

< 研究紹介 >

ザゼンソウの発熱制御システム

伊藤菊一（岩手大学農学部附属寒冷バイオシステム研究センター）

ザゼンソウは早春に花を咲かせるサトイモ科の発熱植物である。私は、数年前から本植物の発熱制御システムに興味を持ち研究を始めた全くの新参者であるが、本稿では、私がザゼンソウに興味を持ったきっかけや、我々の研究の方向性などについて最近の研究成果とともに記したい。

ザゼンソウの発熱現象の発見そのものはそれほど新しいものではない。本植物の発熱現象に関する記述は、1970年代のKnutsonの呼吸測定を含むフィールド実験までさかのぼることができる⁽¹⁻³⁾。Knutsonは北米に自生するザゼンソウを用いて、その発熱部位である肉穂花序が氷点下を含む外気温の変動にも関わらずその体温を20℃内外に維持できること、また、その温度制御には肉穂花序における呼吸量の変動が密接に関係していることなどを明らかにしている。その後、我が国の研究を含むいくつかの生理・生態学的解析が行われていたが⁽⁴⁻⁵⁾、私が研究を始めた当時は、ザゼンソウの発熱制御に関わる詳細な分子メカニズムについては、まだ不明の点が多く残されているように感じられた。例えば、ザゼンソウには、Knutsonが報告しているような明確な恒温性が存在するが、この特性は、本植物に少なくとも3つのシステムが内在することを暗示している。すなわち、・熱産生に関わるシステム、・外気温を認識するシステム、および、・上述の・と・を統合する温度制御システムである。このうち、・の熱産生に関わる因子としては、Voodoo lilyを用いたシアン耐性呼吸酵素（alternative oxidase: aox）に関する研究が有名で⁽⁶⁾、ザゼンソウの発熱メカニズムもVoodoo lilyとほぼ同様であると考えられていた⁽⁷⁾。しかし、私には、我々哺乳動物の熱産生を制御している脱共役タンパク質（uncoupling protein: ucp）の関与については十分に検討されていないように思われた。また、・および・については、恒温植物自体が植物界では例外的な存在であることから、関連する研究例は全く存在しないように思われた。そこで、新しくザゼンソウ研究を始めるにあたり、研究のターゲットを前記の3つのシステムの解明に絞るといふ決心をした。研究を始めた当時は、学生がゼロ、研究費は、栗林育英学術財団からいただいた20万円のみで、全ての実験を限られた予算の中、自分一人で行わざるを得なかった。

・の熱産生の素反応に関わる因子については、早速、ザゼンソウ由来の *ucp* 遺伝子の解析を始めた結果、発熱中の肉穂花序においては、2種類の *ucp* 関連遺伝子 (*SfUCPa* & *SfUCPb*) が存在することがわかった。これまでに明らかになっている哺乳動物および一部の非発熱植物由来の *ucp* タンパク質は、いずれも6個の膜貫通ドメインを有し、細胞質側を向いているそのC末端には、プリンスクレオチド結合ドメイン (PNBD) と呼ばれる活性抑制部位が存在することが知られている。ザゼンソウにおいても *SfUCPa* と名づけた因子は、従来知られている *ucp* ファミリーと同様に6個の膜貫通ドメインを有していたが、その肉穂花序における発現は、極めて低いことが明らかになった。一方、ザゼンソウの肉穂花序で主として発現している *SfUCPb* と名づけた因子は、既知の *ucp* ファミリーとは異なり、5個の膜貫通ドメインを持つ全く新しい膜タンパク質であることが判明した。興味深いことに、*SfUCPb* タンパク質のミトコンドリア内膜におけるトポロジー予測から、本因子においては、その活性抑制部位と予想されるPNBDが機能せず、常時脱共役活性を有する可能性が考えられ、ザゼンソウ由来の *SfUCPb* が従来の *ucp* 分子とは異なるメカニズムで熱産生に関与していることが示唆された⁽⁸⁾。私の知る限り、これは、発熱植物から得られた *ucp* 関連遺伝子に関する初めての知見である。現在、ザゼンソウ以外の発熱植物における *ucp* 遺伝子の解析を網羅的に進めているが、これまでのところ、哺乳動物や非発熱植物の間に広く分布している *SfUCPa* タイプの因子は植物の発熱反応には直接的に関連していない可能性が示唆されており⁽⁹⁾、ザゼンソウから得られた *SfUCPb* タイプの脱共役タンパク質が植物の熱産生に密接に関連しているものと考えている。しかしながら、これらの脱共役タンパク質に着目した知見は、ザゼンソウの発熱に関わる素反応のごく一部を見ているに過ぎないだろう。例えば、我々が最近ザゼンソウから単離した *aox* 遺伝子も、非常に興味深い発現様式を示すことが明らかにされつつあり、今後は、これらの異なる作用機構を持つ発熱関連因子のミトコンドリアにおける機能を徹底的に検証する必要があると考えている。

次に、・の外気温を認識するシステムは、ザゼンソウの恒温性を保障する重要な要素である。また、このシステムの中には、温度センサーとして機能している分子も含まれている可能性が高い。植物の温度センサー分子については、現在、多くの研究者により精力的な研究が行われているが、私には、外気温の変動に応じて体温を調節できるザゼンソウは、植物の温度センサーに関わるメカニズムを解析するためのよい実験系であるように思われた。この温度センサーに関わる研究を始めるにあたりまず問題になったことは、植物体のどこに温度センサー機能が存在しているかという点であった。温度センサー機能が存在する器官あるいは部位が明らかになれば、関連するより詳細な分子検索もさらに容易になるはずである。紙面の都合上、詳細な説明は省略するが、驚くべきことに、本植物の温度センサー機能は、その発熱部位である肉穂花序に存在することが明らかになった⁽¹⁰⁾。この知見は、発熱部位である肉穂花序が外気温の変動をどのようなメカニズムで認識しているのかという、非常に興味深い問題を提示しており、現在、集中的に解析を進めているところである。

一方、刻々と変化する気温情報に基づいて発熱レベルを統御するシステム (上述・) については、「ザゼンソウが有する温度制御アルゴリズム」という表現で問題を理解しようとしている。例えば、エアコンなどの温度制御は、PID制御という経験則に基づいたアルゴリズムによ

り行われているが、恒温植物であるザゼンソウにおいても、PID 制御に相当する温度制御アルゴリズムが存在するはずである。この問題については、時系列体温データに基づいたカオス解析を切り口にザゼンソウ特有のアルゴリズムを明らかにしようとしている。

このようなザゼンソウ研究は、2001 年 10 月から始まった生研機構の課題として改めて問題点を整理しながら取り組んでいるが、研究が進むほどにザゼンソウ発熱現象の持つおもしろさが深まるように感じている。研究を始めた当時は、氷点下 5~10℃の外気温のもと、一人寒さに震えながらザゼンソウの温度測定を行っていた。植物体の仏炎苞や葉が凍結するような低温環境でも、発熱部位である肉穂花序はほぼ 20℃内外の温度を保つことを文字通り実感したときの感激は今でも忘れられない。その時、頭に中に浮かんだ上述の 3 つの問題は、いずれもそう簡単に解明できるものではないかもしれないが、ザゼンソウ研究を通じて当該分野に少しでも貢献できればと思っている。なお、現在のザゼンソウ研究も、相変わらず人員が非常に不足している状況にあり、この場を借りて、研究員、大学院生、学生など、発熱研究に興味を持つ方々の参加を呼びかけたい。また、ザゼンソウは、植物のエネルギーフローなどを考察する上でも、ユニークな研究材料であると考えられ、是非、光合成研究の方々との連携も深めつつザゼンソウの発熱研究をより発展させることができればと考えている。

1. Knutson, R.M. (1972) *Am. Mid. Nat.* **88**, 251-254.
2. Knutson, R.M. (1974) *Science* **186**, 746-747.
3. Knutson, R.M. (1979) *Nat. Hist.* **88**, 42-47.
4. Uemura, S. et al. (1993) *Am. J. Bot.* **80**, 635-640.
5. Seymour, R.S. & Blaylock A.J. (1999) *J. Exp. Bot.* **50**, 1525-1532.
6. Rhoads, D.M. & McIntosh, L. (1991) *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **88**, 2122-2126.
7. Guy, R.D. et al. (1989) *Planta* **177**, 483-491.
8. Ito, K. (1999) *Plant Sci.* **149**, 167-173.
9. Ito, K. et al. (2003) *J. Exp. Bot.* **54**, 1113-1114.
10. Ito, K. et al. (2003) *Plant, Cell & Environ.* in press.