



昆虫生理活性物質の化学生態学的研究

京都大学大学院農学研究科応用生命科学専攻 教授 西田 律夫

昆虫は植物の生産する豊富な一次代謝物質に依存し、地球上で多様に進化を遂げてきた最大の生物種群である。一方、植物は、昆虫をはじめとする植食者の攻撃に対抗するためアルカロイド・テルペノイド・フェノリックスなど多くの二次代謝物質を産達させてきた。これに対して昆虫側は、独特の解毒機構でこれらの化学障壁を克服してきた。植物は虫たちを排斥するばかりではなく、花粉を運んでもらうためカラフルな花の色素と香り、そして花蜜で巧みに誘う。このような‘食う食われる’の攻防も‘もちつもたれつ’の共存も生物間相互の“共進化”により促されたと考えられている。私は、昆虫と植物の間で繰り広げられる相互作用のなかで重要な働きをしている植物化学因子とそれを的確に認識・利用する昆虫側の‘本能’に興味を抱き、以下の四つの課題を中心に研究を進めてきた。

1. 昆虫の寄主選択に関わる植物化学因子

「アゲハチョウはなぜミカンやサンショウ（ミカン科）の葉に産卵するのか？」子供の頃から、このことをとても不思議に思っていた。農芸化学科に入学したことを契機に何とかこの謎を解いてみたいと思った。ミカンの葉のメタノール抽出液を作り、このエキスをしみ込ませた紙片をアゲハチョウの母蝶に差し出してみたところ、チョウは直ちに産卵を始めた。いろいろなチョウに試してみると、それぞれの食草エキスにだけ産卵し、極めて特異性の高い‘産卵刺激因子’の存在がうかがわれた。当初は、ミカン葉などに特有の匂い成分と思われていたが、意外にも水溶性であり、前肢の化学感覚毛でドラミング（葉表を激しく叩く行動）して‘味覚’として認識することが判明した。アゲハチョウの産卵刺激成分は、ミカン葉に含まれるフラボノイド・アルカロイド・サイクリトールなど計10種の物質群から構成されていた（図1）。世界に約500種生息するアゲハチョウ科の大半はミカン科カウマノスズクサ科を食草としている。進化の頂点にあるミカン科食の真正アゲハ族も後者を食す

る原始的なギフチョウもフラボノイド配糖体を産卵の鍵物質としていた（図1下段）。種特異的な産卵刺激物質の組成の比較から、なお断片的ではあるが、食性進化の底流にある共通の/特異的な化学因子について考察を試みている。

一方、ミカン科でありながらアゲハチョウが産卵忌避するコクサギ葉から産卵阻害因子としてフラボノイド quercetin 3-O-(2^β-D-xylopyranosylrutinoside) などのフェノリックスが寄与していることを明らかにした。相互に関連した植物二次代謝物質が産卵刺激/産卵阻害制御因子として機能していることは昆虫の味覚センサーの進化の観点からも興味深い。

吸汁性の農業害虫アブラムシ類についても同様の視点から研究を進めた。アブラムシ類は植物の新芽に寄生し篩管から養分を吸汁する。ソラマメヒゲナガアブラムシにおいては植物組織への口吻挿入を促進する因子としてカラスノエンドウの植物体より新規フラボノイド配糖体 quercetin 3-O- α -L-arabinopyranosyl-(1 \rightarrow 6)-[2'-O-(E)-p-coumaroyl]- β -D-galactopyranoside を単離した。これに対して、同属でありながら全く寄生されないズメノエンドウからは新規ヘミテルペン配糖体 (E)-2-methyl-2-butene-1,4-diol 4-O- β -D-glucopyranoside を吸汁阻害因子として同定した。昆虫の寄主認識は極めて複雑なプロセスであるが、植物が発信する一連の化学情報に同調した的確な受容システムの重要性が示唆された。

2. 昆虫の化学防御機構と植物化学因子

昆虫の多くは、外敵から身を守るために独特の防御機構を備えている。とくに、派手な色彩をもつチョウ類や昼行性のガ類のなかには有毒植物から選択的に薬理成分を摂取・蓄積するものが多い（図2上段）。テルペノイド、アルカロイドなど植物二次代謝成分の選択的な生体濃縮（sequestration）に注目し、虫体内に蓄積した防御物質の生態学的機能を解析した。たとえば、ジャコウアゲハは幼虫時代、毒草ウマノスズクサを食べ、aris-

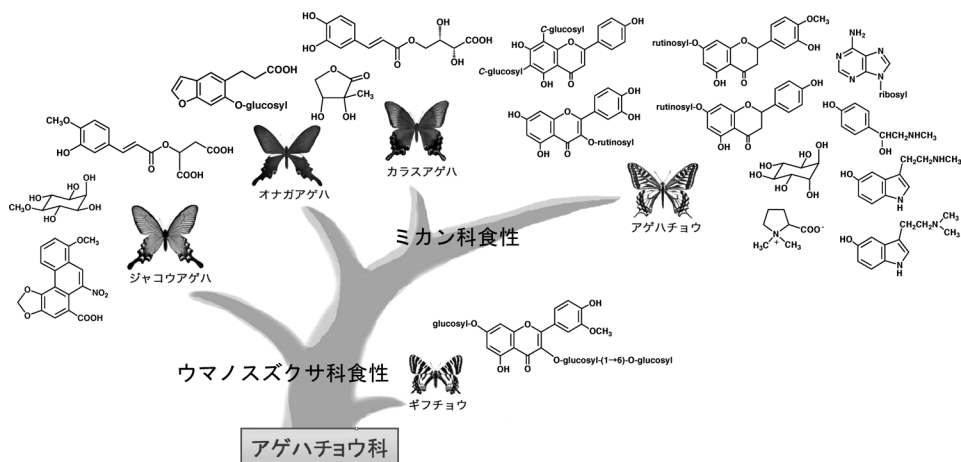


図1 アゲハチョウの系統と産卵刺激物質

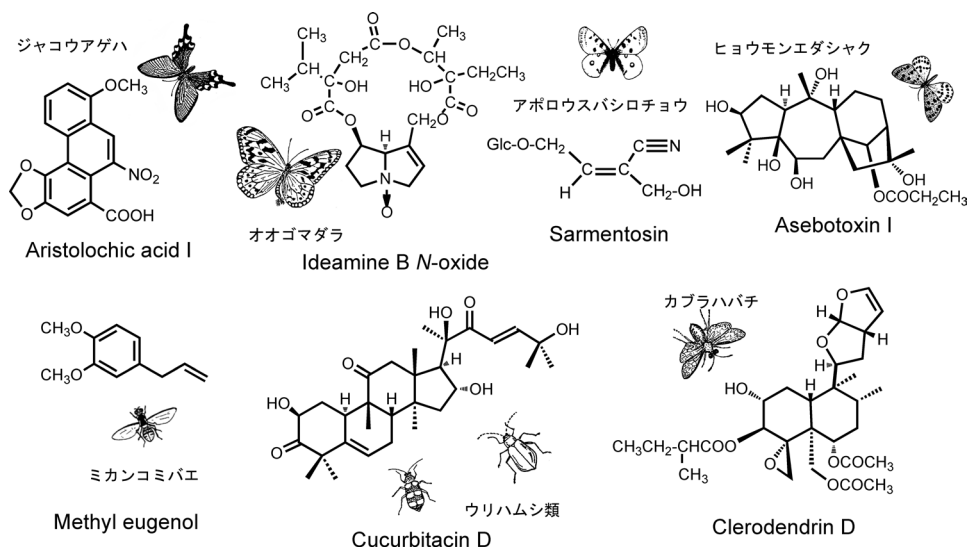


図2 植物由来の有毒・苦味成分を防御物質として選択的に蓄積する昆虫

tolochic acid類を防御分泌器官に蓄積し、蛹・成虫から卵にまで‘リサイクル’することによって天敵から身を守っている。同物質は幼虫の摂食刺激物質／成虫の産卵刺激物質としても機能し、毒草に依存した適応的な生活環が明らかになった。また、チョウ目以外の昆虫ではそれまでほとんど知られていなかった“pharmacophagy (薬物食性：成虫による‘薬理成分’の選択的な獲得現象)”に関して、甲虫目(ウリハムシ類)・ハチ目(カブラハバチ類)・ハエ目(ミバエ類)など多くの農業害虫で実証し、その生態学的意義について解析した(図2下段)。

3. 花香を介した昆虫と植物の送粉共生系

植物にとって花粉媒介は種族維持に必須のプロセスである。地上の生物相をこれほどまで多様にしたのは、送粉者としての昆虫と被子植物相互の急速な適応放散によるところが大きいと考えられている。‘花の香り’を介した送粉共生系の進化プロセスに注目して両者の関係を追究した。

熱帯果実の大害虫であるミカンコミバエとウリミバエは沖縄などにおいて甚大な被害を及ぼしてきた。Methyl eugenol (ME) および cue-lure (CL) はそれぞれの種に特異的な雄誘引物質であり、大量誘殺剤として活用することにより根絶事業に成功している。しかし、ミバエの雄成虫が、なぜ特定の芳香族化合物に強く誘引されるのか、その生物学的意味はミバエ根絶後も不明であった。筆者らは、ミバエ原産地の東南アジア熱帯雨林で *Bulbophyllum* 属「ミバエラン」の花香を介した共生系の解析に取り組んできた。ミバエ類はランの花が発散する強力な誘引物質に誘われ、独特の可動式構造をもった花唇部にトラップされ固有の送粉者として雇われる。ミバエはこの過程でフェロモン原料となる花香成分を獲得する(後述)。 *B. cheiri* はMEを発散してミカンコミバエ種群を誘引し、 *B. apertum* は raspberry ketone (RK) (CLのデアセチル体) でウリミバエ種群を誘引する(図3)。興味深いことに、 *B. patens* は zingerone (ZN) を産生し、ミカンコミバエ種群もウリミバエ種群も誘引する。ZNはMEとRKのハイブリッド的な化学構造をもっており、このことが両タイプのミバエを誘引する要因となっているようである。複雑な熱帯ファウナの中で、送粉者を限定しつつも複数のタイプのミバエを誘引できるので1対1の相互依存に伴う共倒れリスクを回避できるというユニークな構

図が推定された。

4. 昆虫フェロモンとその生態学的機能

昆虫の配偶行動や集合を制御する多種多様なフェロモン成分について構造解析・有機合成・行動解析を進めてきた。上記のミカンコミバエの場合は花香MEを摂取、体内で2種類の酸化体に化学変換し、雌を誘惑する性フェロモンとして直腸フェロモン腺に蓄える(図3)。「花の香水」を呈示できない雄は雌に対して有利に求愛できない。なぜミバエの雄が身を滅ぼすほど執拗に花の香りを集めるのか、その謎が明らかになった。花香を介した相互の繁殖戦略[ラン(受粉)；ミバエ(交尾)]とその協調的共進化のプロセスが興味深い。雄成虫が独特の性フェロモン分泌器官(ヘアペンシル)をもつガ類害虫や、チョウ類においても、植物由来の性フェロモン成分(ナシヒメシンクイにおける methyl epijasmonate やオオゴマダラにおける viridifloric β -lactone など)を同定し、異性に対する作用ならびにユニークなフェロモン分子の起源について考察した。

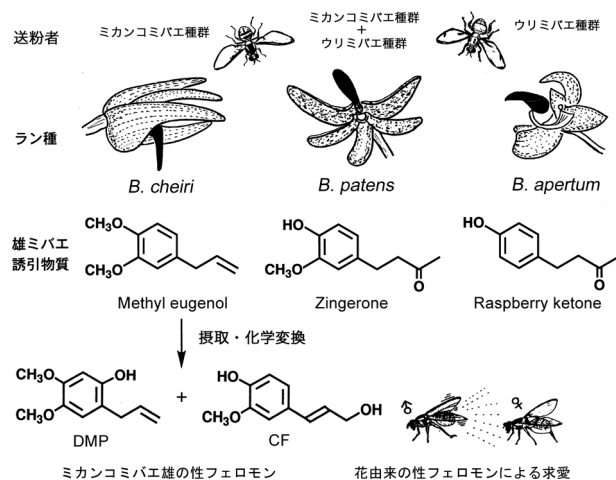


図3 花香を介したミバエとミバエランの共生。 *Bulbophyllum* 属ミバエラン3種(上段)は独特の花香を放ち、可動式唇弁(黒部分)でミバエをトラップし受粉する。中央のランは花香 zingerone で両種群のミバエを誘引する。Methyl eugenol 花香を獲得した雄ミバエは代謝物 [4,5-dimethoxy-2-allylphenol (DMP) と (*E*)-coniferyl alcohol (CF)] を直腸腺に蓄え、雌を誘惑する性フェロモンとして煙霧状に放出する(下段)。

おわりに

自然生態系は誘引物質や忌避物質をはじめ昆虫の行動・生理を効果的に制御しうる可能性を秘めた多くの素材を提供している。先に述べたミバエとミバエランの例のように、虫本来の生活史に則した新規の誘引剤も開発されつつあるが、そのヒントを与えてくれたランの花香成分をミバエ駆除のため乱用すれば、花は送粉者を失い自滅することになりかねない。自然のバランスをよりグローバルにとらえ、かけがえのない生態系ネットワークを理解し保全していくことも今後の重要な課題である。

生物種間相互の関わり合いの界面では、上述のような‘情報化学物質’の生合成系（発信者）と、それらを鋭敏にとらえる‘化学センサー’（受信者）の発達が共進化的に促されたと考えられている。分子生物学の進歩により、相互の適応・進化の背景を遺伝子にたどることも夢ではなくなってきた。生態系ネッ

トワークには‘化学情報’を介して生物種間を緊密につなぐ接点は無数にあり、今後この境界領域のますますの発展に期待したい。

謝 辞 本研究は、主に京都大学大学院農学研究科応用生命科学専攻化学生態学研究室（旧農薬研究施設）において実施してきた。長年にわたりご指導いただいた深海 浩先生、故 石井象二郎先生に厚く御礼申し上げます。また三重大学農学部在学時代に研究の基礎となる指針を与えてくださった熊澤善三郎先生と故 山下善平先生に心より感謝いたします。海外ではコーネル大学 W. S. Bowers, W. L. Roelofs 教授、マレーシア理科大学 K. H. Tan 博士、英国故 Miriam Rothschild 博士をはじめ多くの先駆者との交流の中で研究を進めることができた。先輩・同輩・学生諸君、地域の方々はじめ、この研究に携わり支えてくださった皆様に心から謝意を表します。