

論文の内容の要旨

論文題目 植食昆虫が植物の化学防御を打破して食害するメカニズムに関する研究

氏名 今野 浩太郎

本研究では、イボタという植物が、植食動物に対し強いタンパク質架橋変性活性・栄養低下活性により化学防御をしていること、これに対抗してイボタを専門に食べる昆虫が、消化液中にグリシンなどのアミノ酸を分泌してイボタのタンパク質架橋変性活性を阻止して食べていることを発見し、この現象の化学メカニズムを解明した。

1. 鱗翅目幼虫消化液中におけるグリシンの存在と分泌生理

イボタガ・サザナミスズメ・カイコを始めとする多くの植食性鱗翅目幼虫や一部膜翅目幼虫の中腸内容物や消化液中に 5mM~100mM の高濃度の遊離グリシンが存在していた。タンパク質やアミノ酸を含まない人工飼料を与えた幼虫中腸内容物や、幼虫を1日間絶食させてから嘔吐させ採取した消化液中にも、他の遊離アミノ酸は含まれていないのに遊離グリシンだけが高濃度で存在していたことから、このグリシンは消化管内腔に分泌されているものと推測された。50mM に及ぶ高濃度のグリシンが嘔吐させた消化液中に存在したイボタガ幼虫においては、消化管内腔のグリシン濃度は中腸の前半で高く後半で低くなっていた。中腸前半におけるグリシン濃度は、血リンパ液における濃度よりも高かった。また ^{15}N で標識したグリシン・アラニン・リジン・グルタミン酸等のアミノ酸を血体腔内に注射し 0.5~2 時間後の消化管内腔における ^{15}N 量を測定したところ、 ^{15}N -グリシンを注射した場合のみ、注射した ^{15}N 量の 30%程度が消化管内腔から検出された。またこの場合、 ^{15}N の濃度は中腸の前半で高く後半で低く、グリシンの消化管内濃度分布とほぼ一致して

いた。これに対し、 ^{15}N で標識した他のアミノ酸を注射したときには、 ^{15}N は中腸内からほとんど検出されなかった。このことは、イボタガにおいてグリシンが、血リンパ液から中腸細胞に取り込まれ、消化管内腔にむけて選択的かつ能動的に分泌されていることを示唆していた。

2. 鱗翅目幼虫の消化液中グリシン濃度と寄主植物の関連性

鱗翅目幼虫消化液に存在する高濃度の遊離グリシンの生理的役割が、昆虫の寄主植物と関連があるか否かを調べるため、様々の鱗翅目幼虫について消化液中のグリシン濃度を比較した。その結果、消化液中のグリシン濃度はその昆虫種が食べている寄主植物と密接な関連があり、その昆虫種が所属している分類群とは関係がなかった。イボタ (*Ligustrum obtusifolium*) というモクセイ科の低木の葉を寄主としているイボタガ (*Brahmaea wallichii* イボタガ科)、サザナミスズメ (スズメガ科)、ホシシャク (シャクガ科)、コクロハバチ (膜翅目広腰亜目ハバチ科) などの幼虫は、分類上遠く隔たっているにもかかわらず、共通して 50~100mM に達する高濃度のグリシンが消化液中に存在していた。一方、サザナミスズメと同じスズメガ科に属していても、イボタを寄主としていないウンモンズズメなどの幼虫の消化液中には、グリシンは全く存在していなかった。

3. イボタ葉のタンパク質架橋変性活性と消化液中グリシンの阻止作用

イボタの葉が特殊な性質を持っているか調べたところイボタの葉は極めて強いタンパク質架橋変性活性を持っていることが判明した。すなわち、タンパク質をイボタ葉抽出液にさらして処理すると、タンパク質は架橋され高分子化されると同時に、タンパク質中のリジン含量が減りタンパク質は栄養価をほとんど失っていた。このためイボタに生理的な適応をしていない一般の昆虫はそのままではイボタを食べても成長できず、イボタ葉のタンパク質架橋変性活性とこの活性に付随するリジンを減少させる作用はイボタの植食昆虫に対する化学防御であることが示唆された。ところが、イボタを寄主としているイボタガなどの昆虫の消化液の条件を模倣し、イボタ葉抽出液に 1% のグリシンを添加したところ、タンパク質架橋変性活性とリジンの減少が完全に阻止された。このことより、イボタが、タンパク質架橋変性活性で自らの栄養価を低下させて防御している一方で、イボタに特化しているイボタガなどのスペシャリストの幼虫は、消化液中にグリシンを分泌し、イボタの化学防御であるタンパク質架橋変性活性を打ち破って食べていることが示唆された。

4. イボタ葉タンパク質架橋変性活性の化学メカニズム

上記の現象の詳細な化学メカニズムを調べた。イボタの葉は、生重の 3% にも及ぶ多量のオレウロペインというフェノール性のイリドイド配糖体を、タンパク質変性物質の前駆体として含んでいた。オレウロペインそのものはタンパク質変性活性を全く持たず、植物体に危害を及ぼすことなく安定な状態で葉細胞に蓄えられていた。しかし、葉が昆虫など食害等によって破壊されると、葉細胞のオルガネラ画分に含まれている β -グルコシダーゼや

ポリフェノールオキシダーゼなどの活性化酵素が基質であるオレウロペインと混合し、オレウロペインを非常に強いタンパク質架橋変性物質に変換することが明らかになった。ポリフェノールオキシダーゼはオレウロペインのジヒドロキシフェノール部分を、 β -グルコシダーゼはオレウロペインのイリドイド配糖体部分を活性化することがわかった。特に、オレウロペインに対して特異性が高いイボタの葉に含まれる β -グルコシダーゼが、オレウロペインのイリドイド配糖体部分のグルコースを切り落とすと、イリドイド配糖体部分は化学的に活性なグルタルアルデヒド様構造に変換され、この部分がタンパク質のリジン残基の側鎖にあるアミノ基と共有結合し、タンパク質分子を架橋変性することが判明した。この結果、タンパク質のリジン含量は減少し、昆虫にとっての栄養価も失われることが明らかになった。また、オレウロペイン以外のアウクビンやゲニポシドなどのイリドイド配糖体も、 β -グルコシダーゼによって同様に活性化されタンパク質変性活性を示すことから、多くの植物に含まれる多様なイリドイド配糖体が植食昆虫に対する防御的役割をもつことが示唆された。

5. グリシンのタンパク質架橋変性阻止活性の化学メカニズム

イボタを専門に寄主にする昆虫が、消化液中に分泌している遊離グリシンは、そのアミノ基で、活性化されたオレウロペインと結合することがわかった。タンパク質のリジンの側鎖にあるアミノ基と、遊離グリシンのアミノ基は競合関係にあり、このため、タンパク質架橋変性活性が防がれることが判明した。また、グリシン以外でもアミノ基を有するGABA、 β -アラニン、アラニン、プロピルアミンやアンモニウムイオンなども、イボタの葉のタンパク質架橋変性活性を阻止する作用を持っていた。実際、ウラゴマダラシジミやシマケンモンなどのイボタを専門に食べる昆虫の消化液中には、グリシンの代わりにそれぞれGABAや β -アラニンが特異的に多量に存在していた。イボタを寄主とする昆虫の消化液中に多量の存在が確認されているグリシン、GABA、 β -アラニンなどのアミノ酸は、消化液中に存在していなかったアラニンに比べて変性阻止活性が強く、1/5量以下で同等の変性阻止作用を示した。

以上の結果は、イボタという植物が植食昆虫に対してタンパク質架橋変性物質前駆体であるオレウロペインと活性化酵素である β -グルコシダーゼを組み合わせた強力な化学防御機構を備えていることを示す一方で、イボタを食べる複数の分類群の異なる植食昆虫が、グリシン、GABAなどのアミノ酸を消化液に分泌しタンパク質架橋変性活性を阻止していることを示している。共通の原理に基づいた有効な化学的な適応策が、系統的に遠く隔たった昆虫の間で、異なる分子を用いて発達してきたことは、これらの昆虫側の適応が独立に進化してきたことを示唆している。また、このことは、昆虫の植物に対する化学的な適応機構における平行進化の興味深い一例であると思われる。本研究の結果は、植物と植食昆虫の間に複雑な化学反応を駆使した防御機構や適応機構による攻防関係が存在していることを明確な形で示すものである。

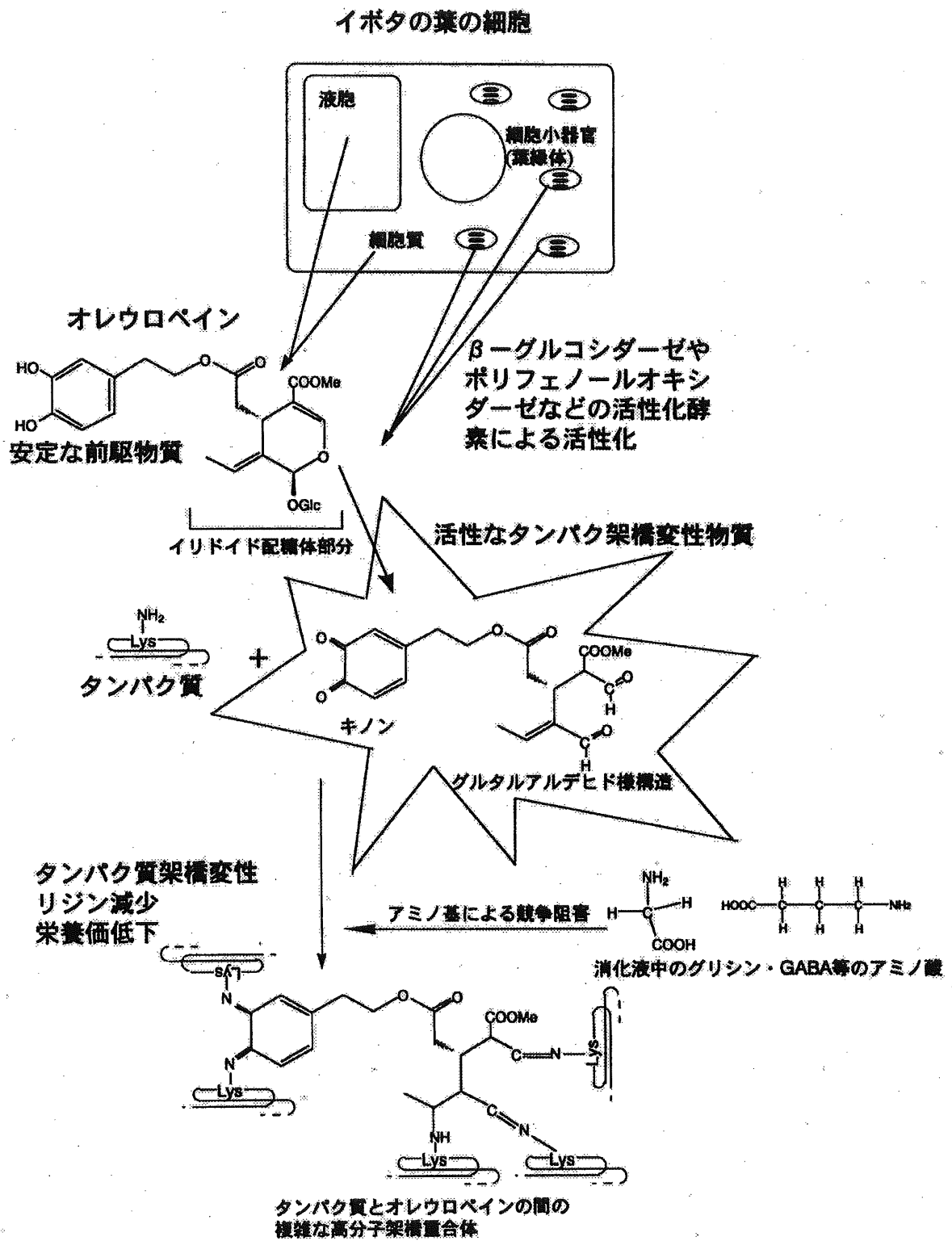


図1 イボタ葉のタンパク質変性架橋活性とイボタを寄主とする植食昆虫消化液中グリシンがこれら活性を阻止する作用の総合化学モデル