

日本産ザゼンソウ属植物の発熱現象

大塚孝一^{a,b,*}, 浜田 崇^a, 植田邦彦^b

^a長野県環境保全研究所 381-0075 長野市北郷 2054-120

^b金沢大学大学院自然科学研究科 920-1192 金沢市角間

Thermogenesis in Japanese *Symplocarpus* species (*Araceae*)

Koichi OTSUKA^{a,b,*}, Takashi HAMADA^a and Kunihiko UEDA^b

^aNagano Environmental Conservation Research Institute, Kitago, Nagano, 381-0075 JAPAN;

^bGraduate school of Natural Sciences & Technology, Kanazawa University,
Kakuma, Kanazawa, 920-1192 JAPAN

*Corresponding author: otsuka-kooichi@pref.nagano.lg.jp

(Accepted on April 12, 2011)

In order to confirm thermogenesis in Japanese *Symplocarpus* species, surface temperature of spadices was investigated using a thermo-tracer in 2010. The average surface temperature of the spadices in *S. renifolius* (= *S. foetidus* var. *latissimus*) was 21.8°C in the female period and 18.2°C in the male period when the ambient temperature was 9.6°C. The average spadix temperature in *S. nabekuraensis* was 21.6°C in the female period and 20.4°C in the male period when the ambient temperature was 15.6°C. The differences between the spadix temperatures and the ambient temperatures indicate the heat-production of both *S. renifolius* and *S. nabekuraensis*. On the other hand, the average spadix temperature in *S. nipponicus* was 19.8°C in both female and male periods when the ambient temperature was 19.6°C. This result shows that *S. nipponicus* has no ability of heat-production. The thermogenesis in *S. nabekuraensis* was confirmed for the first time.

Key words: *Araceae*, *Symplocarpus foetidus*, *Symplocarpus nabekuraensis*, *Symplocarpus nipponicus*, *Symplocarpus renifolius*, thermogenesis, thermo-tracer.

植物の発熱現象はおよそ 200 年以上前, ヨーロピアン・アルム・リリー *Arum italicum* (サトイモ科) で報告され (Lamarck 1778, cited by Ivancic et al. 2008), その後, ヒトデカズラ *Philodendron selloum* (サトイモ科), ザゼンソウ (広義) *Symplocarpus foetidus* s.l. (サトイモ科), ソテツ *Cycas revoluta* (ソテツ科), ハス *Nelumbo nucifera* (ハス科) など 12 科の植物で発熱する能力があることが知られている (セイモア 1997, 伊藤 2005, Seymour and Ito 2006, Seymour et al. 2009a). このうち, ザゼンソウ

(広義) は肉穂花序が特異的に発熱し, 外気温が -15°C に下がっても花序の温度を 20°C 内外に保てることが知られており (Knutson 1974, 1979), その恒温性を保つ温度センサーは発熱器官である肉穂花序にあることが示されている (Ito et al. 2003). また, ザゼンソウの発熱現象のメカニズムや制御システムの解明に関してはいくつかの研究がある (例えば, Ito 1999, Ito et al. 2004, Ito and Ito 2005).

ザゼンソウが発熱する意義は, ①開花・受粉のプロセスの低温障害からの回避, ②寒冷環境にお

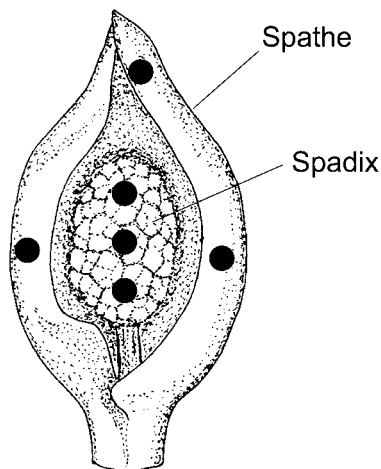


Fig. 1. Schematic drawing of spathe and spadix of *Symplocarpus* spp. Solid circles show measurement points on the thermal image.

ける肉穂花序の生育の促進, ③訪花昆虫を誘引するための揮発性物質の効果的拡散などが考えられている(伊藤 2005)が, 詳しくはよく分かっていない. Seymour et al. (2009b)による花粉発芽率及び花粉管の成長割合における発熱の効果についての研究では, ザゼンソウ花序はほぼ 23°C の温度を保っていることから, 8°C から 33°C まで 5°C ごとの設定温度を変えた実験を行い, 花粉発芽率及び花粉管の成長割合は 23°C において最適であることが示されている.

国内外で報告されている発熱植物の中で, 寒冷な環境下で発熱しその体温を調節できる恒温性を有する植物は, ザゼンソウ以外には知られていない(伊藤 2005). ザゼンソウ属 *Symplocarpus* は, 4 枚の花被片をもつ多数の花からなる楕円形の肉穂花序を形成し, 暗紫褐色の特異な仏炎苞を持つ(大橋 1982). 両性であるが雌性先熟で雌性期~両性期~雄性期へと変化する(大塚 2004). 北アメリカ東部及び北東アジアに分布し, 北アメリカ東部にアメリカザゼンソウ *S. foetidus* (L.) Salisb. ex W. P. C. Barton, 北東アジアにザゼンソウ *S. renifolius* Schott ex Tzvelev (= *S. foetidus* (L.) Salisb. ex W. P. C. Barton var. *latissimus* H. Hara), ヒメザゼンソウ *S. nipponicus* Makino, ナベクラザゼンソウ *S. nabekuraensis* Otsuka & K. Inoue, ロシアザゼンソウ *S. egorovii* N. S. Pavlova & V. A. Nechaev の 5 種が知られている

(Otsuka et al. 2002, Pavlova and Nechaev 2005, 大塚 2009). 日本にはザゼンソウの他にナベクラザゼンソウとヒメザゼンソウが知られている(Otsuka et al. 2002)ことから, この 2 種について発熱現象の有無を確認するため野外で測定を行った. なお, 3 種の発熱現象を比較するためザゼンソウを含めて実施した.

材料及び測定方法

調査は 2010 年に行い, ザゼンソウ属植物の開花期(4 月~6 月)において, 仏炎苞を含む肉穂花序の表面温度を測定した. 表面温度の測定には赤外線熱画像装置サーモトレーサー(TH7800: NEC 社製)を用い, 直射日光の影響を受けない午前 8 時から 9 時に行った. 測定の際には, 射出率を 1.0 とした. 調査地及び調査日は, ザゼンソウは長野県白馬村飯森(海拔高度 750 m, 4 月 30 日), ナベクラザゼンソウは長野県飯山市鍋倉山域(海拔高度 1085 m, 6 月 24 日), ヒメザゼンソウは長野県長野市飯綱高原(海拔高度 1000 m, 6 月 21 日)である. それぞれ雌性期あるいは雄性期の 15 個体, 19 個体, 8 個体を対象とした. 表面温度の測定に合わせて仏炎苞付近(地上約 30 cm)の外気温と花序の性を記録した. 得られた熱画像から, 花序の上部, 中部, 下部の 3 箇所と仏炎苞の外表面の 3 箇所を測定部位とし(Fig. 1), 表面温度の解析を行った.

結果及び考察

ザゼンソウ花序の表面温度の平均は, 外気温が 9.6°C の時, 雌性期 21.8°C, 雄性期 18.2°C で, 外気温との温度差は各々 12.2°C, 8.6°C であった(Table 1). ナベクラザゼンソウ花序の表面温度の平均は, 外気温が 15.6°C の時, 雌性期 21.6°C, 雄性期 20.4°C で, 外気温との温度差は各々 6.0°C, 4.8°C であった(Table 1). 花序の表面温度と外気温との差からザゼンソウおよびナベクラザゼンソウの発熱現象が確認された(Figs. 2, 3). 一方, ヒメザゼンソウ花序の表面温度の平均は, 外気温が 19.6°C の時, 雌性期, 雄性期ともに 19.8°C で, 外気温との温度差はほとんどなく 0.2°C で発熱現象はみられなかった(Table 1, Fig. 2). ナベクラザゼンソウの発熱は今回初めて確認されたものであり, 寒冷地で発熱する植物としてはザゼンソウに次ぎ 2 例目となる.

また, ザゼンソウの発熱現象は, 雌性期及び

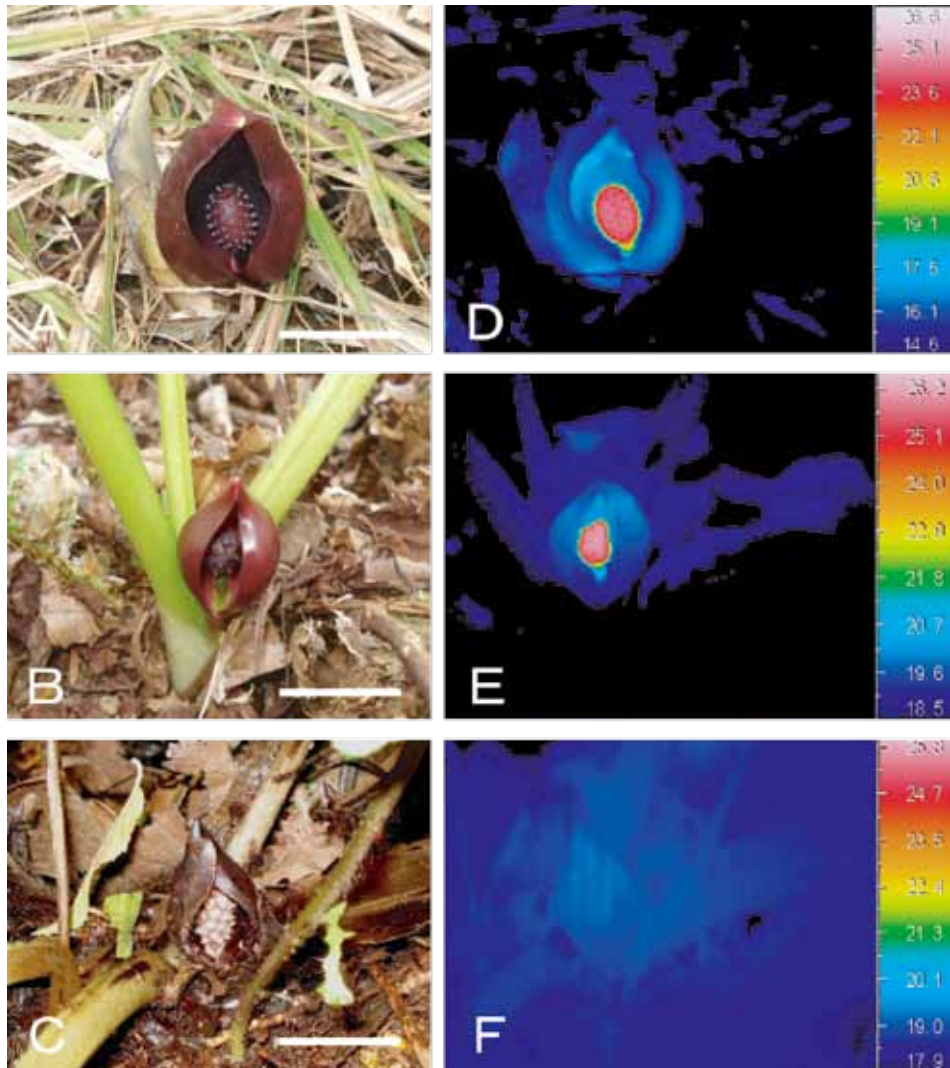


Fig. 2. Thermogenesis in three species of Japanese *Symplocarpus*. A–C. Visible image. D–F. Infrared image. A, D. *S. renifolius*. B, E. *S. nabekuraensis*. C, F. *S. nipponicus*. *Symplocarpus nipponicus* does not have the heat-production. Bar: 6 cm (A), 3 cm (B), 2cm (C).

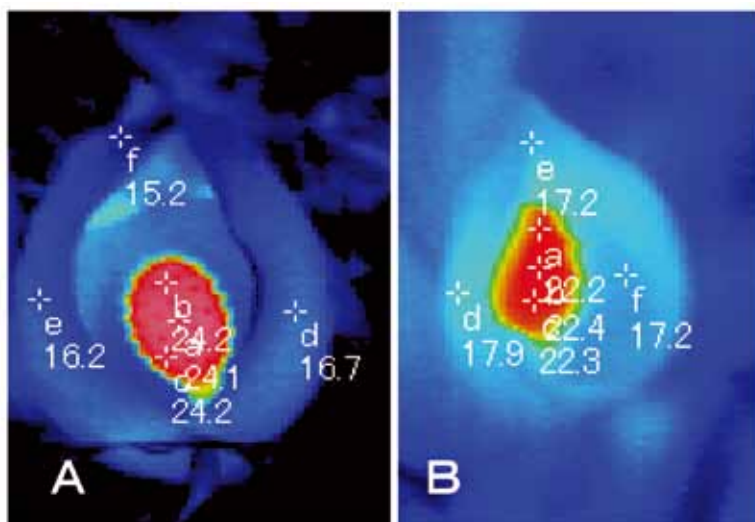


Fig. 3. Example of the spathe and spadix temperature in *Symplocarpus*. A. *S. renifolius*. B. *S. nabekuraensis*. Numerical means observed temperature at a measurement point.

両性期 (Uemura et al. 1993) あるいは雌性期から雄しべが出現し始める時期にみられる (Onda and Ito 2005) とされるが、雄性期においても発熱が確認された (Table 1). 特にナベクラザゼンソウではザゼンソウと比べて、雄性期においても高い表面温度を保っていた。

ザゼンソウについて、Knutson (1974, 1979) によれば外気温が -15°C に下がっても花序の温度を 20°C 内外に保っていること、また Seymour and Ito (2006) によれば、外気温が約 5°C から 25°C の間でも 18°C から 25°C の範囲で保たれていることが示されている。今回の測定で、外気温の平均が 9.6°C の時、ザゼンソウの雌性期の花序の温度は最低 16.4°C から最高 26.4°C 、平均 21.8°C であり、それらと同等の結果が得られた。

Uemura et al. (1993) が 1991 年に北海道 (野幌) で行った調査によると、ザゼンソウの開花時期は 4 月中旬～5 月中旬で、開花期間は雌性期が $6.8 \pm \text{SD}5.8$ 日、両性期 $2.1 \pm \text{SD}0.9$ 日、雄性期 $16.7 \pm \text{SD}5.7$ 日とされている。これまで長野県で調べた開花時期及び個体の開花期間は、ザゼンソウ属 3 種で各々異なっており、長野県白馬村のザゼンソウの花期は 4 月上旬から下旬頃で、個体の平均開花期間は約 26.8 日 (大塚 2007)、飯山市鍋倉山のナベクラザゼンソウの花期は 6 月上旬から中旬頃で、個体の平均開花期間は 15.7 日 (大

塚 2007)、長野市飯綱高原のヒメザゼンソウの花期は 6 月中旬から 8 月上旬で、個体の平均開花期間は 38.8 日、最長 60 日間である (大塚 2004)。ザゼンソウの開花時期は北海道のものより半月ほど早いものの、開花期間はほとんど違いが見られない。また、ナベクラザゼンソウはザゼンソウに比べ開花期間が短く、したがって発熱する期間も短い。ヒメザゼンソウで個体の開花期間が長いのは、仏炎苞を複数つける個体 (通常 2 個から 3 個) が、仏炎苞を順次地上に出現させる開花様式をもつことによる。開花時期を比較すると、ザゼンソウは早春の外気温が低い時期、ナベクラザゼンソウは初夏ではあるが生育地が多雪地で雪解け直後のやはり外気温のやや低い時期である。一方、ヒメザゼンソウは初夏から盛夏にかけての時期で外気温が他の 2 種に比べ高い。したがって、発熱現象は、開花時期の外気温 (低温) と密接に関わっており、繁殖に関わる何らかの機能をもつと考えられる。

現在までに知られている発熱植物は、ザゼンソウ以外はいずれも熱帯・亜熱帯の植物であり、その機能は主として訪花昆虫の誘引や受粉に寄与するものと考えられている (例えばセイモア 1997)。寒冷地に生育するザゼンソウやナベクラザゼンソウにみられる発熱現象は、熱帯・亜熱帯の植物とは違った機能、すなわち、開花・受粉の

Table 1. Spadix and spathe temperatures of three *Symplocarpus* species examined in this study. Temperature is given as degrees Centigrade

<i>S. renifolius</i> (at Hakuba Village on 30 Apr. 2010)	Female phase (n = 9)	Male phase (n = 6)
Mean temp. of spadix (A)	21.8 ± SD3.6	18.2 ± SD5.7
Mean temp. of outside wall of spathe (B)	10.7 ± SD3.9	13.8 ± SD3.8
Mean temp. of the difference between spadix and spathe (A) – (B)	11.1 ± SD2.5	4.5 ± SD2.4
Mean ambient temp. (C)	9.6 ± SD1.8	
Mean temp. of the difference between spadix and ambient temp. (A) – (C)	12.2 ± SD3.6	8.6 ± SD5.7
<i>S. nabekuraensis</i> (at Iiyama City on 24 Jun. 2010)	Female phase (n = 13)	Male phase (n = 6)
Mean temp. of spadix (A)	21.6 ± SD1.9	20.4 ± SD2.0
Mean temp. of outside wall of spathe (B)	16.5 ± SD0.8	16.9 ± SD0.5
Mean temp. of the difference between spadix and spathe (A) – (B)	5.0 ± SD1.8	3.5 ± SD1.7
Mean ambient temp. (C)	15.6 ± SD0.6	
Mean temp. of the difference between spadix and ambient temp. (A) – (C)	6.0 ± SD1.9	4.8 ± SD2.0
<i>S. nipponicus</i> (at Nagano City on 21 Jun. 2010)	Female phase (n = 6)	Male phase (n = 2)
Mean temp. of spadix (A)	19.8 ± SD0.6	19.8 ± SD0.3
Mean temp. of outside wall of spathe (B)	19.9 ± SD0.7	20.1 ± SD0.2
Mean temp. of the difference between spadix and spathe (A) – (B)	-0.1 ± SD0.3	-0.3 ± SD0.1
Mean ambient temp. (C)	19.6 ± SD1.1	
Mean temp. of the difference between spadix and ambient temp. (A) – (C)	0.2 ± SD0.6	0.2 ± SD0.3

プロセスの低温障害からの回避や寒冷環境における肉穂花序の生育の促進などの機能を有するものと考えられる (伊藤 2005)。

葉緑体 DNA に基づく日本産の 3 種の系統解析の結果、ナベクラザゼンソウはヒメザゼンソウよりもザゼンソウに近縁であることが示されている (Kitano et al. 2005)。また、染色体数はヒメザゼンソウで $2n = 30$ の 2 倍体であること、ザゼンソウとナベクラザゼンソウは $2n = 60$ の 4 倍体であるが各々核型が異なることが示されている

(Iwatsubo and Otsuka 2005) ことから、ザゼンソウ属ではヒメザゼンソウが祖先型と考えられ、また、ヒメザゼンソウが発熱の機能を有していないことから、ザゼンソウやナベクラザゼンソウが分化する過程で発熱現象を獲得したと考えられる。ザゼンソウ属における発熱現象の進化を明らかにするためには、北アメリカのアメリカザゼンソウおよび近年北東アジアで記載されたロシアザゼンソウの発熱の有無の確認とこれらの種を含めたザゼンソウ属全体の系統解析が期待される。

本研究にあたり、サーモトレーサーの借用及び使用法等についてご指導いただいた信州大学工学部の高木直樹教授に感謝します。また、ナベクラザゼンソウの現地調査に協力していただいた長野県環境保全研究所研究員の横井 力氏に感謝します。

引用文献

- Ito K. 1999. Isolation of two distinct cold-inducible cDNAs encoding plant uncoupling proteins from the spadix of skunk cabbage (*Symplocarpus foetidus*). *Plant Sci.* **149**: 167–173.
- 伊藤菊一 2005. 発熱遺伝子を持つ植物・ザゼンソウ. *テクノカレント* **404**: 2–13.
- Ito T. and Ito K. 2005. Nonlinear dynamics of homeothermic temperature control in skunk cabbage, *Symplocarpus foetidus*. *Phys. Rev. E* **72**, 051909.
- Ito K., Ito T., Onda Y. and Uemura M. 2004. Temperature-triggered periodical thermogenic oscillations in skunk cabbage (*Symplocarpus foetidus*). *Plant Cell Physiol.* **45**: 257–264.
- Ito K., Onda Y., Sato T., Abe Y. and Uemura M. 2003. Structural requirements for the perception of ambient temperature signals in homeothermic heat production of skunk cabbage (*Symplocarpus foetidus*). *Plant Cell Environ.* **26**: 783–788.
- Ivancic A., Rouspard O., Garcia J. Q., Melteras M., Molisale T., Tara S. and Lebot V. 2008. Thermogenesis and flowering biology of *Colocasia gigantea*, *Araceae*. *J. Plant Res.* **121**: 73–82.
- Iwatsubo Y. and Otsuka K. 2005. Chromosome numbers of Japanese *Symplocarpus* (*Araceae*). *J. Phytogeogr. Taxon.* **158**: 203–205.
- Kitano S., Otsuka K., Uesugi R. and Goka K. 2005. Molecular Phylogenetic Analysis of Genus *Symplocarpus* (*Araceae*) from Japan Based on Chloroplast DNA Sequences. *J. Jpn. Bot.* **80**: 334–339.
- Knutson R. M. 1974. Heat production and temperature regulation in eastern skunk cabbage. *Science* **186**: 746–747.
- Knutson R. M. 1979. Plants in heat. *Nat. Hist.* **88**: 42–47.
- 大橋広好 1982. ザゼンソウ属. 佐竹義輔, 大井次三郎, 北村四郎, 亘理俊次, 富成忠夫 (編), 日本の野生植物草本. p. 138. 平凡社, 東京.
- Onda Y. and Ito K. 2005. Changes in the composition of xylem sap during development of the spadix of skunk cabbage (*Symplocarpus foetidus*). *Biosci. Biotechnol. Biochem.* **69**: 1156–1161.
- 大塚孝一 2004. 長野県飯綱高原におけるヒメザゼンソウの展葉および開花パターン. 信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績 **41**: 7–11.
- 大塚孝一 2007. ザゼンソウ及びナベクラザゼンソウの展葉と開花パターン. 信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績 **44**: 7–10.
- 大塚孝一 2009. ナベクラザゼンソウ. 林 弥栄 (解説・編), 増補改訂新版 日本の野草 山溪カラー名鑑. pp. 720–721. 山と溪谷社, 東京.
- Otsuka K., Watanabe R. and Inoue K. 2002. A new species of *Symplocarpus* (*Araceae*) from Nagano Prefecture, central Japan. *J. Jpn. Bot.* **77**: 96–100.
- Pavlova N. S. and Nechaev V. A. 2005. A new species of the genus *Symplocarpus* (*Araceae*) from the southern Russian Far East. *Bot. Zhurn.* **90**(5): 753–758.
- Ramarck J. B. 1778. *Flore Francaise*. Tome **3**. p. 538. L'Imprimerie Royale, Paris.
- セイモア R. S. 1997. 奇妙な温血植物たち (由良 浩訳). *日経サイエンス* **27**(6): 34–41.
- Seymour R. S. and Ito K. 2006. Temperature Regulation by Thermogenic Flowers. *Plant Physiology*. 4th ed. Lincoln Taiz and Eduardo Zeiger.
- Seymour R. S., Maass E. and Bolin J. F. 2009a. Floral thermogenesis of three species of *Hydnora* (*Hydnoraceae*) in Africa. *Ann. Bot.* **104** (5): 823–832.
- Seymour R. S., Ito Y., Onda Y. and Ito K. 2009b. Effects of floral thermogenesis on pollen function in Asian skunk cabbage *Symplocarpus renifolius*. *Biol. Lett.* **5**: 568–570.
- Uemura K., Ohkawara K., Kudo G., Wada N. and Higashi S. 1993. Heat-production and cross-pollination of the Asian skunk cabbage *Symplocarpus renifolius* (*Araceae*). *Amer. J. Bot.* **80**(6): 635–640.