

博士論文要約 (Summary)

平成26年 4月入学

連合農学研究科 寒冷圏生命システム学専攻

氏名 梅川 結

タイトル	植物の恒温性に関わる温度応答性呼吸調節メカニズムに関する研究 (Studies on the temperature-dependent respiratory control in plants)
<p>第1章 序論</p> <p>温度は生命現象に影響を与える大きな要因の一つである。温度の影響を回避するため、哺乳類および鳥類を含む動物は、恒温性と呼ばれる自律性体温調節システムを介し、外気温から独立した体温を維持している。動物における恒温性は、神経系を介した複雑なメカニズムにより達成されているが、興味深いことに、開花期特異的な熱産生を行うある種の植物においてもこのような恒温性が観察されることが知られている。例えば、早春の寒冷環境下で開花するサトイモ科植物の一種であるザゼンソウは、氷点下を含む外気温の変動においても、肉穂花序と称される花器の温度を23℃内外に維持できる恒温性を有している。ザゼンソウにおいて観察される恒温性は、肉穂花序の温度と逆相関を示す呼吸調節により達成されることが示されていたが、植物の恒温性を統御する分子基盤は長い間不明のままであった。本研究においては、ザゼンソウを含む発熱植物の恒温性に関わる呼吸調節メカニズムを明らかにすることを目的に一連の実験と解析を行った。</p> <p>第2章 呼吸の温度応答性の解析に関する理論体系の構築</p> <p>呼吸反応は生物のエネルギー代謝獲得において重要な代謝の一つである。気候変動の影響を大きく受ける植物においては、温度の影響は植物の生産性を左右する大きな要因であるとともに、近年問題提起される地球温暖化への影響を考える上で重要である。このような背景の下、これまで種</p>	

々の呼吸温度応答予測モデルが研究されてきた。呼吸反応の温度応答を示すモデルは、 Q_{10} モデル、アレニウスモデル、理論的な裏づけを持たない非線形モデルの3つに大別される。本章では、理論的に導出された Q_{10} モデル、およびアレニウスモデルの理論背景、ならびにその差異について詳説するとともに、これまでの研究を体系的にまとめた。

第3章 修正アレニウスモデルを用いた植物組織由来呼吸の温度応答の解析

一般にいくつかの動物で観察される恒温性は、脳と神経系を介した複雑な体温調節により達成される。一方、種子植物のいくつかの科は、その花において、動物とは全く異なる方法で生理的な体温調節を示す。そのような植物の一つであるザゼンソウは、発熱器官である肉穂花序の温度と逆相関を示す呼吸調節により、外気温と独立した体温を維持している。本章で行った修正アレニウスモデルを用いた解析により、呼吸調節が行われる温度域において、肉穂花序で行われる呼吸反応に関わる活性化エネルギーは負の値を示すことが明らかとなった。さらに、熱力学的な考察から、ザゼンソウの呼吸調節は、発熱反応および吸熱反応から構成される前駆平衡反応と呼ばれる特殊な化学平衡が関与することが示唆された。

第4章 ザゼンソウ由来単離ミトコンドリアを用いた前駆平衡に基づく呼吸反応の修正アレニウスモデルを用いた解析

ザゼンソウの肉穂花序から単離したミトコンドリアを用いて、前駆平衡が成立する呼吸反応、ならびに成立しない呼吸反応を *in vitro* で再構築し、その際の呼吸反応に関する活性化エネルギーの温度応答を算出した。その結果、前駆平衡が成立する呼吸反応特異的に負の活性化エネルギーが産生されることが判明した。これらの結果は、*in vitro* 実験系においても、前駆平衡の成立が負の活性化エネルギー産生に密接に関与することを示しているとともに、ミトコンドリア局在型のイソクエン酸デヒドロゲナーゼを介した NADPH 産生、即ち、吸熱反応が前駆平衡の形成に重要な役割を果たしていることが考えられた。さらに、COX と AOX 経路

に関する温度感受性の比較解析から、ザゼンソウの恒温性の獲得には、AOXを介した酸素消費反応が重要であることが明らかとなった。これらの知見は、呼吸反応に関わる化学平衡が温度によってシフトすることが、ザゼンソウの恒温性に重要であることを示している。

第5章 総合考察

一般に、生物の恒温性は、鳥類や哺乳類を含む動物において観察されるが、このような体温調節は、脳や皮膚表面のTRPチャンネルが認識した温度情報が、脳の体温調節中枢に伝達されることで行われることが知られている。即ち、寒冷環境においては、褐色脂肪細胞におけるUCP1を介した代謝性の非震え熱産生、代替的活性化マクロファージによる白色脂肪細胞における脂肪分解の促進、および骨格筋における震え熱産生を通じて熱産生を増大する。一方、暑熱環境においては熱産生の抑制および熱放散を増加させることで体温調節を行う。このように、動物における体温調節は様々な神経回路を介して、質的に異なる体温調節方法が統合されることで行われる非常に複雑なメカニズムを有する。それに対し、ザゼンソウの恒温性を世界で初めて報告したKnutsonは、外気温と呼吸速度の逆相関が恒温性メカニズムに関わることを既に示していた。

これまでに、ザゼンソウの呼吸調節メカニズムの詳細を明らかにするために、ザゼンソウの呼吸速度と外気温、および肉穂花序温度との関係性、または肉穂花序温度と外気温との関係性に着目した種々の研究が行われてきた。その過程で、ザゼンソウの恒温性は発熱器官である肉穂花序自体の温度変動を認識することで行われること、さらに肉穂花序温度が15℃以上の温度域においては、発熱器官温度および呼吸速度が逆相関を示す呼吸調節メカニズムが存在することが示されていた。また、ザゼンソウの恒温性は、肉穂花序温度が15℃よりも温度が低下することで失われることから、ザゼンソウの発熱器官である肉穂花序においては、特定の温度域における呼吸調節が重要であると考えられてきた。これまで呼吸調節メカニズムの分子基盤の詳細は不明であったが、本研究において、ザゼンソウにおける呼吸調節メカニズムが前駆平衡と呼ばれる発熱反応と吸熱反応の化学平衡

に基づく呼吸調節により行われることが明らかとなった。また、温度変化は化学平衡の平衡点のシフトを引き起こすことから、本研究において提示された負の活性化エネルギーを生み出す前駆平衡反応は、植物の熱制御のみならず、温度センシングメカニズムとしても機能しうることが示された。これらの知見は、植物の恒温性を含む生物のホメオスタシスに関わる基本原理のより深い理解に繋がるものと考えられた。