

뇌 및 휴면호르몬의 제어기구와 작용

손 홍 대

동아대학교 생명자원과학대학

서 론

곤충의 뛰어난 환경적응력으로 인해 곤충은 지상, 지하, 담수, 해수등 지구상의 모든 지역에 걸쳐 서식하고 있으며 그 수는 동물의 약 80%에 달한다.

다양한 방면으로 진화해온 곤충은 환경요인 즉 온도, 영양, 일장등의 변화를 신호로서 신경계가 수용하여 신경-내분비기관에서 호르몬이라는 정보물질로 변환시켜, 이 정보를 생체기구의 제어에 반영시킴으로 내분비의 지배를 받게 된다. 따라서 다양한 생태형을 가진 곤충일지라도 내분비관점에서 접근하면 곤충의 독특한 생명현상인 탈피, 변태, 휴면, 생식, 대사, 행동등에 대한 기작의 해명이 가능하다.

주지하다시피 곤충에 대한 내분비 제어기구나 작용의 이해는 이학적 가치뿐만 아니라 생리활성물질의 산업적 이용이라는 관점에서 그 이용범위가 무한히 넓은 분야라고 할 수 있다.

성장과 관련하여 전홍선에서 합성, 분비되는 탈피호르몬(Ecdysteroid)이나 알라타체에서 합성 분비되는 유약호르몬(Juvenile hormone: JH)에 대해서는 많은 연구가 이루어 졌으며 부분적으로 이를 응용화하고 있다. 그러나 신경분비호르몬과 관련된 뇌와 신경절에 대한 연구는 오랜 연구에도 불구하고 호르몬의 조직함유량이 극히 미량인 까닭에 큰 진전이 없어 아직 불명한 점이 많다.

최근 분석법의 발달과 분자생물학의 응용으로 뇌 및 휴면호르몬의 구조와 유전적 해석이 밝혀짐에 따라 이 분야의 연구가 급진전하고 있다. 따라서, 본문에서는 누에를 중심으로 연구된 뇌호르몬 및 휴면호르몬의 구조를 비롯한 제어기구와 작용에 대해 기술하고자 한다.

본 론

1. 뇌호르몬

Kopec(1922)이 유충에서 용으로 변태할 때 뇌의

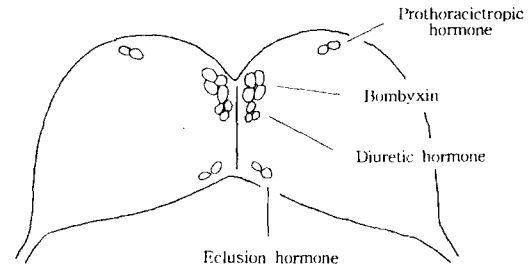


Fig. 1. Cells secreting neurohormone in the brain of *Bombyx mori*.

분비물이 필요하다고 보고한 이래 많은 실험형태학적 연구에 의해 뇌에서 신경분비물질인 뇌호르몬이 분비된다는 사실이 일반화되어졌다. 이 호르몬은 유충 탈피, 용탈피, 휴면용의 성충화때에 전홍선을 자극하여 활성화시키는 기능을 가지고 있으므로, 일반적으로 전홍선자극호르몬(Prothoracicotropic hormone: PTTH)으로 통용되고 있다.

그러나, 곤충의 뇌에는 여러가지 형태의 각종 신경분비세포가 존재하며 각 신경분비세포마다 고유한 신경호르몬을 합성, 분비한다(Fig. 1). 이러한 신경호르몬은 그 기능에 따라 명칭이 붙여졌으며, 곤충의 신경호르몬의 종류는 Table 1과 같다.

1) 누에의 전홍선자극호르몬(PTTH)

누에의 PTTH는 Fig. 1에서와 같이 전대뇌의 양쪽 측면에 위치하는 1쌍의 측방신경분비세포에서 합성되며(Mizoguchi *et al.*, 1990) 이 곳에서 분비된 PTTH는 측심체를 거쳐 알라타체에 축적되었다가 혈림프로 방출된다(Agui *et al.*, 1979.; Morohoshi *et al.*, 1977).

PTTH의 분리 및 정제는 1958년에 누에의 뇌를 사용하여 처음으로 시도되었으며, 그 활성성분은 콜레스테롤로 되어 있는 것으로 밝혀졌다(Kobayashi & Kirimura, 1958). 이후 다수의 연구에 의해 PTTH는 단백질로서서서 활성성분은 2종류이며 그 중 1종은

Table 1. Examples of processes in insects for which there is believed to be neurohormonal control.

Hormone	Function	Insect	Tissue or cell
Prothoracico-tropic hormone	Control of; Ecdysone synthesis	<i>Rhodnius</i>	MNC
		<i>Manduca</i>	LNC
		<i>Hyalophora</i>	MNC
			LNC
		<i>Megoura</i>	MNC
Egg development neurohormone	" "	<i>Aedes</i>	Brain
Allatotropin	Juvenile hormone synthesis	<i>Manuca Diploptera</i>	MNC/CC
Ovulation stimulating hormone	Ovulation	<i>Rhodinus</i>	MNC
Eclosion hormone	Eclosion behaviour	<i>Hyalophora Manduca</i>	Brain, CC and/or VNC
Hypoglycaemic hormone	Haemolymph sugar levels	<i>Callipora</i>	MNC
Diuretic hormone	Fluid secretion by Malpighian tubules	<i>Lepidopter spp.</i>	Brain and CC/CA
Cardioaccelerator	Heartbeat	<i>Periplaneta</i>	Brain/CC

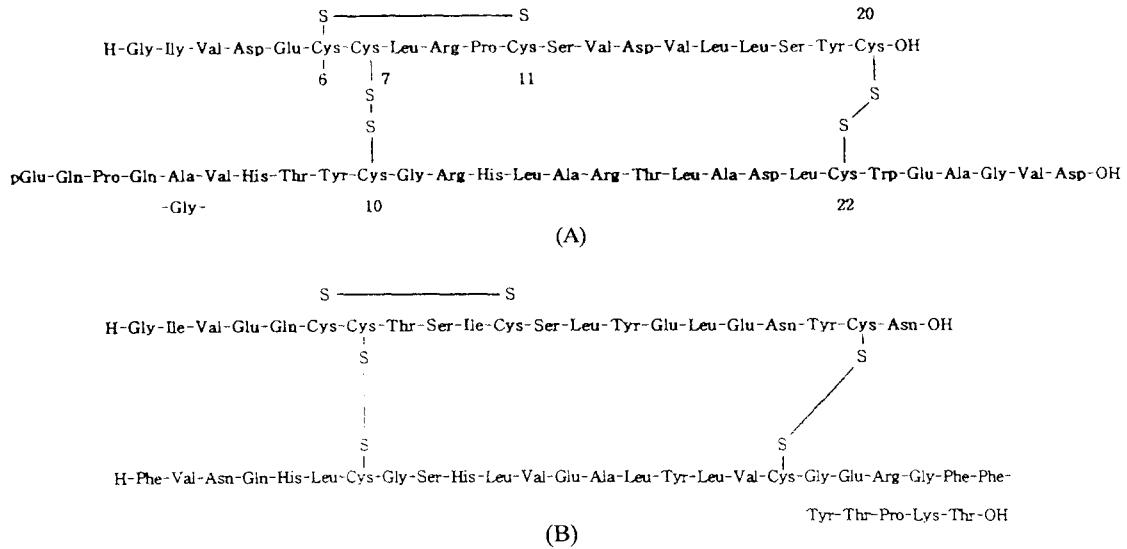


Fig. 2. Comparison of the nucleotide sequence between Bombyxin and human insulin. A: Bombyxin, B: Human insulin.

정제되어 분자량이 약 4,400 Da이며, 불완전하지만 아미노산의 조성도 밝혀졌다. 이 호르몬은 0.1 ng으로 에리잠의 성충을 우화시킬 수 있는 역할을 나타내었다(Suzuki *et al.*, 1982).

Nagasawa등(1986)은 이 호르몬의 전 아미노산 배열을 결정한 결과 분자량은 약 5,000 Da이었고, 서로 다른 2종의 peptide가 chain을 형성하고 있으며 포유류의 인슐린과 높은 상동성을 가지고 있어서 이를 Bombyxin이라고 명명하였다(Fig. 2). 그러나, Bombyxin은 에리잠에서는 PTTH의 활성을 나타내지만

누에 제뇌용액의 성충화나 제뇌유충의 유충탈피에는 활성을 나타내지 않았다. 따라서, 누에 뇌의 추출물을 gel filtration으로 분획한 후 각 분획을 누에 및 에리잠의 제뇌용액에 사용하여 PTTH 생물검정을 한 결과(Fig. 3), Bombyxin과는 달리 누에의 제뇌용액에 대해 활성을 나타내는 PTTH가 존재하였다. 이 PTTH는 누에 제뇌용액의 성충화 뿐만 아니라 제뇌유충의 유충탈피, 또 배양계에서 전홍선으로부터 Ecdysteroid 분비를 촉진하므로(Kataoka *et al.*, 1987) 누에에서 활성을 나타내는 PTTH임이 확인되었다. 누에 PTTH는

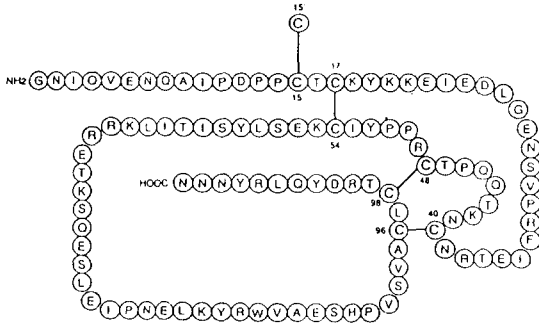


Fig. 3. Complete amino acid sequence of PTTH in silkworm.

분자량이 약 30,000 Da이고, 일차구조는 disulphide 결합을 한 109개의 아미노산으로 구성되어 있음 (Kawakami et al., 1990; Ishibashi et al., 1994)이 밝혀졌다(Fig. 3).

2) PTTH의 분비 조절

뇌의 신경분비세포에서 방출되는 PTTH는 JH나 Ecdysteroid 처럼 표적기관에 직접 작용하는 것보다 이들 호르몬을 자극하거나 억제하는 간접적인 작용에 의해 내분비계를 통합적으로 조절하는데 관여하는 것 같다. PTTH의 분비는 곤충의 종류, 환경요인등에 따라 다양하게 조절되어 지므로 몇 가지 주요한 요인으로 나누어 기술해 보면,

첫째, 자기감수 및 기계감수 자극에 의한 PTTH의 분비 조절이다. 흡혈성곤충인 *Rhodnius prolixus*은 단 한번의 흡혈에 의해 급격하게 체중이 증가하며, 이 때 복부팽창정보가 감각신경을 통해 뇌에 전달되어 PTTH가 방출되어 탈피를 한다. 그러나, 탈피에 충분한 영양분이라도 조금씩 흡혈하여 복부가 팽창되지 않으면 탈피를 하지 못한다(Steele, 1978). 또한, 풀무치는 먹이의 식하량을 인후벽이 감지하고 이 정보를 전방신경절을 거쳐 뇌에 보내어 PTTH를 방출시킨다 (Clarke & Langley, 1963). 이외에 곤충의 크기 (노린재목의 *Oncopeltus fasciatus*), 상치 (*Galleria melnonella*)등도 PTTH의 분비 조절에 관여한다.

둘째, 온도 자극에 의한 PTTH의 분비 조절이다. *Cecropia*잠의 경우 휴면용을 장기간에 걸쳐 저온처리를 하면 뇌에서 PTTH 활성이 촉진되어 휴면이 각성된다 (Williams, 1956).

셋째, 광주기에 의한 자극이다. *Manduca sexta*를 비롯한 대다수 나비목에 있어서 정상발육의 경우 PTTH는 24시간의 명암주기중 특정시기(gate라고 함)

에만 방출되도록 하는 소위 circadian clock에 의해 지배되어 분비가 조절되어 진다(Truman & Riddiford, 1974; Fujishita & Ishizaki, 1981). 또한 *Antheraea*는 광주조건이 12시간인 단일환경에서는 용휴면이 유기되고 광주조건이 17시간 이상인 장일환경에서는 성충이 된다 (Williams & Adkisson, 1964). 누에를 인공사료 육할 경우 명과 암 리듬을 도입하면 탈피가 매우 제일해 지는데 이것은 각 유충령기의 일정시기에 암자극이 뇌를 자극하여 PTTH를 분비시켜줬기 때문이다 (驚田, 1981a, b).

마지막으로서, 다른 호르몬에 의해 분비가 조절되는 경우이다. *Munduca sexta*종령의 어린 유충의 뇌는 JH에 의해 활성이 억제되지만 성숙유충 체중의 약 1/2 정도 (약 5 g)로 발육하면 알라타체는 JH의 분비 기능을 상실한다. 이 때부터 24시간 후에는 체내의 JH가 소실하므로 뇌는 JH의 억제에서 풀려 PTTH를 방출하여 용화에 이르게 된다 (Nijhot & Williams, 1974). 또한 20-hydroxyecdysone이 뇌의 신경분비세포를 자극하여 PTTH의 합성 또는 방출에 관여하는 것으로 알려졌다(Agui & Himura, 1977).

그러나, PTTH의 분비는 특정한 요인에 의해서만 조절되기 보다는 오히려 일련의 환경조건, 신경을 통한 자기감수 및 기계감수 자극, 내분비계가 상호 복합적으로 작용하여 조절되어 진다.

2. 휴면호르몬

곤충은 발육시기를 통하여 미리 부적당한 환경을 예견하고 이에 대처하기 위한 적극적인 능력을 발전시켰다. 즉 발육을 정지시키고 또한 매우 생력적인 에너지 소비체제를 유지하는데 이러한 생리현상을 휴면(Diapause)이라고 한다.

휴면현상의 발현은 유전적으로 정해져 있으며, 곤충은 29목중 25목이 휴면을 하며 일반적으로 각 곤충들은 알, 유충, 용, 성충중 특정시기에 휴면을 일으키지만 발육단계를 중복하거나 동일 발육단계에서도 몇 차례 휴면을 하는 등 (Table 2) 매우 다양한 생태형을 나타낸다 (Sehnal,1985). 따라서, 휴면은 각 곤충마다 독자적으로 그 기작이 발생되었으며, 휴면을 조절하는 기작도 다양할 것이다. 여기서는 최근 구조가 밝혀진 누에의 휴면호르몬을 중심으로 곤충의 휴면현상과 내분비의 조절에 대하여 기술한다.

1) 곤충 휴면과 호르몬의 제어기구

일반적으로 곤충의 휴면형은 난휴면, 유충휴면, 용휴면, 성충휴면으로 구별하며, 각각의 휴면현상의 유도 및 각성에 관여하는 내분비물질은 그 성분과 양이

Table 2. Diapausing stages occurring dormancy according to the insect orders.

Order	Diapausing stages	Order	Diapausing stages
Archeaognatha	Egg	Zygentoma	Egg
Ephemeroptera	Egg, Larva	Blattaria	Larva (rare)
Mantodea	Egg	Grylloblattodea	Egg, Larva, Imago
Orthoptera	Egg, Larva, (Imago)	Phasmida	Egg
Isoptera	-	Dermaptera	Imago
Embioptera	Larva	Plecoptera	Egg, Larva
Zoraptera	?	Heteroptera	Egg, Larva, Imago
Homoptera	Egg, Larva, Imago	Thysanoptera	?
Psocoptera	Larva	Phthiraptera	Larva, Imago
Strepsiptera	?	Coleoptera	Egg, Larva
Raphidioptera	Larva		Pupa, Imago
Neuroptera	Larva, Prepupa, Imago	Megaloptera	Larva
Siphonaptera	Larva, Pupas, Imago	Mecoptera	Prepupa
Trichoptera	Various stages	Diptera	Various stages
Hymenoptera	Larva, Prepupa	Lepidoptera	Various stages

Table 3. Endocrine organ and hormone associated with insects dormancy.

	Diapause type	Endocrine organ	Hormone
Egg	Induction termination	SG	Secretion of DH
		CA	Maintenance of JH
Larva	Induction Termination	Br-PG	Secretion of PTTH and Ecd
		Br-PG	Terminating secretion of PTTH and Ecd
Pupa	Induction Termination	Br-PG	Secretion of PTTH and Ecd
		CA	Terminating secretion of JH
Imago	Induction Termination	CA	Commencing secretion of JH

Index : SG-Suboesophageal glandlion, CA-Corpora allata, Br-Brain, PG-Prothoracic gland, DH-Diapause hormone, JH-Juvenile hormone, PITH-Prothoracicotropic hormone, Ecd-Ecdysteroid

각기 다르다 (Table 3).

(1) 난휴면

곤충에서 난휴면을 하는 종수는 약 40%에 달하며, 난휴면이라 하더라도 초기 포배엽형성기로부터 부화 직전까지 휴면에 들어가는 단계는 종에 따라 매우 다양하므로 휴면을 지배하는 내분비기구도 매우 다르다. 즉 반전기 직전에 휴면에 들어가는 *Aulocara ellioti*는 유약호르몬 (JH)에 의해 휴면이 각성되며 (Neumann-Visscher, 1976), 또 부화 직전에 휴면하는 곤충의 휴면성은 용형의 뇌-전흉선계의 내분비기구에 의해 지배된다.

배발생 초기 환경에 의해 휴면이 유도되며 가장 휴면 기작이 잘 밝혀진 누에의 난휴면은 따로 기술하기로 한다.

(2) 유충휴면

유충휴면은 나비목을 비롯하여 파리목, 벌목, 딱정

벌레목, 풀잠자리목, 잠자리목, 메뚜기목, 매미목, 노린재목, 강도래목에서 나타나며, 주로 알라타체의 활성 유무에 의해 일어난다.

유충휴면은 알라타체의 활성이 노숙유충이 되어도 소실하지 않고 일정한 수준의 JH를 유지함으로써 일어나며, 알라타체의 기능이 저하하고 이어서 Ecdysteroid가 분비되면 휴면 각성이 일어나게 된다(Yagi, 1981; Chippendale & Turnen, 1981)

(3) 용휴면

용휴면을 하는 곤충들은 주로 나비목과 파리목에서 볼수 있으며, 뇌와 전흉선계가 휴면을 지배한다.

휴면의 개시는 유충기의 단일조건이 용화때 뇌를 불활성화시키면 PTTH가 방출되지 않아 전흉선을 자극하지 못하므로 Ecdysteroid가 부족한 상태로 되어 성충화가 되지 못하여 휴면에 들어 간다. 반면에 휴면의 각성은 저온이나 장일조건을 경험하게 되면 뇌가

활성화되므로 PTHH의 자극에 의해 전홍선이 활성화되어 Ecdysteroid가 분비되기 때문에 일어난다(Berry, 1981).

(4) 성충휴면

성충휴면은 딱정벌레목을 비롯한 나비목, 파리목, 매미목, 노린재목, 메뚜기목, 풀잠자리목, 날도래목등에서 보여진다.

성충휴면도 유충휴면과 같이 알라타체의 활성 유무에 의해 일어나지만 그 양식은 반대이다. 즉 성충우화후 알라타체가 활성화가 되지 않아서 JH가 결여되면 난성숙이 일어나지 않고 휴면(생식휴면)에 들어간다. 그러나, 일정한 자극을 받게되어 자극이 뇌를 경유하여 알라타체를 활성화시키면 JH가 분비되어 휴면이 작성 된다 (De Kort, 1981).

2) 누에의 휴면호르몬

Fukuda (1951)와 Hasegawa (1951)는 각각 실험형 태학적연구에 의해 식도하신경절이 휴면호르몬(Diapause hormone: DH)을 분비하는 기관임을 처음으로 밝힌 이후 식도하신경절의 구조와 기능에 대해 많은 연구를 수행하였다 (Fukuda & Takeuchi, 1967; Park, 1973).

Sato등(1994)은 뇌를 비롯하여 흉부신경절, 복부신경절등 각종 조직간에 DH-PBAN mRNA(Diapause hormone-pheromone biosynthesis activating neuropeptide mRNA)의 분포를 검토했고 DH-PBAN mRNA는 식도하신경절의 신경분비세포에서만 관찰되어 이를 휴면호르몬생산세포(Diapause hormone producing cell)라고 명명하였다. 이 세포들은 식도하신경절의 큰턱부분에 4개, 작은턱부분에 6개, 아래입술부분에 2개로서 12개가 존재하며, 세포의 크기는 약 20 μm정도라고 하여 누에에서 식도하신경절이 휴면호르몬을 합성, 분비하는 유일한 휴면유도기관임을 확인하였다(Fig. 4).

휴면호르몬의 추출은 Hasegawa (1957)에 의해 누에 번데기의 뇌-식도하신경절 복합체를 사용하여 처음으로 시도되었다. 그 후, 다량의 수컷 성충 두부의 추출물을 일련의 column chromatography를 이용하여 휴면호르몬의 분리, 정제를 계속하여 휴면호르몬은 DH A(3,300 Da)와 DH B(2,000 Da)의 2종류가 존재하며 이 물질은 14종의 아미노산으로 구성된 peptide 인 것으로 추정(Isobe et al., 1973, 1975, 1976; Kubota et al., 1976, 1979)하였을 뿐 완전한 구조를 밝히지는 못하였다.

Imai등(1991)은 용 1일째의 식도하신경절과 흉부제 1신경절에서 휴면호르몬을 성공적으로 분리하고

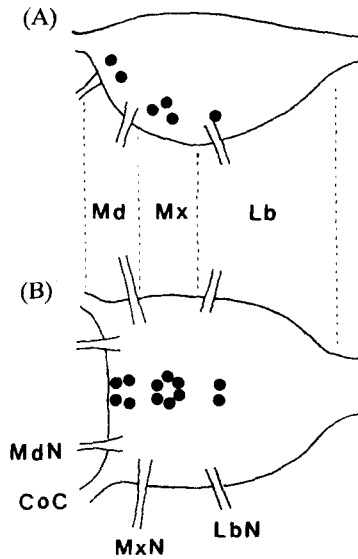


Fig. 4. Schematic diagram of the distribution of diapause hormone producing cells in suboesophageal ganglion. (A) Lateral view; (B) ventral view. The diagram was based on the observation on in situ hybridized SGs of Day 0 pupae. DHCs are shown by filled circles. CoC, circumoesophageal connective; Md, mandibular neuromere; Mx, maxillary neuro mere; Lb, labial neuromere, MdN, mandibular nerve; Mxn, maxillary nerve, LbN, labial nerve (Source: Y. Sato 1994).

이 호르몬의 일차구조는 24개의 아미노산으로 구성된 분자량이 2645 Da임을 확인하고 이를 BomDH-1[19cys] 라고 하였으며, Sato등 (1992)은 분자생물학적 방법에 의해 아미노산 19번째위치의 cys가 trp으로 대체된 새로운 휴면호르몬이 있음을 보고하고 이를 BomDH-1[19Trp]이라고 하였다 (Fig. 5). 한편, 휴면호르몬 cDNA의 구조해석의 결과 휴면호르몬은 단일 peptide로 전사되는 것이 아니고 휴면호르몬을 비롯한 PBAN (Pheromone biosynthesis activating neuropeptide:PBAN) 및 3종의 SGNP(α-,β-,γ- SG-neuropeptide: SGNP)을 동시에 생합성하는 polyprotein전구체로서 전사, 번역되어 짐이 밝혀졌다(Sato et al., 1993).

휴면호르몬 (DH-PBAN)유전자의 구조는 약 8kb이며 6개의 exon으로 구성되어 있으며 DH는 제1-제2 exon에서, PBAN은 제4-제5 exon에서 코드되어지며 유전자 배열은 게놈당 1개 존재한다 (Xu et al., 1995). 이 유전자는 누에 제 11연관군의 -2.1에 좌위

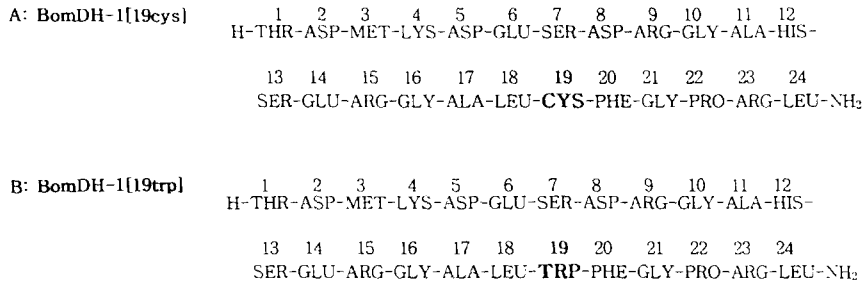


Fig. 5. Two types of complete amino acid sequence of diapause hormone.

하고 있다.

3) 누에 휴면의 제어기구

누에의 난휴면은 다른 곤충의 휴면에 관여하는 내분비계에서 분비되는 호르몬과는 달리 식도하신경절의 신경분비세포에서 합성, 분비되는 독특한 호르몬인 휴면호르몬에 의해서 지배된다.

2화성 계통의 누에는 온도와 광주조건에 의해 화성이 결정되어지는데, 즉 알을 15°C, 단일조건에서 발생하여 (저온단일최칭) 성장한 성충이 산란한 알은 모두 비휴면란이 되는데 반해 25°C, 장일조건에서 발생시킨 (고온장일최칭) 성충이 산란한 알은 모두 휴면란이 된다.

이러한 휴면현상은 휴면감응기인 배자발생기 및 초기유충기에 경험한 고온, 장일조건 등의 환경요인이 뇌속에 축적되어 있다가 난황형성기에 뇌가 식도하신경절을 자극하면 식도하신경절에서 휴면호르몬을 혈림프로 방출하고 이를 난소를 통해 알이 흡수하여 휴면이 유도된다는 (Yamashita and Hasegawa, 1985) 가설이 일반적으로 수용되고 있다 (Fig. 6).

최근, Xu등 (1995)은 고온최칭으로 휴면화한 개체와 저온최칭으로 비휴면화한 개체를 대상으로 배자기에서 용전기까지 식도하신경절의 DH-PBAN mRNA 함량을 비교 측정하고 DH-PBAN 유전자의 발현은 배발생기에 받았던 온도에 의해 조절됨을 명확히 하였다.

휴면의 각성은 휴면란속에 존재하던 휴면호르몬이 분해, 소실되어 호르몬의 수준이 낮아지므로서 일어난다 (甲斐, 1977).

이상에서와 같이 누에 난휴면의 조절기작은 유일하게 휴면호르몬에 의해서만 일어나며, 유도와 각성은 호르몬의 양적 변동에 의해 조절되어진다 하겠다. 그러나 누에의 휴면 각성은 Ecdysteroid의해 지배된다는 보고 (Gharib et al., 1981)나 측심체 및 알라타체가 누에의 휴면성을 지배한다는 (Morohoshi &

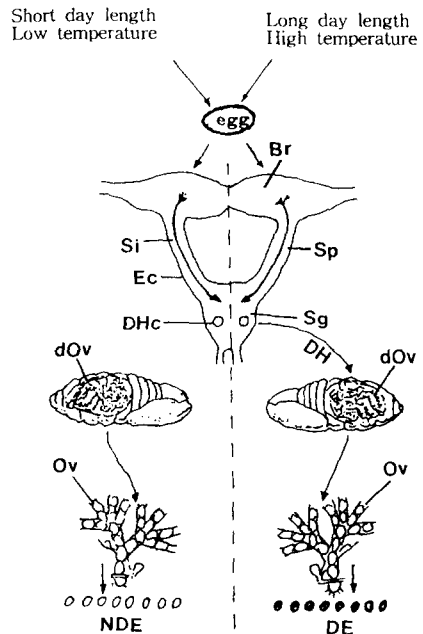


Fig. 6. Hormonal control of the egg diapause of silkworm.

Ohshiki, 1969; Takeda, 1977) 결과들이 보고되어 누에의 난휴면에 관한 내분비기작의 해명에는 더욱 많은 연구 결과가 축적되어야 할 것으로 생각된다. 특히, 배자기에 수용한 환경요인이 후배자발생동안 뇌나 식도하신경절로 어떻게 축적되고 전달되는지는 여전히 해명되지 않고 있는 실정이다.

4) 휴면호르몬의 작용

누에의 휴면성은 난황형성기에 식도하신경절에서 분비되는 휴면호르몬이 난소에서 작용하여 결정되므로 난소가 유일한 표적기관이다.

누에 휴면란의 glycogen량은 비휴면란에 비해 약 35%정도 많으며 (Chino, 1957), 휴면란의 glycogen

축적은 혈림프 trehalose가 glycogen합성효소인 난소 trehalase의 활성화에 의해 이루어 진다. 난소에서의 휴면호르몬은 난소 trehalase 유전자의 전사를 자극함으로써 (Su *et al.*, 1994) trehalase의 활성화를 조장하여 glycogen의 축적을 용이하게 하며, 아울러 휴면을 유도한다 (Ikeda *et al.*, 1993).

한편, 휴면란에서의 glycogen은 휴면 개시와 동시에 sorbitol과 glycerol로 전환되며, 휴면이 각성되며는 2종의 당 알콜에서 glycogen이 재합성되어져 (Chino, 1958), 알에 존재하는 휴면호르몬이 탄수화물 대사에 관여한다.

휴면호르몬은 혈림프에 있는 3-hydroxykynurenine (3-OHK)을 난소로의 수송 및 축적과 ommochrome으로 전환을 자극하여 휴면란의 장액막을 착색시키는 작용을 한다 (Ogawa & Hasegawa, 1975).

Esterase A는 난황세포를 용해하여 배발생의 개시 즉 휴면각성에 관여하는데 이 효소의 활성은 비휴면란에서는 높으며, 휴면란에서는 낮다(Kai & Hasegawa, 1973; Kai & Nishi, 1976).

휴면호르몬은 esterase A의 활성을 저해하는 작용을 하기 때문에 휴면호르몬을 처리하면 휴면에 들어간다 (Kai & Hasegawa, 1972; Delinger, 1985). 그러나, 휴면호르몬에 의한 Esterase A의 조절기구에 대해서는 불명한 점이 많다.

결 론

곤충의 생활환을 완전히 이해하기 위해서는 관련 된 각종 호르몬의 상호작용이나 신경과 호르몬간의 상호관계등이 규명되어야만 한다. 현재까지 곤충 내분비의 제어기구와 작용에 대한 이해는 주로 연구 결과의 축적이 많았던 JH나 Ecdysteroid의 조절에 의해 이루어져 왔으나, 최근 들어서는 누에의 뇌 및 휴면호르몬의 구조 결정과 유전자 해석이 밝혀짐에 따라 곤충의 내분비 제어기구를 분자수준에서 해명할 수 있게 되어 멀지 않은 장래에 총체적인 전모가 밝혀질 것으로 생각된다. 그러나, 누에 PITH의 경우 전흉선에서의 수용체 동정, 입체구조의 해명등과 휴면호르몬의 수용체 및 유전자 발현조절등 이들 호르몬의 기능에 대해서는 여전히 규명되어야 할 점이 많으므로 집중적인 연구가 수행되어야 할 것이다. 한편, 누에의 PITH와 휴면호르몬에 관련된 일련의 결과들은 새로운 전흉선자극호르몬과 휴면호르몬의 합성 개발을 비롯하여 이들 호르몬에 대한 항호르몬의 개발 및 호르몬의 대량 생산등을 가능하게 하여 잠종의

안정적 공급, 해충방제의 이용등 산업화로의 활용을 촉진시킬 것으로 생각된다.

인용문헌

- Agui N. and Himura K. (1977) *Gen. Comp. Endocrinol.* **33** : 467-472.
- Berry S. J. (1981) *Entomol. Gen.* **7** : 233-243.
- Chino H. (1957) *Embryologia* **3** : 295-316.
- Chino H. (1958) *J. Insect Physiol.* **2** : 1-12.
- Chippendale G. M. and Turunen S. (1981) *Entomol. Gen.* **7** : 223-231.
- Clarrke K. V. and Langley P. A. (1963) *J. Insect Physiol.* **9** : 423-430.
- Delinger D. L. (1985) In *The Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology* (Kerkut G. A. and L. I. Gilbert eds), Pergamon Press, Oxford, Vol. **8** : pp. 353-418
- De Kort C. A. D. (1981) *Entomol. Gen.* **7** : 261-171.
- Fusishita M. and Ishizaki M. (1981) *J. Insect Physiol.* **27** : 121-128.
- Fukuda S. (1951) *Proc. Jpn Acad.* **27** : 672-677.
- Fukuda S. and Takeuchi S. (1967) *Proc. Jpn Acad.* **43** : 51-56.
- Gharib B., Legay J. M. and De Reggi, M. (1981) *J. Insect Physiol.* **27** : 711-713.
- Hasegawa K. (1951) *Proc. Jpn Acad.* **27** : 667-671.
- Hasegawa K. (1957) *Nature* **179** : 1300-1301.
- Ikeda M., Su, J. H., Saito H., Imai K., Sato Y., Isobe M. and Yamashita O. (1993) *J. Insect Physiol.* **39** : 889-895.
- Imai K., T. Konno, T. Nakazawa Komiya T., Isobe M., Koga K., Goto T., Yaginuma T., Sakakibara K., Hasegawa K. and Yamashita O. (1991) . *Proc. Jpn Acad. Ser. B* **67** : 98-101.
- Ishibashi J. (1994) *Biochemistry* **33** : 5912-5919.
- Isobe M., K. Hasegawa and Goto T. (1973) *J. Insect Physiol.* **19** : 1221-1239.
- Isobe M., K. Hasegawa and Goto T. (1975) *J. Insect Physiol.* **21** : 1917-1920.
- Isobe M., Hasegawa K., Kubota I. and Goto T. (1976) *Agric. Biol. Chem.* **40** : 1189-1199.
- 甲斐英則 (1977) *日蠶雜* **46** : 239-245.
- Kai H. and K. Hasegawa (1972) *J. Insect Physiol.* **18** : 133-142.
- Kataoka H. (1987) *Agric. Biol. Chem.* **51** : 1067-1076.
- Kawakami A., Kataoka H., Oka, T., Mizoguchi A., kimura M., Adachi T., Iwami M., Nagasawa H., Suzuki A. and Ishizaki H. (1990) *Science* **247** : 1333-1335.
- Kobayashi M. and Kirimura J. (1958) *Nature* **181** :

- 1217.
- Kopec S.(1928) Biol. Bull. **42** : 323-342.
- Kubota I., Isobe M., Goto T. and Hasegawa K. (1976) Naturforsch. **31c** : 132-134.
- Kubota I., Isobe M., Imai K., Koto T., Yamashita, O. and Hasegawa, K. (1979) Agric. Biol. Chem. **43** : 1075-1078.
- Mizoguchi A., Oka T., Kataoka H., Nagasawa H., Suzuki A. and Ishizaki H. (1990) Devel. Growth Deffer. **32** : 591-598.
- Morohoshi S., Oshiki T. and Kikuchi, I. (1977) Proc. Jpn Acad. **53**: 199-203.
- Morohoshi S. and Ohshiki T. (1969) Nature **213** : 737.
- Nagasawa H., Kataoka H., Isogai A., Tamura S., Auzuki A., Mizoguchi A., Fujiwara Y., Takehashi S. Y. and Ishizaki H. (1986) Proc. Natl. Acad. Sci. USA **83** : 5840-5843.,
- Neumann-Visscher S. (1976) Cell Tiss. Res. **174** : 433-452.
- Nijhot H. F. and Williams C. M. (1974) J. Exp. Biol. **61** : 481-491.
- Ogawa H. and Hasegawa K. (1975) Insect Biochem. **10** : 589-593.
- Park K. E.(1973) J. insect Physiol. **19** : 293-302.
- Sato Y., Nakazawa Y., Menjo N., Imai K., Komiya T., Saito H., Shin M., Ikeda M., Sakakibara K., Isobe M. and Yamashita O. (1992) Proc. Jpn Acad. Ser. B **68** : 75-79.
- Sato Y. Oguchi M., Menjo N., Imai K., Saito H., Ikeda M., Isobe M. and Yamashita O. (1993) Proc. Natl. Acad. Sci. USA **90** : 3251-3255.
- Sato Y., Ikeda M. and Yamashita O. (1994) Com. Endocrinol. **96** : 27-36.
- Sehnal F.(1985) In Comprehensive, Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology.(Kerkut G. A. and L. I. Gilbert eds), Pergamon Press, Oxford, Vol.2 : pp. 1-86.
- Steele C. G. H.(1978) In Comparative Endocrinology(Gaillard, P. J. and H. H. Boer eds) Elsevier/North-holland, Amsterdam, pp. 327-330.
- Su Z. H., Ikeda M., Sato Y., Saito H., Imai K., Isobe M. and Yamashita O. (1994) Biochim. Biophys. Acta **1218** : 366-374.
- Suzuki A., Nagasawa H., Kataoka H., Hori Y., Isogai A., Tamura S., Guo F., Zhong X., Ishizaki H., Fujishita M. and Mizoguchi A. (1982) Agric. Biol. Chem. **46** : 1107-1109.
- Takeda S. (1977) Appl. Entomol. Zool. **12** : 80-82.
- Truman J. W. and Riddiford L. M. (1974) J. Exp. Biol. **60** : 371-382.
- 鷲田純彦 (1981a) 日蠶雜 **50** : 134-140.
- 鷲田純彦 (1981b) 日蠶雜 **50** : 506-512.
- Williams C. M. (1956) Biol. Bull. **110** : 201-218.
- Williams C. M. and Adkisson P. L. (1964) Biol. Bull. **127** : 511-525.
- Xu W. H., Sato Y., Ikeda M. and Yamashita O. (1995) Biochim. Biophys. Acta **73**-79.
- Xu W. H., Sato Y., Ikeda M. and Yamashita O. (1995) J. Biol. Chem. **7** : 1-5.
- Yagi S. (1981) Entomol. Gen. **2** : 213-221.
- Yamashita O and Hasegawa K. (1985) In Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology(Kerkut G. A. and L. I. Gilbert eds). Pergamon Press, Oxford, Vol. **1** : pp. 407-434.