

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 4 月 2 日現在

機関番号：14501

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2015～2016

課題番号：15K18470

研究課題名(和文) 菌寄生植物における進化過程解明と保全策確立

研究課題名(英文) Evolutionary ecology of mycoheterotrophic plants: Implication for conservation of species-rich underground biotic networks

研究代表者

末次 健司 (Suetsugu, Kenji)

神戸大学・理学研究科・特命講師

研究者番号：70748839

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,200,000円

研究成果の概要(和文)：菌従属栄養植物に関する従来の研究の中心は宿主の同定をすることであった。そこで私は、菌従属栄養植物の適応や進化を明らかにすべく、多角的なアプローチを用いて研究を展開した。その結果、菌従属栄養植物が進化するにあたっては、寄生能力を獲得するだけでなく、一見無関係に思える送粉様式や種子散布様式に関しても特別な適応を遂げる必要があることを示すことができた。

研究成果の概要(英文)：Several plant lineages have evolved dependence upon other organisms for their carbon demands, and consequently can be categorized as heterotrophs. Although the evolutionary shift to a heterotrophic lifestyle has liberated these plants from some of the physiologic burdens of photosynthesis, this may not come without costs.

Actually, my studies have revealed novel breeding and seed dispersal systems imposed by a heterotrophic lifestyle. Superficially, the transition to an achlorophyllous status may appear to represent a loss of function, which could occur easily in mixotrophs that have already acquired the capacity for parasitism. However, the results of my investigations suggest that the transition to mycoheterotrophy and an achlorophyllous status requires the joint evolution of several aspects of their life history, including breeding and seed dispersal systems, which are apparently unrelated to a heterotrophic lifestyle.

研究分野：自然史

キーワード：菌根共生 送粉共生 種子散布共生 菌従属栄養植物 従属栄養植物

1. 研究開始当初の背景

一般に陸上植物の多くは菌根菌と共生しており(菌根共生)、土壌の無機塩類と光合成産物を供給し合う相利共生の関係を成立させている。しかしながら、植物の中には、光合成能力を失い、菌根菌から養分を略奪するという特異な進化を遂げた菌寄生植物が存在する。植物を特徴づける重要な形質が光合成にあることを考えると、光合成をやめた菌寄生植物の進化過程を明らかにすることは、植物学における重要な課題であると言える。

そのような背景のもと分子生物学的手法の発展に伴い、菌寄生植物の菌根共生系解明に関する研究は飛躍的に発展しつつある。その結果、菌寄生植物は、周辺樹木と菌根共生を結び生育するアーバスキュラー菌根菌(以下AM菌根菌)もしくは外生菌根菌を形成する菌種から養分を得て生育していること、菌寄生性の進化に伴い、より炭素を奪いやすい菌への宿主転換や特殊化が起こることも明らかになってきた。上記のように菌に寄生しなければならぬ菌寄生植物が、その進化の過程で菌との特殊な相互作用を築く必要があることは、説得力のある説明である。

しかしながら近年の研究から、菌寄生植物として成功するためには、菌から養分を略奪する能力の獲得に留まらず、様々な適応を遂げる必要があることが明らかになりつつある。

2. 研究の目的

研究の背景で述べた通り、菌寄生植物は、寄生能力を獲得するだけではなく、様々な進化を遂げてはじめて、生育できる可能性が高いことが示唆される。しかしながら、多くの菌寄生植物は、近縁な独立栄養植物が存在しないため、菌寄生性の進化過程で本当に上記の変化が必要であったのか、また、もし起こったならばどのようなタイミングで起こったのか(光合成を失うのに先行して、あるいは、光合成をやめてからなのか)は明らかにすることが難しい。したがって、本研究課題では、菌寄生性の進化を可能にした様々な適応進化を詳細に明らかにすることを試みた。また、生育に必須な送粉者や菌根菌を解明することで、これまで保全が困難であった菌寄生植物の保全策の策定に有効な指針を作成することを目的とした。

3. 研究の方法

以下の項目の解明を行うことで、菌寄生性の獲得にかかわる形質進化を統合的に理解することを目標とした。また明らかとなった生態情報は、地元住民や行政とのネットワークを通じて、現場での保全活動に活かすこととした。

1. 繁殖様式の解明

これまでの従属栄養植物に関する研究は、そのほとんどが宿主の報告にとどまっているのが現状であった。しかしながら、「従属栄養植物がその特異な生活史を全うするためにどのような適応を遂げたのか」を理解するためには、地下部と地上部の両方で、どのような適応が見られるのかを知る必要がある。例えば、菌寄生植物は地中の菌に養分を全面的に依存していることから、その生育場所は菌糸が豊富に存在する暗い林床であることが多い。暗い林床は、ハナバチなどの訪花性昆虫の賑わいとは無縁の世界であり、菌に寄生するという生活史は、こうした環境で送粉を達成するという困難を植物に強いている。さらに種子散布様式の面でも、風通しが悪く障害物も多い暗い林床は、風散布効率が著しく悪いことが知られている。よって菌から養分を奪うという生活史と特殊な送粉様式や種子散布様式の採用には密接な関わりがある可能性がある。このため、菌寄生性の進化に伴い、繁殖様式がどのように変化しているのかを解明することとした。

2. 菌根菌の同定

菌寄生植物とその近縁種の菌根菌を同定するため、菌根から抽出したDNAの核領域をPCR増幅し、分子同定を行った。菌寄生植物やその近縁種では、発芽当初の菌根菌が、開花段階の菌根菌と異なる事例が知られているため、発芽段階の菌根菌も併せて検討した。

3. 菌への依存度の解明

光合成を行い菌にも寄生する混合栄養植物は、発達した緑葉を持つ場合も多いため、混合栄養性の有無は目視では判断できない。そこで混合栄養植物は、周辺の植物と共生する菌類との中間的な炭素・窒素安定同位体比を示し、光合成活性が通常の植物より低いことを利用し、混合栄養性が進化した種群を明らかにした。

4. 研究成果

菌寄生植物の送粉様式を調査したところ、多くの種類が昆虫に送粉を頼らずにすむ自動自家受粉を採用していた。こうした自殖の進化は暗い林床で確実に繁殖するのに役立つと考えられる。菌寄生植物が自動自家受粉であるという予測はこれまでも存在したが、野外での操作実験を通して初めて実証した例としてこれらの研究は価値が高いといえる。また極端な例としては、鹿児島県三島村黒島で発見された「クロシマヤツシロラン」が挙げられる。この植物は、ラン科オニノヤガラ属のトカラヤツシロランに近縁であるが、蕾のまま開花しないことや花の内部構造が異なることから、トカラヤツシロランと区別できる。この植物の興味深い点として、光合成を捨て去っているのみならず、開花せずに蕾のまま自家受粉するという点が挙げ

られる。菌寄生植物は光合成を行わないため、光の届かない暗い林床を生育地としているが、そのような環境には、ハナバチやチョウといった訪花昆虫がほとんどやってこない。このため、クロシマヤツシロランは暗い林床でも確実に繁殖できるように、受粉に昆虫のサポートを必要としない自家受粉を採用し、さらには花を咲かせることもやめた可能性がある。

「咲かない花」すなわち閉鎖花には、繁殖保証や姉妹間競争の回避、開放花における隣家受粉の回避等の様々な適応的意義があると考えられている。実際に600種近くの植物で開放花と閉鎖花の併用が確認され、被子植物における重要な適応戦略のひとつとなっている。その一方で、開放花を全くつけず、閉鎖花による完全閉花受粉のみを行う植物は、Darwin以来、その存在を疑問視されてきた。これまでに、完全閉花受粉植物はラン科での報告例がいくつか確認されている。ところがこうした事例は、人工的に栽培された少数個体の観察に基づくものであるために、本当にそれらの種が開放花を全く持たないのかについては、懐疑的な意見が多く提出されていた。このような背景のもと、クロシマヤツシロランは、数百個体以上が自生地において観察されているにも関わらず、開放花がまったく観察されない完全閉花受粉植物であり、興味深い(図1)。



図1. 完全閉鎖型の花のみをつけるクロシマヤツシロラン

一方、林床で送粉を達成するための別の方策として、薄暗い環境で活動する昆虫に送粉を託すという戦略が考えられる。このような例として申請者は、菌寄生性のタヌキノシヨクダイが、キノコ食のムラサキトビムシに送粉を託していることを明らかにした。キノコ擬態の植物の存在はこれまでも示唆されて

きたものの、詳細な報告が行われた例は皆無であり、これらのキノコ食昆虫媒の菌寄生植物の発見により、菌寄生性獲得に伴う新たな送粉シンドロームが認識されたといえる。

さらに従属栄養植物の種子散布様式を検討した。そもそも従属栄養植物は、その寄生性ゆえに、胚乳などの養分を持たない非常に小さな種子(埃種子)を作る。そのため、従属栄養性と風による種子散布の間には関連があり、全ての種が、少なくとも発芽してから葉を展開するまでの期間、菌に依存するラン科では、総じて風散布を採用していると考えられてきた。しかしながら暗く風通しの悪い林床では風散布は不適であるため、暗所進出している菌寄生性のラン科植物の場合、風散布を喪失している可能性があると考えた。その結果、菌寄生性のラン科植物であるツチアケビが、ヒヨドリ、シロハラなどの鳥類による被食動物散布を採用していることを発見した。これは、被子植物の中で最も種数が多いラン科における初めての風散布以外の種子散布様式の発見である(図2)。これらの一連の研究は、従属栄養植物が進化するにあたっては、寄生能力を獲得するだけでなく、送粉様式や種子散布様式に関しても特別な適応を遂げる必要があることを示した点で、先駆的である。



図2. 世界で初めて動物に種子散布を託すことが明らかになったラン科植物であるツチアケビ

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計24件)

1. Suetsugu K, Fukunaga H (2016) *Lecanorchis tabugawaensis* (Orchidaceae, Vanilloideae), a new mycoheterotrophic plant from Yakushima

Island, Japan. *Phytokeys*, 73: 125–135.

2. Suetsugu K (2016) *Gastrodia kuroshimensis* (Orchidaceae: Epidendroideae: Gastrodieae), a new mycoheterotrophic and complete cleistogamous plant from Japan. *Phytotaxa*, 278: 265–272.

3. Shutoh K, Kaneko S, Suetsugu K, Naito Y, Kurosawa T (2016) Variation in vegetative morphology tracks the complex genetic diversification of the mycoheterotrophic species *Pyrola japonica sensu lato*. *American Journal of Botany*, 108: 1618–1629.

4. Suetsugu K (2016) New locality of the mycoheterotrophic orchid *Gastrodia fontinalis* from Kuroshima Island, Kagoshima Prefecture, Japan. *Journal of Japanese Botany*, 91: 358–361.

5. Suetsugu K (2016) The autotrophic orchid *Calanthe nipponica* is a potential host plant of Japanese populations of the two-winged fly, *Chyliza vittata* (Diptera: Psilidae). *Entomological News*, 126: 231–236.

6. Suetsugu K, Hayakawa H (2016) Phylogenetic background of the glabrous and early blooming *Spiranthes sinensis* (Orchidaceae) collected in Kumamoto Prefecture, Japanese mainland, Japan. *Journal of Japanese Botany*, 91: 331–336.

7. Suetsugu K, Hsu TC, Fukunaga H, Sawa S (2016) Epitypification, emendation and synonymy of *Lecanorchis taiwaniana* (Vanilloideae, Orchidaceae). *Phytotaxa*, 265: 157–163.

8. Suetsugu K (2016) Infestation of the mycoheterotrophic orchid *Yuania japonica* by the two-winged fly, *Chyliza vittata* (Diptera: Psilidae). *European Journal of Entomology*, 113: 393–396.

9. Suetsugu K, Tsukaya H, Ohashi H (2016) *Sciaphila yakushimensis* (Triuridaceae), a new mycoheterotrophic plant from Yakushima Island, Japan. *Journal of Japanese Botany*, 91: 1–6.

10. Suetsugu K (2016) A new color variant of the mycoheterotrophic orchid *Gastrodia fontinalis* from Takeshima Island, Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 67: 55–59.

11. Suetsugu K (2015) First record of the mycoheterotrophic orchid *Gastrodia uraiensis* (Orchidaceae) from Yakushima Island, Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, 66: 193–196.

12. Suetsugu K, Kawakita A, Kato M (2015) Avian seed dispersal in a mycoheterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis*. *Nature Plants*, 1: 15052.

〔学会発表〕(計 20 件)

1. 末次健司 葉のないランは光合成をやめてしまっているのか? 日本植物分類学会 第 16 回全国大会 京都 2016 年 3 月 (口頭発表)

2. 末次健司 光合成をやめた植物の特殊な繁殖戦略 神奈川県立生命の星・地球博物館 講演会 小田原 2016 年 10 月 (招待講演)

3. 末次健司 キノコを食べる植物の不思議な繁殖戦略 総合地球環境学研究所セミナー 京都 2016 年 7 月 (招待講演)

4. 末次健司 キノコを食べる植物の特殊な繁殖戦略 第 113 回白眉セミナー 京都大学 白眉センター 京都 2016 年 5 月 (招待講演)

5. 末次健司 植物界のニート!?: 光合成をせず、菌に寄生する植物の不思議な生活 自由集会 ナチュラルヒストリーと生態学 ~ あなたの目を輝かせ続けるために ~ 日本生態学会 第 63 回全国大会 仙台 2016 年 3 月 (口頭発表)

6. 末次健司 光合成をやめたラン科植物の種子散布 日本生態学会 第 63 回全国大会 仙台 2016 年 3 月 (口頭発表)

7. 末次健司 菌従属栄養性ラン科植物の種子散布 日本植物分類学会 第 15 回全国大会 富山 2016 年 3 月 (口頭発表)

8. 末次健司 光合成をやめた不思議な植物—その生態を野外観察で探る 2016 年度近畿植物同好会総会 大阪 2016 年 3 月 (招待講演)

9. 末次健司 キノコを食べる植物の特殊な繁殖戦略 第 6 回進化多様性生物学オープンセミナー 京都府立大学生命環境学部 京都 2016 年 2 月 (招待講演)

〔図書〕(計 4 件)

末次健司 (2017) 驚きの菌ワールド—菌類の知られざる世界 東海大学出版会 日本菌学会 (編). (菌従属栄養植物の解説を分担執筆)

6. 研究組織

(1) 研究代表者

末次健司 (SUETSUGU, Kenji)
神戸大学理学研究科特命講師
研究者番号: 70748839