여러가지 행동에 직접적인 영향을 주는 작은

Table 1. Amino acid sequence of the accessory gland peptide in *Drosophila sechellia* compared with that of the homologous peptide in *D. melanogaster*.

	1	5	10	15	20	25	30	35
<i>D. sechellia</i> :	WEWPWNR	Q	P*T	R	Y	P*IxP*SP*NP*RDKW	CRLN	LGPAWGGRC
<i>D. melanogaster</i> :	WEWPWNR	K	P*T	K	F	P*IxP*SP*NP*RDKW	CRLN	LGPAWGGRC

* Non-identical amino acids are boxed. P*=hydroxyproline; Ix=isoleucine with yet unknown modification (after Chen *et al.*, 1988 and Chen and Balmer, 1989).

단백질로 되어 있으며, pheromone과 달리 종특이성을 갖지 않는다. 이와 같은 이론적 근거는 수컷생식부속선물질의 sex peptide를 이용한 생물학적방제법에 적용하는 기초로 제공될 수 있다. 즉, 해충의 미교미암컷 성충에 합성 peptide를 주입하여 교미의 기회를 차단하고, 미수정란의 산란을 유도하며, 위생해충인 모기는 흡혈 횟수를 줄임으로서 질병의 전염기회를 최소화할 수 있다. 따라서 곤충의 수컷생식부속선물질에 대한 연구는 발생생리학적 측면의 생명현상을 이해하는데 크게 기여할 뿐만 아니라 생리활성 물질을 소재로 하는 생물학적방제 방안을 모색하는데도 일익을 담당할 수 있을 것이다. 곤충의 수컷생식부속선물질의 sex peptide에 대한 생리학적 연구와 분자생물학적 접근이 우리나라에서도 활발히 진행되기를 기대한다.

참 고 문 헌

- Adlakha, V. and M.K.K. Pillai, 1975. Involvement of male accessory gland substance in the fertility of mosquitoes, *J. Insect Physiol.* 21:1453-1455.
- Blaine, W. and S.E. Dixon, 1973. The effect of juvenile hormone on the function of the accessory gland of the adult male cockroach, *Periplaneta americana* (Orthoptera: Blattidae). *Can. Ent.* 105:1275-1280.
- Borovsky, D., D.A. Carlson, R.G. Hancock, H. Rembold and E. Van Handel, 1994. *De novo* biosynthesis of juvenile hormone III and I by the accessory glands of the male mosquito. *Insect Biochem. Molec. Biol.* 24: 437-444.
- Bownes, M. and H. Rembold, 1987. The titer of juvenile hormone during pupal and adult stages of the life cycle of *Drosophila melanogaster* and *Drosophila pseudoobscura*. *Eur. J. Biochem.* 164:709-712.
- Cheeseman, M.T. and C. Gillott, 1989. Long hyaline gland discharge and multiple spermatophore formation by the male grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*. *Physiol. Entomol.* 14:257-264.
- Chen, P.S., 1984. The functional morphology and biochemistry of insect male accessory glands and their secretions. *Annu. Rev. Entomol.* 29:233-255.
- Chen, P.S. and J. Balmer, 1989. Secretory proteins and sex peptides of the male accessory gland in *Drosophila sechellia*. *J. Insect Physiol.* 35:59-764.
- Chen, P.S., E. Stumm-Zollinger, T. Aigaki, J. Balmer, M. Bienz and P. Bohlen, 1988. A male accessory gland peptide that regulates reproductive behavior in female *Drosophila melanogaster*. *Cell*, 54:291-298.
- Clements, A.L., 1963. *The Physiology of Mosquitoes*. Macmillan, New York. 393pp.
- Fernandez, N.M. and M.J. Klowden, 1995. Male accessory gland substances modify the host-seeking behavior of gravid *Aedes aegypti* mosquitoes. *J. Insect Physiol.* 41:965-970.
- Foster, W.A. and A.O. Lea, 1975. Renewable fecundity of male *Aedes aegypti* following replenishment of seminal vesicles and accessory glands. *J. Insect Physiol.* 21:1085-1090.
- Fuchs, M.S., G.B. Craig, Jr. and D.D. Despommier, 1969. The protein nature of the substance inducing female monogamy in *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.* 15:701-709.
- Gilbert, D.G., 1981. Ejaculate esterase 6 and initial sperm use by female *Drosophila melanogaster*. *J. Insect Physiol.* 27:641-650.
- Gillott, G.D., 1955. Behavior differences in two stains of *Aedes aegypti* (L.). *Nature*, 176:124-125.
- Hanaoka, K. and S.Y. Takahashi, 1978. Endocrine control of carbohydrate metabolism including the mechanism of action of the hyperglycemic hormone in insects. In

- "Comparative Endocrinology" (P.J. Gaillard and H.H. Boer, eds.). 455-458. Elsevier/North-Holland, Amsterdam.
- Hiss, E.A. and M.S. Fuchs, 1972. The effect of matrone on oviposition in the mosquito, *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.* 18:2217-2227.
- Ismail, P.M. and C. Gillott, 1995. 20-hydroxyecdysone and juvenile hormone regulation of specific protein synthesis in the male accessory reproductive gland of *Melanoplus sanguinipes* under *in vitro* conditions. *J. Insect Physiol.* 41:911-920.
- Jones, M.D.R., 1981. The programming of circadian flight activity in relation to mating and the gonotrophic cycle in the mosquito, *Aedes aegypti*. *Physiol. Entomol.* 6:307-313.
- Klowden, M.J., 1981. Initiation and termination of host-seeking inhibition in *Aedes aegypti* during oocyte maturation. *J. Insect Physiol.* 27:799-803.
- Klowden, M.J., 1989. Influence of the ovaries and fat body on the initiation and termination of pre-oviposition behavior in the mosquito, *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.* 35:567-570.
- Klowden, M.J., 1994. Endogenous regulation of the attraction of *Aedes aegypti* mosquitoes. *J. Amer. Mos. Contr. Assoc.* 10(2):326-332.
- Klowden, M.J. and G.M. Chambers, 1991. Male accessory gland substances activate egg development in nutritionally stressed *Aedes aegypti* mosquitoes. *J. Insect Physiol.* 37:721-726.
- Klowden, M.J. and A.O. Lea, 1979. Humoral inhibition of host-seeking in *Aedes aegypti* during oocyte maturation. *J. Insect Physiol.* 25:231-235.
- Liles, J.N., 1965. Effects of mating or association of the sexes on longevity in *Aedes aegypti* (L.). *Mosq. News.* 25:434-349.
- Mane, S.D., L. Thompkins and R.C. Richmond, 1983. Male esterase 6 catalyses the synthesis of a sex pheromone in *Drosophila melanogaster*. *Science*, 222:419-421.
- Ogiso, M. and S.Y. Takahashi, 1984. Trehalases from the male accessory glands of the american cockroach: Developmental changes and the hormonal regulation of the enzymes. *Gen. Comp. Endor.* 55:387-392.
- Ohashi, Y.Y., K. Haino-Fukushima and Y. Fuyama, 1991. Purification and characterization of an ovulation stimulating substance from the male accessory glands of *Drosophila suzukii*. *Insect Biochem.* 21:413-419.
- O'Meara, G.F. and D.G. Evans, 1976. The influence of mating on autogenous egg development in the mosquito, *Aedes taeniorhynchus*. *J. Insect Physiol.* 22:613-617.
- Ramalingam, D. and G.B. Craig, 1976. Functions of the male accessory gland secretions of *Aedes* mosquitoes (Diptera:Culicidae): Transplantation studies. *Can. Entomol.* 109:897-906.
- Stein, S.P., C.S. Tepper, N.D. Able and R.C. Richmone, 1984. Studies of esterase 6 in *Drosophila melanogaster*. XVI. Synthesis occurs in the male reproductive tract (anterior ejaculatory duct) and modulated by juvenile hormone. *Insect Biochem.* 14:527-532.
- Stumm-Zollinger, E. and P.S. Chen, 1985. Protein metabolism of *Drosophila melanogaster* male accessory glands. I. Characterization of secretory proteins. *Insect Biochem.* 15:375-382.
- Styger, D., 1992. Molekulare analyse des *Drosophila melanogaster* sex-peptid Gens. Ph. D. Thesis, University of Zurich, Zurich, Switzerland.
- Terranova, A.C., R.A. Leopold, M.E. Degrugillier and J.R. Johnson, 1972. Electro-

phoresis of the male accessory secretion and its fate in the mated female. *J. Insect Physiol.* 18:1573-1591.

Yeh, C.C. and M.J. Klowden, 1990. Effects

of male accessory gland substances on the pre-oviposition behavior of *Aedes aegypti* mosquitoes. *J. Insect Physiol.* 36:799-803.