

リンゴ樹上果実で誘導される防御応答メカニズム

京都大学大学院 農学研究科 吉永 直子

【略歴】

- 2007年 3月 京都大学大学院 農学研究科 博士後期課程修了 博士(農学)
- 2007年 4月 京都大学 21世紀COEプログラム ポスドク研究員
- 2009年 4月 Pennsylvania State University 海外特別研究員 PD
- 2011年 1月 京都大学 白眉プロジェクト 特定助教
- 2011年 3月 京都大学大学院 農学研究科 助教

はじめに

植物の防御応答研究は近年発展著しい。特に食用の主要な農作物では新規天然化合物の同定が珍しいほど、化学的基盤は既に明らかになっていると思われた。しかしながら意外にも、リンゴ果実については重要な防御応答が明らかになっていなかった。例えば、害虫であるモモシクイガ幼虫は地面に落ちた果実では問題なく生育するのに比べ、樹上の果実では死亡率が極めて高く、生き残った幼虫も発育遅延に苦しむ^(1,2)。分析した結果、幼虫が食入した穴を囲い込むようにピンポイントで多様な防御化合物と酵素が作られることが明らかになってきた。こうした虫食いや傷によって様々な薬効を持つトリテルペンも増える⁽³⁾。気づかないまま我々はリンゴを食べてきたことになるが、英語の諺で「医者いらず」とされる由縁はこのようなトリテルペンを始めとする誘導性防御物質かもしれない。この一連の現象の分子基盤を明らかにすることは、リンゴと害虫の化学戦争を解き明かす意味で生態学的に重要なだけでなく、リンゴで難しいとされる省農薬栽培の実現に繋がると考える。また、樹上の果実でのみ起きる生理現象として植物生理学的にも重要な研究である。

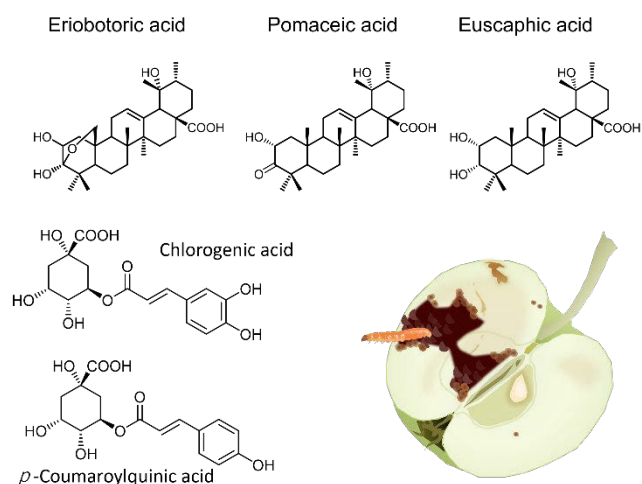


図1 リンゴ果実で誘導される防御物質

Dual-defense system

食害を受けた樹上リンゴ果実では、クロロゲン酸と p-クマロイルキナ酸が食害部近傍の果肉で著しく増加することを突き止めた。これら化合物は単独ではモモシクイガに活性を持たなかったが、同所的に誘導されるペルオキシダーゼによって活性化されると、モモシクイガ幼虫の生育阻害を引き起こす。クロロゲン酸がペルオキシダーゼによって末端のカテコール構造がオルトキノンに変換され、幼虫の腸内タンパク質に非特異的に吸着することによると考えられる。一方、p-クマロイルキナ酸はペルオキシダーゼで処理すると炭素骨格から異なる別の化合物になるが、タンパク質への非特異的吸着活性はせず、

異なる作用機序で生育阻害を引き起こすと示唆される（未発表）。植物の防御物質が酵素によって活性化される例は、カラシ菜のミロシナーゼで活性化されるイソチオシアネート類、 β -グルコシダーゼで開環し有毒化するイリドイドや DIMBOA などのベンゾキサジノイド類など、多数知られる。しかし、これらの例では酵素が植食者である虫の腸内由来の酵素であるか、あるいは植物の細胞質中に予め蓄積されているのに対し、リンゴ果実ではペルオキシダーゼもまた虫の食害によって誘導される点が特徴的である。一定量の酵素を予め貯蔵しておくのではなく、わざわざ誘導することの生理学的意義は明らかになっていないが、基質となる化合物と酵素を同所的に誘導する例は珍しく、dual-defense system と呼んでいる。一つの酵素がクロロゲン酸と p -クマロイルキナ酸という異なる化合物に同時に作用し、それぞれ別の作用機序で昆虫の生育阻害を引き起こす点でも特異な例である。

果実と樹のクロストーク

樹上の果実で見られる誘導性防御応答が落果では見られない点について、篩管を通じたシグナル伝達（クロストーク）の関与が示唆された。そこで樹上果実の果柄を環状剥皮することで篩管のみを取り除き、同様に食害させて果実での誘導応答を調べた。その結果、クロロゲン酸と p -クマロイルキナ酸ともに誘導量が減少したことから、前駆体あるいは原料となる基質の流入が阻害されたか、生合成に係わる酵素の発現が抑制された可能性が考えられる。またペルオキシダーゼの誘導量も減少した。このような樹上果実と樹の間のクロストークは西洋梨の追熟でも知られるが⁽⁴⁾、西洋梨の例では切り離すことが追熟現象を発動させるのに対し、リンゴでは様々な化合物・酵素の誘導といった複合的な応答性が切り離しによって抑制されることが明らかとなった。

今後の展望

リンゴにおけるペルオキシダーゼ研究は比較的進んでおり、データベースが豊富な点が利点である。これを活かして、食害果実から抽出した酵素画分を精製・同定を試みる。また食害や傷害（機械傷）処理した樹上果実の RNAseq により、食害を受けた樹上果実で特異的に活性化されているシグナル伝達経路や生合成・代謝酵素を突き止め、果実における防御応答の全体像を把握する。リンゴは重要な輸出青果の一つであり、輸出相手国には生育しない検疫害虫モモシクイガは大きな問題となっている。本研究で果実本来の防御機構を分子レベルで解明し、これを活かしたモモシクイガ耐性品種の作出に繋げたい。

謝辞

本研究を中心になって推進した大畑勇統博士にまず感謝致します。またこの成果は、青森りんご研究所 石栗陽一博士、京都府立大学板井章浩教授とそれぞれ共同で進めてきた共同研究によるものであり、両先生の多大なるご支援・ご協力に対して、この場を借りて御礼申し上げます。

1. Kim DS and Lee JH, Environmental Entomology, 31(4) : 686-692 (2002).
2. Ishiguri Y and Toyoshima S, Appl. Entomol. Zool. 41 (4): 685-690 (2006).
3. Ohata Y et al., Biosci Biotechnol Biochem. 85(7):1594-1601 (2021).
4. Murayama H et al., The Horticulture Journal 84 (1): 14-20 (2015).