

植物はなぜビタミンCを多量に合成するのか

森村 洋子(園芸文化研究所)

はじめに

ビタミンCは化合物名をL-アスコルビン酸と言い、植物を特徴づける成分の一つである。高等植物の緑葉や貯蔵組織にはビタミンCが数mMの濃度で含まれ、とくに植物細胞内の葉緑体では数十mMという高濃度に達する。このように植物細胞は動物細胞よりはるかに多くのビタミンCを合成している。

古くから大洋を航海する船中で人々を苦しめたのは、ビタミンCの欠乏による壊血病であった。壊血病の予防・治療を目的とした研究から18世紀中頃、Lind(1747)によりビタミンCが発見され、その後、この物質の結晶化が行われ(Szent-Györgyi, 1928)、さらにKing(1932)によりアスコルビン酸と命名され、化学構造の決定に至った(Haworth, 1933)。

しかし「植物はなぜビタミンCを多量に合成するのか」という疑問は、その後も長い間、解き明かされることはなかった。壊血病の予防・治療に有効であること以外に、植物体におけるビタミンCの生理的役割を知ることができなかったためである。ところが1970年代にビタミンCを基質とする酵素、アスコルビン酸ペルオキシダーゼの存在が報告されると(Kelly *et al.*, 1979)、それ以降、この酵素の性質や植物細胞における動向が次第に明らかになり、植物体内でのビタミンCとアスコルビン酸ペルオキシダーゼによる生理機能の重要性に注目が集まるようになった。とくに1980年以降、この分野で活発に研究発表を行ってきたのはおもに日本人の研究者達であった。

著者は約20年前より本学園短期大学(2005年3月閉学)においてビタミン

C(以下 L-アスコルビン酸と記す) およびアスコルビン酸ペルオキシダーゼに関する研究を重ね、とくに「非光合成器官(根、花)における L-アスコルビン酸の生理機能」という独自の分野において論文を発表してきた。そこでここでは「植物はなぜ L-アスコルビン酸を多量に合成するのか」という、かつて多くの人々が抱いていた疑問が、どのようにして解き明かされたかを総括的に述べ、あわせてこの物質の植物体における重要性を、社会的関心の高い自然環境の保全や人々の健康維持・増進と関連づけて記す。

1. 植物体における L-アスコルビン酸含量の変動

植物体の L-アスコルビン酸含量が植物の種類により大きく異なることはよく知られている。しかし、それだけでなく、同一植物であってもその一生の間には L-アスコルビン酸含量に大きな変動が見られる。植物はその生活環(life cycle)において、種子の発芽発根、栄養成長、花芽形成、開花を経て次の種子形成へと進む間にさまざまにその形態を変える。L-アスコルビン酸は種子にはほとんど検出されないが、発芽、発根とともにこの物質は急速に含量を増し、栄養成長期になると一旦、減少し定常値を示す。次の花芽形成期には花卉組織の L-アスコルビン酸含量は著しく高まり、この値は開花後に再び減少傾向を示す。さらに、種子形成期である登熟中には種子の L-アスコルビン酸含量は一時的に増加するが、その後、この物質をほとんど含まない種子完成期を迎える。このように植物体の L-アスコルビン酸含量は生育過程における新しい組織の分化をきっかけにして増減をくり返す。

また、植物の L-アスコルビン酸含量は環境条件の変化に対応して急速に変動する。暗黒下に置かれた緑葉に光を照射すると、L-アスコルビン酸含量は増加するが、温度との関係では光合成を活発に行う温度条件において光強度の上昇に伴う L-アスコルビン酸含量の増加が見られる(図.1、森村ら,1982)。

動植物を含め、生物の組織における物質合成は合目的であることを考えると、このような植物体内の L-アスコルビン酸含量の変動は、植物の正常な生育と深い関わりがあることが窺われる。

2. アスコルビン酸ペルオキシダーゼとL-アスコルビン酸の特異的な関係

植物のL-アスコルビン酸含量が、生育段階に応じて大きく変化し、また、葉、根、花などの部位により含量に大差が生じることは前述のとおりである。植物、動物を問わず、生体内では絶えず物質の合成と分解がくり返され、それにより生命活動が継続して行われる。従って、ある物質の生理的役割を知るためには、その物質の生体内における、ある時期の含量を知るだけでは不十分であり、その物質が直接的に関与する酵素反応を反応速度として捉え、表さなくてはならない。L-アスコルビン酸を基質とする酵素、アスコルビン酸ペルオキシダーゼの発見 (Kelly *et al.*, 1979) はこの意味で重要であった。さらにアスコルビン酸ペルオキシダーゼとL-アスコルビン酸の間にはきわめて特異的な関係があることが次第に明らかになり、その過程で代表的な植物成分の一つであるL-アスコルビン酸、いわゆるビタミンCが植物体内でどのような生理機能を果たしているのかという根源的な問いにも答えることになったのである。

アスコルビン酸ペルオキシダーゼとL-アスコルビン酸の特異的な関係は次のように要約することができる。

- 1) アスコルビン酸ペルオキシダーゼ (酸化還元酵素の一種であるが、古くから知られているペルオキシダーゼとは異なる) は、植物細胞を酸化に基づく病障害から守っているが、L-アスコルビン酸が存在しない場合には

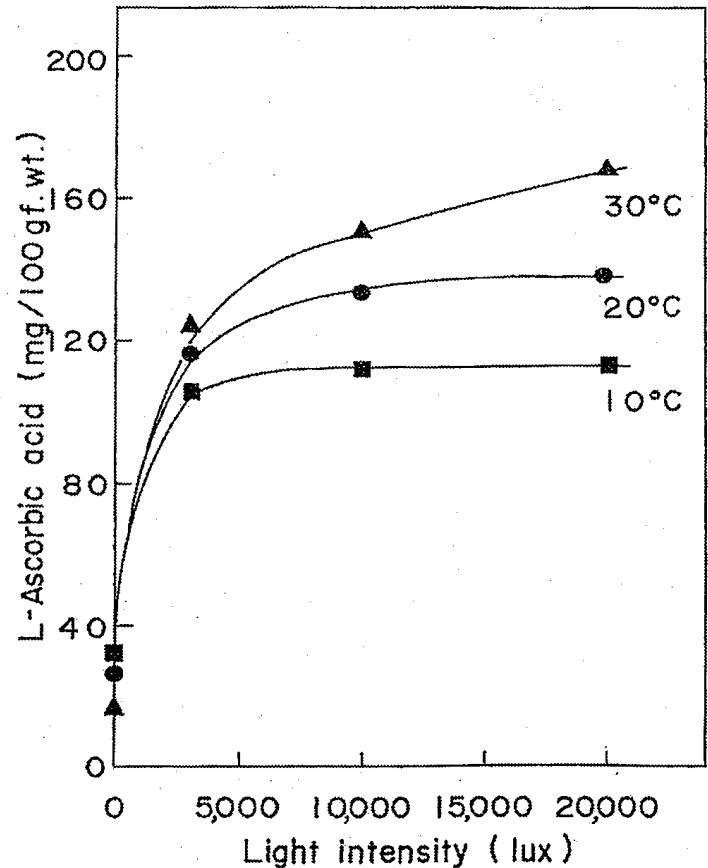


図1. コマツナ葉のL-アスコルビン酸含量に及ぼす光強度と温度の影響

この酵素反応は全く進行しない。(L-アスコルビン酸はアスコルビン酸ペルオキシダーゼの特異基質である)。

- 2) アスコルビン酸ペルオキシダーゼは、それ自体きわめて酸化されやすい酵素であり、L-アスコルビン酸が共存しなければわずか数時間のうちに失活する (L-アスコルビン酸はアスコルビン酸ペルオキシダーゼの安定化に不可欠である)。
- 3) アスコルビン酸ペルオキシダーゼによる酸素障害防御機能は、植物の光合成と深く関わり、従って光合成が活発に行われるとき、植物体内のL-アスコルビン酸含量も増加する (L-アスコルビン酸は植物の光合成を支える)。
- 4) 植物体における酸素障害の危険性は、酸素の放出を伴う「光合成」において高まるばかりでなく、多量の酸素の吸収を必要とする「呼吸」の過程においても増大する。従って、植物が盛んに細胞分裂をくり返し、新しい組織に分化する過程ではエネルギー獲得のために呼吸活性が高まり、同時にL-アスコルビン酸含量も増加する (L-アスコルビン酸は植物の呼吸の持続を可能にする)。

このようにアスコルビン酸ペルオキシダーゼはそれ自体、きわめて酸化されやすく、不安定な酵素であり、この性質が酵素の発見を遅らせ、その結果、L-アスコルビン酸の植物体内における生理的役割も長い間、知られることがなかったと考えられる。

3. 活性酸素と生きもの

酸素は、生体のエネルギー源であるATP(アデノシン三リン酸)をはじめとする多くの生理活性物質の生合成に欠くことのできない気体である。乳酸発酵やアルコール発酵を行う乳酸菌や酵母は、酸素のないところでも生存に必要な量のATPを生成するが、その効率はきわめて低い。地球上の生命の歴史を辿ると、大気中の酸素濃度の上昇とともに新しい生物が出現した。この事実からも酸素を利用する能力が生物の進化の原動力となったことは明らかである。

しかし、酸素は好気性生物（生存のために酸素を必要とする生物）にとって全く無害なのであろうか。約50年前までは原因不明とされていた未熟児網膜症が、その後、保育器内の高濃度の酸素により発症することが判明したり、食品の品質劣化を抑えるために脱酸素剤が日常的に用いられたりしていることから、酸素は好気性生物にとっても無防備に利用できるものではなく、むしろ、好気性生物も与えられた環境下で酸素による障害を巧みに防ぎつつ、一方で酸素を利用し生存していることがわかる。とくに近年、さまざまな原因による自然環境の悪化が深刻化し、その中で酸素が「がん」をはじめとする種々の病障害を動植物体中で誘発することが問題視されるようになり、酸素がもたらす毒性に関する研究が盛んになりつつある。紫外線、放射線、公害ガス、大気中のCO₂濃度上昇による温暖化、ある種の農薬などが、毒性の強い酸素の発生を引き起こし、この酸素がやがていくつかの重大な病障害の発症につながるということが明らかにされたためである。

このような酸素は、生体内ではきわめて短命で、反応性に富み、その急速な酸化反応がさまざまな病障害や死をもたらすことから、とくに活性酸素（active oxygen）と呼ばれ、大気中に安定した状態で存在する酸素（O₂）とは区別される。活性酸素には数種類の分子種が存在するが、それらが動植物を含む生体に及ぼす影響と、それに基づく病障害の発症機構の概略を図2に示す。

一方、このような活性酸素による障害を防ぐために生体内には複

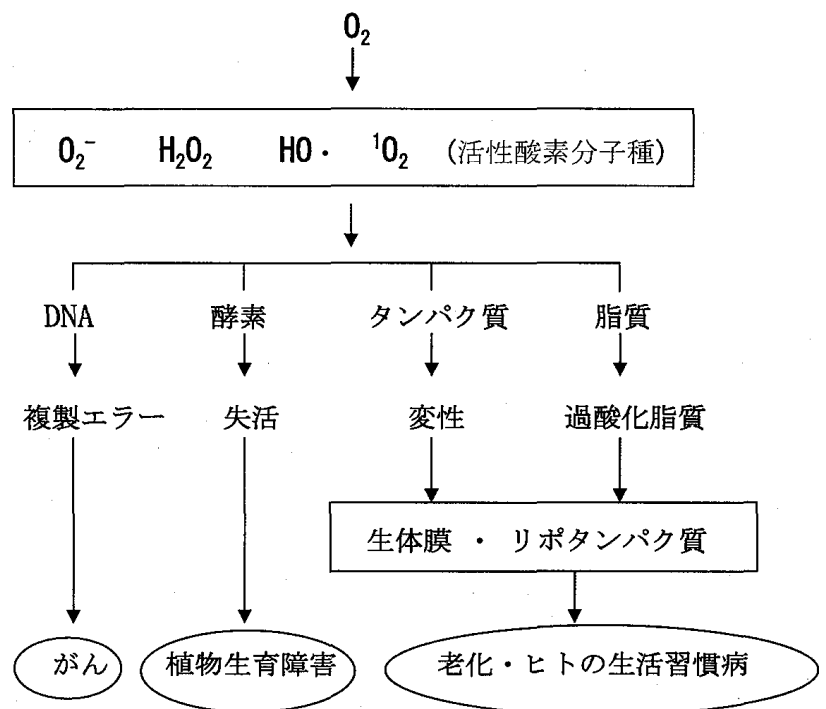


図2. 活性酸素による生体障害

雑な「酸素障害防御機構」、言い換えれば「抗酸化酵素系」が存在し、アスコルビン酸ペルオキシダーゼもその一員として機能している。

4. 植物を環境変化から守る L-アスコルビン酸とアスコルビン酸ペルオキシダーゼ

アスコルビン酸ペルオキシダーゼが植物体内で活性酸素による酸素障害を防ぐ重要な役割を担っていることおよびこの酵素作用には L-アスコルビン酸が不可欠であることをこれまでに述べてきた。

植物の光合成に伴う酸素の放出や呼吸に伴う酸素の吸収は、活性酸素の一種である、スーパーオキシドラジカル(O_2^-)の生成を促す。 O_2^- は、酵素、スーパーオキシドジスムターゼ (SOD) の作用により別の活性酸素分子種である、過酸化水素(H_2O_2)を生じる。従って、生きた植物細胞では H_2O_2 は常に生成され、細胞内に広く存在している。この H_2O_2 を分解し植物を酸素障害から守る働きをする酵素が、アスコルビン酸ペルオキシダーゼである。

アスコルビン酸ペルオキシダーゼ反応において、基質である L-アスコルビン酸はまず、1電子酸化を受けてモノデヒドロアスコルビン酸となり、モノデヒドロアスコルビン酸はNADPHから電子を受け取り、L-アスコルビン酸に還元されるが、一部のモノデヒドロアスコルビン酸は不均化反応により L-アスコルビン酸とデヒドロアスコルビン酸 (L-アスコルビン酸の2電子酸化物) をそれぞれ1分子ずつ生じる。この間に生体にとって有害な過酸化水素(H_2O_2)は、アスコルビン酸ペルオキシダーゼの作用により H_2O となり、解毒される。

アスコルビン酸ペルオキシダーゼは当初、植物細胞の葉緑体に局在すると考えられ (葉緑体型アスコルビン酸ペルオキシダーゼ)、光合成との関係から数多くの論文が発表されたが (Nakano *et al.*,1980, Nakano *et al.*,1981, Chen *et al.*, 1989)、その後、葉緑体以外の細胞小器官(オルガネラ)や細胞質にもアイソザイムとして存在することが明らかになった (Gillham *et al.*,1986, Dalton *et al.*,1987)。

著者らはダイコン根の組織に細胞質型のアスコルビン酸ペルオキシダー

表1. ダイコン根のアスコルビン酸ペルオキシダーゼの精製

Purification method	Volume (ml)	Total activity (unit)	Total protein (mg)	Specific activity (unit · mg protein ⁻¹)	Recovery (%)
Crude extract	3000	17143	6180	2.8	100
Butyl-Toyopearl	36	5849	118	49.6	34
DEAE-Cellulofine	50	5944	20	297.2	35
Sephadex G-75	14.4	2469	4.4	561.1	18

ゼが存在することを見出し、この酵素の抽出・精製を行った (表1、Ohya *et al.*,1997)。この酵素はダイコン種子の発芽直後の根の組織においてとくに高い活性を示し、光照射によりさらに活性は高まった (Morimura *et al.*,1999)。また、同じ細胞質型アスコルビン酸ペルオキシダーゼはパンジーの花弁にも存在し、この酵素活性は開花初期にきわめて高く、完全開花に至ると急速に低下することが明らかになった (図3、森村ら,1998, 森村, 2001)。

このような発芽過程の根および開花過程の花弁におけるアスコルビン酸ペルオキシダーゼ活性の上昇は、いずれも活発な組織分化に伴う呼

吸活性の増大が活性酸素の一種であるO₂の生成を高め、その後、生体内でこの有害な生成物を除去する酵素系が活発に働くことを意味している。

また、パンジー花弁の細胞質型アスコルビン酸ペルオキシダーゼの活性

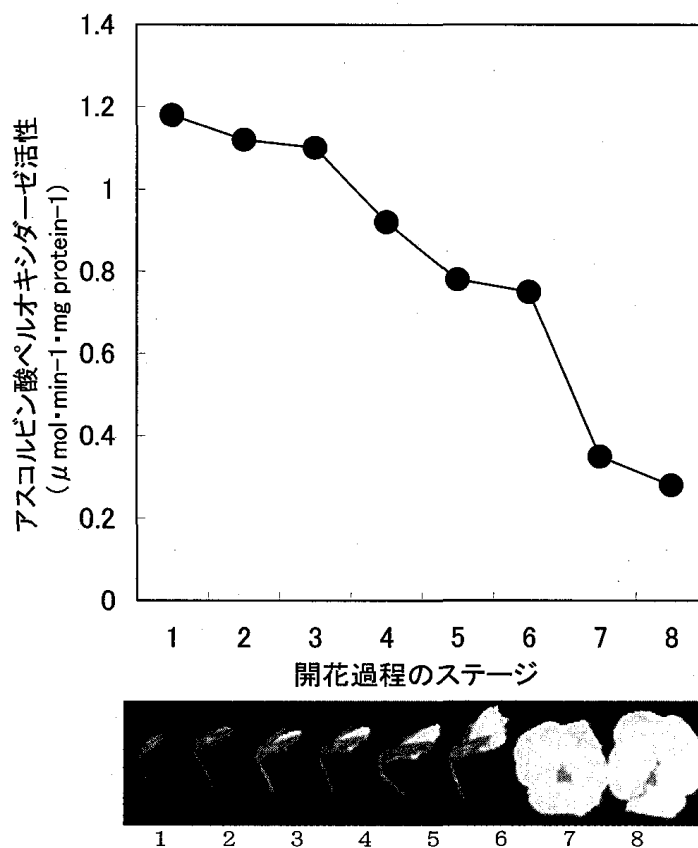


図3. パンジー開花過程におけるアスコルビン酸ペルオキシダーゼ活性の変化

は、開花期のパンジーが高温(25℃)に晒されることにより上昇した(森村, 2004)。さらにハウレンソウ葉が二酸化イオウ(SO₂)、二酸化窒素(NO₂)、オゾン(O₃)などの公害ガスに晒された場合、アスコルビン酸ペルオキシダーゼ活性が高まることが報告されている(Tanaka *et al.*,1980, Sasaki *et al.*,1983)。

これらのことから、植物の正常な生育過程においても、また、温暖化や大気汚染などの生育環境の悪化の際にも植物を酸素障害から守るためにアスコルビン酸ペルオキシダーゼが作用し、この酵素反応の進行のためにL-アスコルビン酸が重要な役割を果たしていることがわかる。

植物組織にはL-アスコルビン酸のほかにグルタチオン、カロテノイド(β -カロテンを含む)、 α -トコフェロール(ビタミンE)、ポリフェノール類(花卉の色素であるフラボノイドを含む)などの抗酸化物質が存在し、それらはそれぞれ異なる酵素を触媒とする酸化還元反応に関与している。しかし、これらは動物体にも一般的に存在するものであったり、植物体のある器官あるいはある組織に偏在していたり、また、他の抗酸化物質に置き換えても機能するものであったりすることから、L-アスコルビン酸のように特定の酵素反応における不可欠な物質としての重要性は明らかでなく、そのためその作用機作についても不明な点が多い。従って、L-アスコルビン酸はアスコルビン酸ペルオキシダーゼとともに植物体における酸素障害防御反応の中心的な役割を担い、生育段階や環境変化に対応して植物体をさまざまな病障害から守っていると推察される。

まとめ

L-アスコルビン酸がビタミンCとして植物に広く分布していることは古くから知られていたが、当初、この物質は動物の壊血病の予防因子と考えられ、コラーゲンの生合成におけるプロリンおよびリジンのヒドロキシル化反応に関与すること以外にはほとんど注目されることがなかった。L-アスコルビン酸が示す抗酸化力は、生体内に含まれる他の抗酸化物質からも与えられ、特異性は低いと考えられていたためである。

しかし、その後、植物体における活性酸素の生成が不可避であり、従ってその分解・解毒が植物の健全な生育のために重要であることが明らかになると、活性酸素分解機構の一員である L-アスコルビン酸の合成は植物にとって不可欠であることが不動のものとなった。これにより「植物はなぜ L-アスコルビン酸、いわゆるビタミンCを多量に合成するのか」という疑問にも明快な解答が与えられた。しかし、このことが知られるようになったのは、今から十数年前の、二十世紀が終わろうとする頃であった。このように L-アスコルビン酸の植物体内での重要な働きの発見が遅れたのは、この物質の共存下で働く酵素、アスコルビン酸ペルオキシダーゼがきわめて酸化されやすく、不安定であるためにこの酵素の発見が遅れ、活性酸素分解機構そのものの解明が進まなかったためであろう。

L-アスコルビン酸は、動物体に比べ、植物体に多く含まれる。このことは植物の生物としての特性に関係していると考えられる。動物は環境が悪化した場合、生息する場所を移動することができるが、植物にはその機能が備えられていない。従って植物は環境の影響を直接的に受けることになる。そのために植物は動物以上に環境への耐性を強め、それにより生存能力を高めなくてはならない。進化の過程で植物体には、生物にとって不可避とされる、有害な活性酸素との接触を回避する機能が広く発達したものである。また、1980年代以降、環境問題が深刻化し、そこに人々の注目が集まるようになった時期に、植物細胞を用いた、この分野の研究が活発化したことは、植物の環境への抵抗力、言い換えれば植物の「環境耐性」が人間の生存にも関わる重要性をもつことを意味している。このことから、今後、さまざまな環境問題が議論され、その対策について検討・試行される際にも、植物が本来、備えている環境耐性に着目した環境保全策が講じられることが重要であると考えられる。

動物体にも植物体と同様に、活性酸素分解機構が存在するが、そこでは L-アスコルビン酸は植物体のように中心的な反応に関わっていない。しかし、この物質は動物体の活性酸素分解機構においても、抗酸化物質の一つとして作用し、この機構の維持のために一役を担っていることは事実である。

さらに、L-アスコルビン酸は水溶性物質であり、この面からも細胞内では脂溶性の抗酸化物質(カロテノイド、 α -トコフェロール、いわゆるビタミンE)とは生理的役割を異にしていると思われる。とくにヒトを含む霊長類は、コウモリ、モルモットとともに体内にL-アスコルビン酸合成系の酵素を一つ欠いているために、自身でL-アスコルビン酸を合成することができない。日常生活において十分量の野菜・果実の摂取が必要となるのはこのためである。

近年、人間を取り巻く自然環境および生活環境が大きく変化し、そこで起こる問題が次第に拡大深化する傾向にある。このような時代に私たちがヒトとして体内に備えられた環境耐性を、抵抗力として十分に活かすことは、心身の健康を保つ上で第一義的に重要であろう。食物摂取をはじめとする、健康維持・増進への日々の努力において、常にこのことを念頭に置きたいものである。

参考文献

- Chen,G-X. and K. Asada. 1989. Ascorbate peroxidase in tea leaves; Occurrence of two isozymes and the differences in their enzymatic and molecular properties. *Plant Cell Physiol.* 30 : 987-998.
- Dalton,D.A., F.J.Hanus, S.A.Russell, and H.J.Evans. 1987. Purification, properties and distribution of ascorbate peroxidase in legume root nodules. *Plant Physiol.* 83 : 789-794.
- Gillham, D. J.and A. D.Dodge.1986. Hydrogen-peroxide-scavenging system within pea chloroplasts. *Planta* 167 : 246-251.
- Kelly, G. J. and E. Latzko. 1979. Soluble ascorbate peroxidase—Detection in plants and use in vitamin C estimation—. *Naturwissenschaften* 66 : 617-618.
- 森村洋子. 2001. パンジー花卉における活性酸素消去機能. 恵泉女学園短期大学研究紀要 32 : 19-24.
- 森村洋子. 2004. 環境ストレス下におけるパンジー花のアスコルビン酸ペル

- オキシダーゼの役割. 恵泉女学園短期大学研究紀要 36 : 51-58.
- 森村洋子、青木順子、相見霊三.1982.コマツナの L-アスコルビン酸含量に及ぼす光の強さと温度の影響,生物環境調節 20:53-56.
- Morimura, Y., K. Iwamoto, T. Ohya, T. Igarashi, Y. Nakamura, A. Kubo, K. Tanaka and T. Ikawa. 1999. Light-enhanced induction of ascorbate peroxidase in Japanese radish roots during postgerminative growth. *Plant Sci.* 142 : 123-132.
- 森村洋子,村上睦朗,秋田まりな,引田美和. 1998. パンジー開花過程における花卉の過酸化水素分解酵素活性の変動. 恵泉女学園短期大学研究紀要 29 : 21-26.
- Nakano, Y. and K. Asada. 1980. Spinach chloroplasts scavenge hydrogen peroxide on illumination. *Plant Cell Physiol.* 21 : 1295-1307.
- Nakano, Y. and K. Asada. 1981. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol.* 22 : 867-880.
- Ohya, T., Y. Morimura, H. Saji, T. Mihara and T. Ikawa. 1997. Purification and characterization of ascorbate peroxidase in roots of Japanese radish. *Plant Sci.* 125 : 137-145.
- Sasaki, T., N. Kondo and K. Sugahara. 1983. Breakdown of photosynthetic pigments and lipids in spinach leaves with ozone fumigation: role of active oxygens. *Physiol Plant* 59 : 28-34.
- Szent-György, A. 1928. Observations on the function of peroxidase systems and the chemistry of the adrenal cortex. Description of a new carbohydrate derivative. *Biochem. J.* 22 : 1387-1409.
- Tanaka, K. and K. Sugahara. 1980. Role of superoxide dismutase in defense against SO₂ toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO₂ fumigation. *Plant Cell Physiol.* 21 : 601-611.