

昆虫－植物間の化学的相剋を活かした次世代型農業害虫管理

吉永直子（京都大学 農学研究科）

yoshinaga.naoko.5v@kyoto-u.ac.jp

人類の農耕より遥かに古い起源を持つ植物と昆虫は、互いに周到な化学戦略を競ってきた。その知財ともいべき植物防御物質のニコチンやピレスロイドを害虫管理に利用したのが殺虫剤の始まりで、今日に至るまで様々な植物由来の未知有用成分の探索は続いている。近年では、化合物ではなく植物と昆虫、それをとりまく他の生物の生態学的関係に着目し、その関係性をそのまま害虫管理へ応用する方策も模索されている。その例が天敵農薬や三者間相互作用（後述）である。これらは環境負荷の少ない持続的農業として期待されるが、実効性を上げるには生態学的基盤だけでなく生物間に介在する化学物質を分子レベルで明らかにする必要がある。本稿では農業害虫として知られるハスモンヨトウの防除を念頭に、ハスモンヨトウと植物の相互作用、特に解毒と栄養代謝について明らかにした点を述べる。

はじめに

農業害虫が爆発的に増殖するのは、優れた解毒能力に加えて、圃場の栄養環境が極めて好条件なためである。昆虫の解毒能力は栄養条件に依存し、貧栄養条件下では解毒能力は著しく低下する。慣行農法は強力な毒でもって害虫を撲滅することに力点を置いてきたが、幼虫体内の代謝の均衡を崩せば、より温和な条件で農業害虫の生育制御ができる可能性がある。このような着眼点から、鱗翅目幼虫の栄養／解毒代謝のクロスリンクに関わる因子（FACs、イリドイド類）に注目した。

脂肪酸・アミノ酸縮合物（FACs）

鱗翅目幼虫腸内に含まれる不飽和脂肪酸とグルタミンの縮合物（FACs、図1）は、植物の間接的防御応答を誘導する昆虫由来エリシターとして発見された¹⁾。図2のように、シロイチモジヨトウに食害されたトウモロコシはテルペン等の揮発成分を放出し、幼虫の天敵である寄生蜂がこの匂いを手がかりに幼虫を発見する。この三者間相互作用の鍵となるのが、植物が食害を検知する鍵化合物すなわちエリシターであり、FACsと総称される。シロイチモジヨトウに限らず、これまでに多くの鱗翅目幼虫の唾液からFACsを同定した²⁾。

昆虫自身に不利に働くエリシターを幼虫が持っている理由は長い間わかっておらず、腸内共生菌が作っているという仮説があり、消化吸收を助ける界面活性剤であると推測されてきた。我々は農業害虫ハスモンヨトウにおいてLCMS、NMR、RIなどを用いた各種ラベル体追

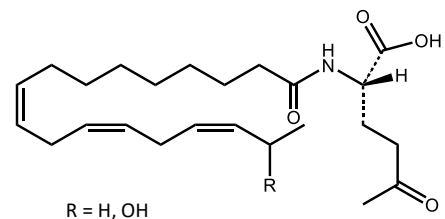


図1 FACsの構造



図2 三者間相互作用

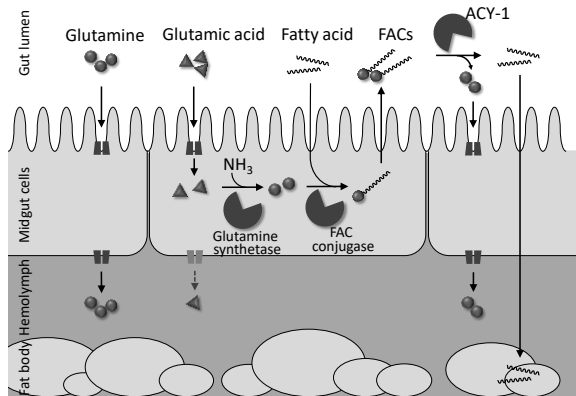


図3 幼虫腸内のFACs代謝経路

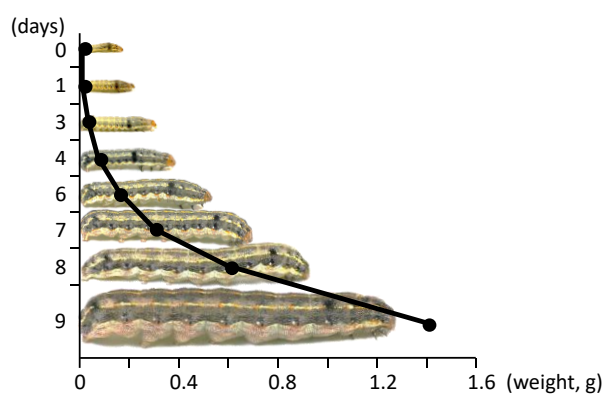


図4 幼虫の体サイズと体重増加

跡実験により、体内におけるFACsと関連化合物の複雑な動態を明らかにした(図3)。これによりFACsの生合成はグルタミン合成と直接的に関わっていることが示唆され、さらに窒素同化効率もFACsの生合成によって上昇することを示した。農業害虫として注目されるハスモンヨトウ、オオタバコガといった暴食性の広食性幼虫にとって窒素吸収効率は極めて重要で、窒素栄養価の低い植物を餌としながらもわずかな日数で驚異的な成長曲線を描く(図4)。齢が上がる度に解毒能力が強まると共に寄生蜂への耐性もできることが知られており、その成長を支える窒素代謝機構としてFACsが重要な役割を果たしているために、天敵に発見されるリスクを冒しても生合成していると考えられる⁹⁾。また、簡単には無くすことのできない機能を持つ化合物だからこそ、植物が食害検出の鍵として利用するようになったと考えられ、実際に植物は自身の害虫がもつFACsに特化して応答メカニズムを進化させてきたことが示唆されている⁹⁾。

鱗翅目に限らず様々な昆虫からFACsを同定してきたが、いずれもアミノ酸部位がグルタミン・グルタミン酸である特徴を有し、生合成経路にも類似点が見られた^{7,8)}。直翅目から双翅目まで横断的に代謝機構の系統進化を探る材料としてもFACsは注目される。

クチナシイリドイド gardenoside

クチナシに含まれる gardenoside は五員環構造が特徴的なイリドイドの一種で、植物中には配糖体の形で蓄積される防御物質である。摂食時に β -glucosidase の働きでアグリコンが遊離すると自動的に開環し、ジアルデヒドとなって幼虫のタンパク質に非特異的に結合することで、消化不良・致死性のダメージを引き起こす(図5)。しかしながら、クチナシ葉を摂食したハスモンヨトウでは、gardenoside

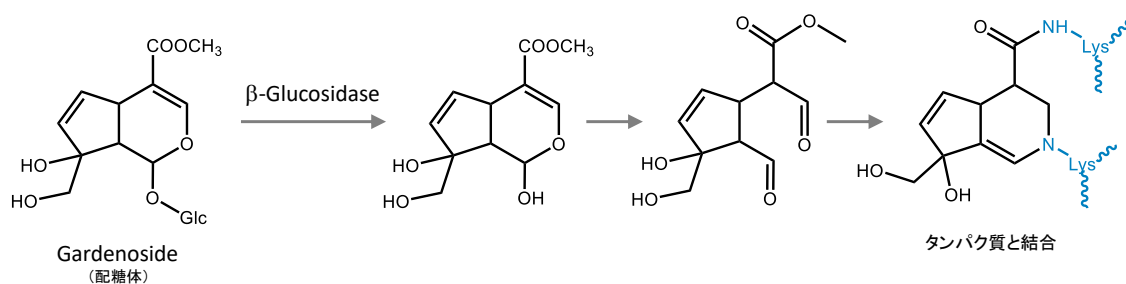


図5 Gardenosideの毒性発現機構

アグリコンを不活化するために多量のβ-alanine を中腸内に誘導・分泌していることを発見した⁹⁾。β-Alanine はジアルデヒド部分に結合して図6のような無毒な結合物質を形成する。結合物質は糞へと排出されるため、一定量の gardenoside を不活化することができる。この時、腸

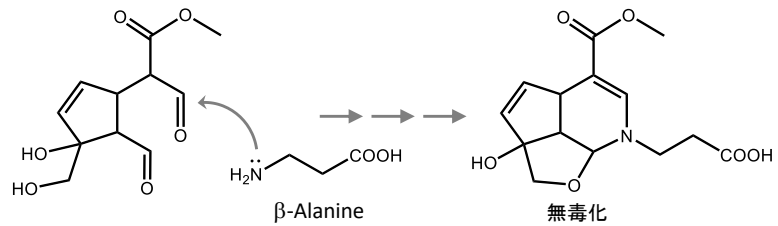


図6 β-Alanine による無毒化

内に分泌されるβ-alanine は他のアミノ酸の濃度よりも 100 倍ほど高濃度になり、アミノ酸代謝にかなりの負荷をかけていると予想された。それでもクチナシ葉中に含まれる gardenoside が多い時には、β-alanine の誘導が量的に追いつかず、ハスモンヨトウ幼虫は死亡する。自然界ではクチナシ中のイリドイド含量に季節変動があり、幼虫自身の栄養状態の微妙なバランス次第で、ハスモンヨトウがクチナシを食草として利用できるかどうかが決まっていると示唆された。イボタガ幼虫など特定の有毒植物を餌とする種で、イリドイドに適応して予め高濃度のアミノ酸 (glycine、β-alanine、GABA など) を腸管内に蓄えている例が既に報告されている¹⁰⁾。我々の研究は、通常は餌としないクチナシをハスモンヨトウに摂食させたことで、広食性昆虫の隠れた解毒戦略を発見することができた。

おわりに

クチナシイリドイドを解毒するために、ハスモンヨトウはアミノ酸代謝を限界まで稼働することが明らかとなった。解毒代謝と栄養代謝が直接的にリンクしている例であり、アミノ酸代謝はグルタミン合成を中心とした FACs 代謝系ともリンクしている。これら2つの研究は、いずれもハスモンヨトウに対して致死性の影響を持つ栄養代謝の解明をベースとしている。農業害虫の防除にも適応可能な応用研究をさらに発展させると同時に、より多様な種を比較対象とすることで、毒と栄養をめぐって昆虫と植物が数億年をかけて争ってきた軍拡競争の顛末を明らかにしていきたい。

謝辞

本章の受賞にあたり、公益社団法人日本農芸化学会よりご推薦いただきました。関係者の皆様に心より感謝申し上げます。本研究の遂行にあたり、京都大学農学研究科の森直樹教授をはじめ、多くの先生方にご指導・ご尽力を賜りました。また共同研究者並びに学生諸氏のご貢献なくして研究は発展しませんでした。この場を借りて深く御礼申し上げます。

引用文献

- 1) Alborn H.T., Turlings, T.C.J., Jones, T.H., Stenhagen, G., Loughrin, J.H., Tumlinson, J.H.: Science 276, 945-949 (1997).
- 2) Yoshinaga, N., Alborn, H.T., Nakanishi, T., Suckling, D.M., Nishida, R., Tumlinson, J.H., Mori, N.: J. Chem. Ecol. 36, 319-325 (2010).
- 3) Yoshinaga, N., Aboshi, T., Abe, H., Nishida, R., Alborn, H.T., Tumlinson, J. H., Mori, N.: Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105, 18058-18063 (2008).

- 4) Yoshinaga, N., Morigaki, N., Matsuda, F., Nishida, R., Mori N.: *Insect Biochem. Mol. Biol.* 55, 175-184 (2005).
- 5) Yoshinaga, N.: *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 80, 1274-1282 (2016).
- 6) Ishikawa C, Yoshinaga N, Aboshi T, Nishida, R. and Mori N.: *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 73, 1883-1885 (2009).
- 7) Yoshinaga, N., Aboshi, T., Ishikawa, C., Fukui, M., Shimoda, M., Nishida, R., Lait, C.G., Tumlinson, J.H., Mori, N.: *J. Chem. Ecol.* 33, 1376-1381 (2007).
- 8) Yoshinaga, N., Abe, H., Morita, S., Yoshida, T., Aboshi, T., Fukui, M., Tumlinson, J.H., and Mori, N.: *Front. Physiol.* 5: 121 (2014).
- 9) Yoshinaga, N. and Mori, N.: *Chemical Ecology of Insects: Applications and Associations with Plants and Microbes*, Tabata, J. edit, CRC Press, Chapter 2 (2018).
- 10) Konno, K., Hirayama, C., Yasui, H., Okada, S., Sugimura, M., Yukuhiro, F., Tamura, Y., Hattori, M., Shinbo, H., and Nakamura, M.: *J. Chem. Ecol.* 36: 983–991 (2010).