

ウツボカズラ

濱田 達朗

晩春から盛夏にかけて、夏の風物詩とも呼べるであろうか、園芸店やホームセンターでは、ハエトリソウやモウセンゴケ、そして本稿の主人公であるウツボカズラなどのさまざまな食虫植物を目にする。食虫植物は、葉が特殊化した捕虫器を用いて、昆虫などの小動物を捕え、それを分解、吸収し、生長のための栄養源としている。虫に食べられることが一般的な植物にとって、逆に虫を食べてしまう食虫植物は、植物の反逆児と言えるのではなかろうか。筆者が、研究対象としているウツボカズラについて、最近の知見を交えつつ紹介する。

ウツボカズラとは

ウツボカズラ属 (*Nepenthes*) は、東南アジアを中心にマダガスカルやオセアニアの熱帯地域の貧栄養土壤に、100種類以上が分布している。葉の先端からつるが伸びており、その先には獲物を捕らえるための壺状の捕虫器がついている(図1)。新葉のつるの先端には捕虫器の原基がすでにあり、葉の成長とともにその原基が膨らんでいき、やがて蓋 (lid) が開いて、獲物を捕らえることができるようになる。捕虫器内部の下部 (digestive zone) には分泌液が溜まっていて、そこに落ちた獲物は溺れ死に、分解、消化されてウツボカズラの成長のための養分となる。

ウツボカズラの捕虫器の構造

捕虫器の口の周辺部の peristome (図1) には蜜腺があり、ここから分泌される蜜によって昆虫などの獲物がおびき寄せられる。Peristomeの微細構造は、表皮細胞が重なってギザギザの状態になっており、かつ、その表面が分泌液や水によって湿っていることにより、とても滑りやすい状態になっている¹⁾。そのため、ここにとまった獲物は足を滑らせて、捕虫器の中に落ちてしまう。Wongらは、この peristome の表面構造をモデルに、自己修復が可能な液体含浸多孔性表面 (slippery liquid-infused porous surface, SLIPS) を作製した²⁾。この SLIPS は、完璧な滑り性を示すことから、流体の輸送や操作、医薬品などのさまざまな用途での応用が期待される。

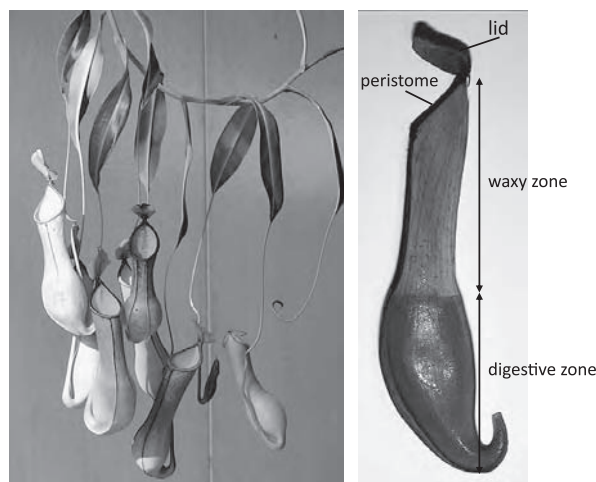


図1. *Nepenthes alata* (左) および、その捕虫器の断面 (右)

捕虫器内に落ちた獲物は、捕虫器内部から逃げようとするのだが、捕虫器内部のさまざまな仕組みにより、逃げ出すことができない。まず、その仕組みの一つとして、捕虫器上半分の waxy zone (図1) があげられる。Waxy zone は、エピクチクラワックスからなり、成分の異なる二層により構成されている³⁾。上層はワックスの結晶からなり、獲物の粘着性のある足にその結晶が付着することにより、足の捕虫器内壁への接着力を低下させる。また、上層がはがれた後の下層は、表面がギザギザの凹凸状態になっていて、そのために獲物の足との接触面が少なく、足の捕虫器内壁への接着力を低下させている。

もう一つの獲物が逃げだせない仕組みは、*Nepenthes rafflesiana* や *Nepenthes tobaica* などのいくつかの種類のウツボカズラにおける、粘度の高い捕虫器溶液である^{4,5)}。チョウやガ、ハエなどが獲物の場合、捕虫器溶液に漬かっても、飛んで逃げ出せそうである。しかしながら、高粘性の捕虫器溶液が獲物の体に絡み付ついて、獲物は飛んで逃げ出すことができない。

Digestive zone (図1) には、捕虫器溶液が満たされており、内壁面には多数の分泌腺が存在している。分泌腺は、直径約 100 μm の多細胞からなり、酵素類や酸、二

次代謝産物の分泌や、獲物の分解物の吸収が行われている^{6,7)}。実際に、分泌腺の機能を示す証拠として、獲物のタンパク質成分の分解に関わっているネペンテシンI（ウツボカズラのアスパラギン酸プロテアーゼ）が、分泌腺の周りの柔細胞において検出されている⁸⁾。また、酸の分泌に関わっていると考えられる細胞膜H⁺-ATPase⁹⁾や、養分の吸収に関わっていると考えられるアンモニウムトランスポーター¹⁰⁾などの遺伝子発現が、分泌腺細胞において検出されている。

ウツボカズラ捕虫器溶液中の酵素類および二次代謝産物

1960年代以降、捕虫器溶液には、プロテアーゼ活性¹¹⁾、キチナーゼ活性¹²⁾、フォスファターゼ活性¹³⁾およびリパーゼ活性¹⁴⁾などのさまざまな酵素活性があることが報告されていた。しかしながら、長年、それらの活性に関わる酵素そのものの正体は、明らかにされていなかった。Athaudaらは、*Nepenthes distillatoria*の捕虫器溶液からアスパラギン酸プロテアーゼであるネペンテシンIおよびネペンテシンIIを完全精製し、これらのアミノ酸配列をもとに、*Nepenthes gracilis*から、これらの遺伝子を単離した⁸⁾。ネペンテシンIおよびネペンテシンIIは、ともに至適pHが2.6で、pH 3～10の広い範囲で、かつ37°Cで1ヶ月保存しても、80%程度の活性が維持されていた。この安定性は、動物のアスパラギン酸プロテアーゼであるペプシンなどと比較して、ジスルフィド結合が多く、また、糖鎖修飾されていることによるものであると考えられた。このように優れた性質を持つネペンテシンは、産業的利用に有用であると考えられる。筆者らの研究グループでは、植物タンパク質発現系を用いて、活性のある組み換えネペンテシンIの生産をおこなった(投稿準備中)。

筆者らの研究グループは、*Nepenthes alata*の開封直後、もしくは開封直後にキチンを添加した捕虫器溶液のプロテオーム解析をおこない、そこに含まれている酵素・タンパク質成分を明らかにした^{15,16)}。これらは、プロテアーゼであるネペンテシンIおよびネペンテシンII、病害応答（PR）タンパク質として知られているクラスIIIおよびクラスIVキチナーゼ、ペルオキシダーゼ、 β -1,3-グルカナーゼおよびタウマチン（ソーマチン）様タンパク質であった。キチナーゼは、獲物である昆虫などの節足動物の外骨格の主要な成分であるキチンを分解する。また、PRタンパク質には、抗菌活性があることが知られている¹⁷⁾。これらのことから、捕虫器内に分泌される酵素やタンパク質は、捕虫器内での獲物の分解と不要な細菌の増殖の抑制にはたらいていると考えられる。

獲物の成分であるキチンが、捕虫器内でさまざまな二次代謝産物やタンパク質を誘導することが明らかになった。*Nepenthes khasiana*の捕虫器にコロイダルキチンを添加すると、抗菌活性成分であるナフトキノン類が分泌され、これらナフトキノン類が病原菌の増殖を抑制することが示された¹⁸⁾。*N. alata*の捕虫器溶液にキチンを添加すると、120 kDaの未同定タンパク質とペルオキシダーゼの分泌が誘導された¹⁶⁾。

捕虫器内には活性酸素分子種が存在しており、これが獲物のタンパク質を酸化することにより、プロテアーゼによるタンパク質分解が促進される¹⁹⁾。この活性酸素分子種は、キチンによって誘導されてくるペルオキシダーゼによって産生されると考えられる¹⁶⁾。

*N. alata*由来のクラスIIIおよびクラスIVキチナーゼであるNaCHIT3²⁰⁾およびNaCHIT1²¹⁾の組換えタンパク質を用いた解析から、キチンは、まずNaCHIT3によって分解され、さらにその分解産物は、NaCHIT1によって低分子のキチンオリゴマーへと分解されることが示唆された。低分子のキチンオリゴマーは、高等植物の病害応答反応の誘導物質として作用することが知られている²²⁾。この誘導機構と同様な仕組みが、ウツボカズラの捕虫器内にも存在し、獲物由来のキチンもしくはその分解産物であるキチンオリゴマーが、プラストキノン類やペルオキシダーゼの発現誘導に関わっていると考えられる¹⁶⁾。ウツボカズラ自身が分泌する酵素類による獲物の分解経路、および抗菌活性に関するモデルを図2に示した。

捕虫器溶液に含まれる酵素の由来は、ウツボカズラ自身が分泌するものと、捕虫器溶液に存在する細菌が分泌するものがあり、捕虫器が若いときは主に前者に

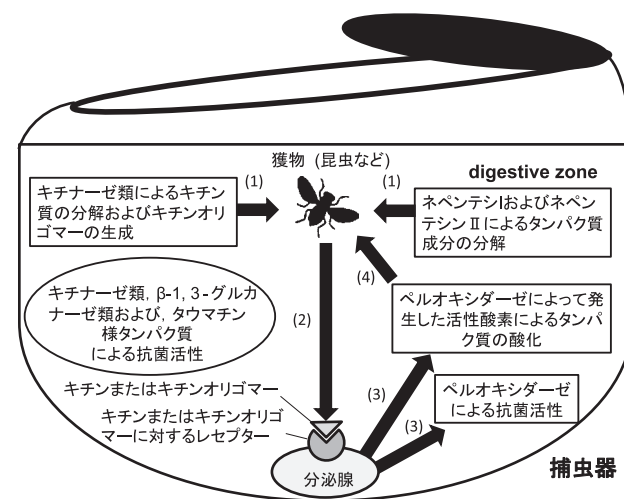


図2. ウツボカズラ自身が分泌する酵素類による獲物の分解経路および抗菌活性作用のモデル

よって、捕虫器が古くなると主に後者によって、獲物が分解されると考えられてきた²³⁾。実際に、*N. alata*の開封直後の捕虫器溶液には、酵素活性が報告されているリパーゼやフォスファターゼが同定されてこなかった^{15,16)}。また、メタゲノムの手法を用いて捕虫器溶液に存在するバクテリア由来のリパーゼ遺伝子が単離された²⁴⁾。これらのことから、ウツボカズラの捕虫器内での獲物の消化は、従来考えられているように、ウツボカズラ自身が分泌する酵素とバクテリアが分泌する酵素の両方によっておこなわれているのであろう。

どのようにしてウツボカズラが獲物を捕らえ、利用できるようになったのか

ウツボカズラを含む食虫植物が捕虫機構を有するということは、獲物を捕らえるための葉が特殊化した捕虫器を持つことと、捕えた獲物を分解するための酵素類を分泌するということである。どのようにして、ウツボカズラが、特異な捕虫器を持つようになったのかは謎のままである。では、捕虫器中への分解酵素の分泌機構は、どのようにして獲得したのであろうか。近年、シロイヌナズナやイネの根圏や、植物培養細胞の培養液などのプロテオーム解析から、植物の組織や細胞からプロテアーゼやさまざまなPRタンパク質が分泌されていることが明らかになった²⁵⁻²⁷⁾。これらの成分組成と、ウツボカズラの捕虫器溶液中のタンパク質成分組成は、ほぼ同一であった^{15,16)}。このことから、ウツボカズラでは、植物が普遍的にもっている病害応答機構を、獲物の分解のために利用できるようになったと考えられる¹⁶⁾。近年、さまざまな植物のゲノム情報が明らかになってきたが、将来、ウツボカズラのゲノム情報も明らかになり、その情報が手がかりに、今まで未知であったウツボカズラの捕虫器の形態形成機構も明らかになるかもしれない。

文 献

- 1) Bohn, H. F. and Federle, W.: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **101**, 14138 (2004).
- 2) Wong, T. S. *et al.*: *Nature*, **477**, 443 (2011).
- 3) Gorb, E. *et al.*: *J. Exp. Bio.*, **208**, 4651 (2005).
- 4) Gaume, L. and Forterre, Y.: *PLoS One*, **11**, 1185 (2007).
- 5) Bonhomme, V. *et al.*: *New Phytologist*, **191**, 545 (2011).
- 6) Owen, T. P. Jr. and Lennon, K. A.: *Am. J. Bot.*, **86**, 1382 (1999).
- 7) Owen, T. P. Jr. *et al.*: *Ann. Bot.*, **84**, 459 (1999).
- 8) Athauda, S. B. P. *et al.*: *Biochem. J.*, **381**, 295 (2004).
- 9) An, C. I. *et al.*: *Planta*, **212**, 547 (2001).
- 10) Schulze, W. *et al.*: *Plant J.*, **17**, 637 (1999).
- 11) Nakayama, S. and Amagase, S.: *Proc. Jpn. Acad.*, **44**, 358 (1968).
- 12) Amagase, S.: *J. Biochem.*, **72**, 73 (1972).
- 13) Higashi, S. *et al.*: *J. Plant Res.*, **106**, 47 (1993).
- 14) Tökés, Z. A. *et al.*: *Planta*, **119**, 39 (1974).
- 15) Hatano, N. and Hamada, T.: *J. Proteome Res.*, **7**, 809 (2008).
- 16) Hatano, N. and Hamada, T.: *J. Proteomics*, **75**, 4844 (2012).
- 17) van Loon, L. C. *et al.*: *Annu. Rev. Phytopathol.*, **44**, 135 (2006).
- 18) Eilenberg, H. *et al.*: *J. Exp. Bot.*, **61**, 911 (2010).
- 19) Chia, T. F. *et al.*: *Redox Rep.*, **9**, 255 (2004).
- 20) Ishisaki, K. *et al.*: *Carbohydrate Res.*, **361**, 170 (2012).
- 21) Ishisaki, K. *et al.*: *Glycobiology*, **22**, 345 (2012).
- 22) Sibuya, N. and Mimami, E.: *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, **59**, 223 (2001).
- 23) Frazier, C. K.: *Carnivorous Plant Newsletter*, **29**, 56 (2000).
- 24) Morohoshi, T. *et al.*: *J. Biosci. Bioeng.*, **112**, 315 (2011).
- 25) De-la-Peña, C. *et al.*: *J. Biol. Chem.*, **283**, 25247 (2008).
- 26) Shinano, T. *et al.*: *Phytochem.*, **72**, 312 (2011).
- 27) Webster, J. M. *et al.*: *Phytochem.*, **69**, 873 (2008).