

令和 4 年 5 月 17 日現在

機関番号：14501

研究種目：若手研究(A)

研究期間：2017～2020

課題番号：17H05016

研究課題名(和文)陸上植物における従属栄養性進化：パターンとメカニズムの統合的解析

研究課題名(英文)Heterotrophic evolution in land plants based on a multidisciplinary approach

研究代表者

末次 健司 (Suetsugu, Kenji)

神戸大学・理学研究科・准教授

研究者番号：70748839

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 19,600,000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、野外観察からゲノムレベルでの分子生物学的解析に至る様々な手法を駆使し、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や菌従属栄養植物の菌根共生の分子メカニズムが一般的な菌根共生と大枠では共通の仕組みを利用していることを明らかにするなど、菌従属栄養植物の成り立ちを理解する上で先駆的な成果をあげることができた。

研究成果の学術的意義や社会的意義

通常の菌根共生については、その重要性が十分に認識され、分子メカニズムを含め精力的な研究がなされている。その一方で菌従属栄養植物のように菌根菌を搾取するタイプの菌根共生については理解が進んでいない。これまで菌従属栄養戦略の分子メカニズムは、一般的な菌根共生とは全く異なると考えられていたが、我々の研究から共通の仕組みを利用している部分も多いことが明らかになった。よって菌従属栄養戦略の分子メカニズムの解明は、菌根共生系の全体像の把握に役立つと期待される。今後、菌根共生を制御する基盤技術を創出にむけ研究をさらに発展させていく必要がある。

研究成果の概要(英文)：So far, researches on mycoheterotrophy have focused on host identification. Therefore, I have developed a multifaceted approach to elucidate the evolution of mycoheterotrophs. As a result, I found that mycoheterotrophs have evolved not only by acquiring parasitic ability but also by special adaptation to pollination and seed dispersal. I also revealed that molecular basis of mycorrhizal symbiosis in mycoheterotrophs is largely shared with that of typical mycorrhizal mutualisms.

研究分野：生態学

キーワード：菌従属栄養植物 従属栄養植物 寄生植物 菌根共生 送粉共生 種子散布共生

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、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。一方、菌従属栄養植物は、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ている。こうした菌従属栄養植物は複雑な生物間相互作用を持つと予想され、以前から注目を集めていた。しかしながら菌従属栄養植物は、開花および結実期以外は地上に姿を現さないため、分布情報すら明らかになっていない種が多く、その研究には困難が伴った。このような課題を解決するため、私は、従属栄養植物の精力的な探索と記載分類を行い、詳細な研究を遂行するための土台を築いてきた。本研究では、これまで築き上げてきた知見を礎に、植物に関わる重要な共生系が従属栄養性獲得にどのように寄与したのかを解明することを目的に研究を行った。

2. 研究の目的

これまで、植物が従属栄養生物へ進化する詳細な過程はブラックボックスであった。本研究では従属栄養性を獲得した菌従属栄養植物とその近縁種群に着目し、「従属栄養性獲得の過程で起こった形質進化」と「それを可能にした至近メカニズム」の両方の解明を目指すことにした。そのため野外観察からゲノムレベルでの分子生物学的解析に至る様々な手法を駆使し、(i) 菌根菌同定、(ii) 特殊な送粉・種子散布様式の解明、(iii) 同位体元素を用いた（部分的）従属栄養戦略の解明、(iv) 菌寄生を可能にした分子メカニズムからなる4テーマを解き明かすことにした。

3. 研究の方法

(i) 菌根菌の同定

菌従属栄養植物に定着する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、超並列シーケンサーを用いた DNA メタバーコーディングによる解析を行った。さらに菌根菌として知られていなかった菌が、候補として検出された場合、その菌を単離し菌従属栄養植物の種子と共に培養することで、その候補菌が成長を促進する作用があることを実証した。

(ii) 特殊な送粉・種子散布様式の解明

直接観察や袋掛け実験などを行うことにより、菌従属栄養植物の送粉様式や種子散布を特定した。菌従属栄養植物は、ハナバチなどの一般的な送粉者を利用せず、本来花を訪れる習性を持たない暗い林床に生育する昆虫を利用するものが多いことが明らかになったため、特殊な送粉者が見つかった種については、花の匂いをガスクロマトグラフ質量分析計で分析し、送粉者の誘引に寄与する物質の特定を目指した。

(iii) 同位体元素を用いた従属栄養戦略の解明

菌従属栄養植物の特徴の一つに、炭素・窒素安定同位体 ($\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$) が、独立栄養植物と比較して高い値を示すことが挙げられる。そこで特に菌従属栄養植物が多く含まれるラン科植物について、緑葉を持つ複数の系統について、その周囲の下層の独立栄養植物（リファレンス）と共に $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ 分析を行い栄養摂取様式の把握に努めた。一方で一部の菌従属栄養植物は、 $\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ で独立栄養植物と区別が難しいことがわかって

いる。このような菌従属栄養植物の共生菌の多くは、リターなどを分解する腐朽菌であることがわかっている。このような菌従属栄養植物については、1950年代～1960年代の大気圏核実験により大気中に放出された放射性炭素同位体 ($\Delta^{14}\text{C}$) をトレーサーとして利用することで栄養摂取様式を解明できると着想した。具体的には第二次世界大戦後の大気圏内の核実験により大気中に多量の ^{14}C が放出され、1963年にピークに達した後、徐々に減少している。この減少パターンから、生物体内の炭素がいつ光合成によって固定されたものか推定できる。この手法を用い菌従属栄養植物の栄養摂取様式をより正確に判断した。

(iv) 菌への依存を可能にした分子メカニズムの解明

菌従属栄養植物とその独立栄養性の近縁種の菌根部位について、次世代シーケンサーを用いた RNA-seq による *de novo* トランスクリプトーム解析を行った。菌従属栄養植物で共通して、発現量が上昇、あるいは、減少している遺伝子に着目し、遺伝子オンロジー解析を行った。これにより、どのような遺伝子群が、菌への寄生能力を獲得するのに必要なのかを推定した。

4. 研究成果

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や菌従属栄養植物の菌根共生の分子メカニズムが一般的な菌根共生と大枠では共通していることを明らかにするなど、菌従属栄養植物の成り立ちを理解する上で先駆的な成果をあげることができた。得られた研究成果は、既に多くの著名な国際学術論文誌で受理、出版されており、期待以上の研究の進展があったといえる。各テーマの主要な成果について以下で概説する。

(i) 菌根菌の同定

菌従属栄養植物とその菌根菌の関係は、寄生的な相互作用であるため、普通の菌根共生よりも特異性が上昇するという仮説が提示されてきた。しかし菌従属栄養植物は、最も近縁な独立栄養植物とでさえ系統的に大きく離れており、異所的な分布を示すことが多い。このためこれまで、同所的に生育する従属栄養性の程度が異なる近縁種間で、宿主特異性の差異を検討した研究は皆無であった。

そこで我々は、ほぼ完全に菌従属栄養生活を営むことが知られているヒトツバイチャクソウと、ごく近縁で種内変異と見なされることもある部分的菌従属栄養植物のイチャクソウの同所的な集団に着目し、その特異性の差異を明らかにすることを目的とし、超並列シーケンサーを用いた DNA メタバーコーディングによる解析を行った。その結果、ヒトツバイチャクソウはイチャクソウよりも共生相手のばらつきが小さく、より限られた分類群の菌根菌と共生していることが明らかになった。このことは、従属栄養性レベルの段階的な進化以上の結果は、従属栄養性進化と宿主菌に対する特異性上昇の間に関連があることを示唆する先駆的な研究といえる (Suetsugu et al. 2021 *Mycorrhiza*, 31: 219–229)。

(ii) 特殊な送粉・種子散布様式の解明

大半の従属栄養植物は虫媒の植物を起源としているが、従属栄養植物の生育場所は薄暗い林床であり、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る。このような環境に生育する従属栄養植物は、薄暗い林床で受粉を達成しなければならない。そこで菌従属栄養植物の送粉様式を調査したところ、多くの従属栄養植物種が昆虫に受粉を頼らない自動

自家受粉を採用していたことが明らかになった。しかし、暗い環境に進出可能な昆虫を送粉者として利用できれば、林床でも他殖を行うことは可能である。その例として、ヤツシロランの仲間やタヌキノシヨクダイが、キノコの匂い成分を花から放出することで、ショウジョウバエに送粉を託していることを発見した。さらに、クロヤツシロランのそばに腐ったキノコがある場合、受粉率や結実率が高くなることが明らかになった。これは、キノコへの依存は栄養源に留まらず、花粉を運ぶ昆虫を花へ誘引するのにもキノコに頼っていることを意味する (Suetsugu 2018 Ecology 99: 1498–1500)。

また種子散布についても新事実が明らかになった。そもそも菌従属栄養植物は、発芽直後から寄生生活を営むため胚乳などの養分を保持しておらず、植物体の微細さから、風で種子を運んで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、極端な暗所に進出した菌従属栄養植物の中には、風散布を喪失している種も存在するだろうとの仮説を立てた。実際に一部の菌従属栄養植物は、極端な暗所に進出することで風散布を喪失し、再度動物に種子を運んでもらうように進化していたことが明らかとなった。例えば、暗所に進出した菌従属栄養植物であるギンリョウソウ、キヨスミウツボやショウキランの果実は、いずれも直翅目のカマドウマに摂食され、生存能力のある種子が排泄されていた。類縁関係にない複数の光合成をやめた植物がカマドウマ散布を採用していたという事実は、光合成をやめるという進化 (とそれに伴う種子の小型化や、風による種子散布が非効率的な暗い林床環境への進出) が、昆虫による被食動物散布という特殊な生態への収れん進化を促したことを示唆するものである (Suetsugu 2018 New Phytologist 217: 828–835)。

(iii) 同位体元素を用いた従属栄養戦略の解明

$\delta^{13}\text{C}$ および $\delta^{15}\text{N}$ を用いた分析における主要な成果としては、シダ植物において、一生涯を通じて菌に寄生する性質の進化、すなわち部分的菌従属栄養性の進化が起こっていることを、世界で初めて証明したことが挙げられる。これまで植物が菌に寄生するという現象は極めて例外的な現象であると考えられてきたが、広範な分類群で菌従属栄養性が進化しているという事実は、菌従属栄養性の進化がこれまで考えられてよりもはるかに普遍的な現象であることを示す成果である (Suetsugu et al. 2020 New Phytologist 228: 415–419)。

また放射性炭素同位体 ($\Delta^{14}\text{C}$) を利用し、腐朽菌に依存する (部分的) 菌従属栄養植物が普遍的に存在することを明らかにした。これまで菌従属栄養植物の多くは、もともとは相利共生相手だったアーバスキュラー菌根菌や外生菌根菌といった菌根菌に寄生するようになったチーターであることが知られていた。一般的に、植物が菌根菌に提供する炭素は、光合成産物全体の 2 割にも及ぶとされており、菌従属栄養植物はこの高いコストの支払いを回避するように進化したと考えられてきた。菌根菌に寄生する菌従属栄養植物は、菌糸のネットワークを通じて周辺の植物から炭素を得ているため、その炭素はごく最近固定されているはずである。その一方で、腐朽菌は既に枯死した木材などを分解しているため、腐朽菌に依存する菌従属栄養植物は、「古い」炭素、すなわち、大気核実験で放出された放射性炭素同位体をたくさん取り込んでいると予測できる。その結果、モイワラン、オニノヤガラ、ツチアケビ、ショウキラン、イモネヤガラやサイハイランなどの (部分的) 菌従属栄養植物は、非常に高い ^{14}C 濃度を示し、サンプリング時期より、数十年前に植物によって固定された炭素を利用していることが明らかになった。このことは、腐朽菌の菌糸を介して枯れ木から炭素を得る菌従属栄養植物が存在することが明らかになった。本研究により、複数種の菌従属栄養植物が、腐食連鎖系に依存していることが明らかになった。菌従属栄養植物は、自身が

生物の死体を分解する能力があるという誤解により、かつては腐生植物と呼ばれていた。植物自体が腐朽能力を持つ、真の意味の腐生植物は存在しないものの、本研究は菌従属栄養植物の一部が、間接的に腐食連鎖系に依存する「腐生植物」であることを示す重要な成果といえる。菌類が果たす重要な生態系機能として、菌根共生と分解が挙げられますが、菌従属栄養植物は、この両方を搾取することに成功し繁栄をとげた稀有な存在であることが明らかになった (Suetsugu et al. 2020 *New Phytologist* 227: 1519–1529; Suetsugu et al. 2022 *New Phytologist*, in press)。

(iv) 菌への依存を可能にした分子メカニズムの解明

植物がどのようにして自身の最も重要な特徴ともいえる光合成をやめ、寄生生活を営むことができるのかは、植物学上における非常に大きな問いといえる。しかし一般に菌従属栄養植物は、最も近縁な独立栄養植物とでさえ、系統的に大きくかけ離れている。このため寄生性を可能にした適応進化以外にも、さまざまな変異が見られ、どのような遺伝子群が菌寄生性の獲得に寄与したのかを明らかにするのは困難であった。そこで本研究では、発達した緑葉を展開し、一見すると光合成だけで生存可能のように見えるにもかかわらず、菌類にも炭素を一部依存しているラン科のハマカキランの通常個体とアルビノに着目した。通常の植物であれば、葉緑素を失ったアルビノは、種子に貯蔵された養分を使い果たすと枯れてしまうが、部分的菌従属栄養植物のアルビノは、元々寄生能力を獲得しているため、葉緑素を持つ通常個体と同程度まで成長し、花を咲かせることができることが知られている。このようなアルビノ個体は、葉緑素を持たないため、もはや部分的にではなく、完全に菌に依存して生育している。緑色個体とアルビノ個体のゲノム配列はほぼ同一であるため、アルビノ個体と通常個体との比較は、菌従属栄養性の分子遺伝学的解析の理想的な材料といえる。上記の背景のもと、ハマカキラン緑色個体およびアルビノ個体それぞれの菌根から抽出したRNAを用い、トランスクリプトーム解析を行った。その結果、植物側では、アーバスキュラー菌根性の植物や独立栄養性のラン科植物で菌根共生に関与する遺伝子群が、アルビノ個体において高発現していることが明らかになった。また複数の植物ホルモン生合成関連遺伝子群の発現パターンも、アルビノ個体とアーバスキュラー菌根菌が感染した植物との間で類似点が認められた。

これらの結果から、菌従属栄養植物においても、通常の菌根共生と同様のメカニズムを利用して菌根菌を定着させている可能性が示唆された。これまで菌従属栄養植物で見られる菌根共生は、劇的な菌根菌のパートナーシフトが見られることなどから、一般的な菌根共生とは異なるしくみを持っているとも考えられてきた。しかし今回の研究成果は、共通のしくみを利用している部分が予想より多い可能性を示唆する (Suetsugu et al. 2017 *Molecular Ecology* 26: 1652–1669)。通常の菌根共生については、その重要性が十分に認識され、分子メカニズムを含め精力的な研究がなされている。その一方で菌従属栄養植物のように菌根菌を搾取するタイプの菌根共生については理解が進んでいない。これまで菌従属栄養戦略の分子メカニズムは、一般的な菌根共生とは全く異なると考えられていたが、我々の研究から共通の仕組みを利用している部分も多いことが明らかになった。よって菌従属栄養戦略の分子メカニズムの解明は、菌根共生系の全体像の把握に役立つと期待される。今後、研究をさらに発展させ菌根共生を制御する基盤技術の創出を目指したい。

5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計42件（うち査読付論文 39件 / うち国際共著 4件 / うちオープンアクセス 16件）

1. 著者名 Kenji Suetsugu	4. 巻 100
2. 論文標題 Rain-triggered self-pollination in <i>Liparis kumokiri</i> , an orchid that blooms during the rainy season	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 e02683
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.2683	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Kenji Suetsugu, Shingo Kaida, Tian-Chuan Hsu, Shinichiro Sawa	4. 巻 404
2. 論文標題 <i>Lecanorchis moritae</i> (Orchidaceae, Vanilloideae), a new mycoheterotrophic species from AnamiOshima Island, Japan, based on morphological and molecular data	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PHYTOTAXA	6. 最初と最後の頁 137-145
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.404.4.2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -
1. 著者名 Kenji Suetsugu, Masahide Yamato, Jun Matsubayashi, Ichiro Tayasu	4. 巻 28
2. 論文標題 Comparative study of nutritional mode and mycorrhizal fungi in green and albino variants of <i>Goodyera velutina</i> , an orchid mainly utilizing saprotrophic rhizoctonia	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 MOLECULAR ECOLOGY	6. 最初と最後の頁 4290-4299
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/mec.15213	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Kenji Suetsugu, Akihiko Kinoshita, Tian-Chuan Hsu	4. 巻 413
2. 論文標題 Emended description and resurrection of <i>Sciaphila tosaensis</i> and <i>S. megastyla</i> (Triuridaceae)	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 PHYTOTAXA	6. 最初と最後の頁 231-243
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.459.1.3	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kenji Suetsugu	4. 巻 413
2. 論文標題 Gastrodia amamiana (Orchidaceae; Epidendroideae; Gastrodieae), a new completely cleistogamous species from Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 225-230
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.413.3.3	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Kenji Suetsugu, Jun Matsubayashi, Ichiro Tayasu	4. 巻 227
2. 論文標題 Some mycoheterotrophic orchids depend on carbon from dead wood: novel evidence from a radiocarbon approach	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 NEW PHYTOLOGIST	6. 最初と最後の頁 1519-1529
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.16409	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Kenji Suetsugu, Takaomi Sugimoto, Hirokazu Tsukaya	4. 巻 423
2. 論文標題 Emended description and new localities of <i>Oxygyne shinzatoi</i> (Burmanniaceae/Thismiaceae), with discussion of phylogenetic relationships of <i>Oxygyne</i> from Japan and Africa	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 238-246
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.423.4.2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K	4. 巻 99
2. 論文標題 Achlorophyllous orchid can utilize fungi not only for nutritional demands but also pollinator attraction.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 1498-1500
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.2170	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K	4. 巻 20
2. 論文標題 Seed dispersal in the mycoheterotrophic orchid <i>Yuania japonica</i> : Further evidence for endozoochory by camel crickets.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Plant Biology	6. 最初と最後の頁 707-712.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/plb.12731	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K, Hidayat A, Tsukaya H	4. 巻 69
2. 論文標題 First record of the mycoheterotrophic orchid <i>Gastrodia spatulata</i> from West Java, Indonesia	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxonomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 135-137.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/apg.201722	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K, Souladeth P, Tagane S, Yahara T	4. 巻 69
2. 論文標題 First record of the mycoheterotrophic orchid <i>Lecanorchis taiwaniana</i> from Nam Ha National Protected Area, northern Laos.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxonomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 139-141.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/apg.201719	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K, Hsu TC, Fukunaga H	4. 巻 360
2. 論文標題 Neotypification of <i>Lecanorchis purpurea</i> (Orchidaceae, Vanilloideae) with the discussion on the taxonomic identities of <i>L. trachycaula</i> , <i>L. malaccensis</i> , and <i>L. betung-kerihunensis</i> .	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 145-152.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.360.2.6	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K, Suleiman M, Tsukaya H	4. 巻 367
2. 論文標題 A new species of <i>Gastrodia</i> (Gastrodieae, Epidendroideae, Orchidaceae) from the Maliau Basin Conservation Area, Sabah, Borneo	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 78-84.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.367.1.9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K, Ohta T, Tayasu I	4. 巻 105
2. 論文標題 Partial mycoheterotrophy in the leafless orchid <i>Cymbidium macrorhizon</i> .	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 American Journal of Botany	6. 最初と最後の頁 1595-1600.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajb2.1142	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu, K.	4. 巻 99
2. 論文標題 Substantial impact of seed-feeding fly on seed production of five endangered Japanese orchids.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 2871-2873.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.2471	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K	4. 巻 69
2. 論文標題 <i>Neottia kiusiana</i> f. <i>conformis</i> , a new peloric orchid from Kagoshima Prefecture, Japan.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxonomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 191-193.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/apg.201808	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K	4. 巻 21
2. 論文標題 Social wasps, crickets and cockroaches contribute to pollination of the holoparasitic plant <i>Mitrastemon yamamotoi</i> (Mitrastemonaceae) in southern Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Plant Biology	6. 最初と最後の頁 176-182.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/plb.12889	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K, Tetsu S, Hiraiwa KM, Tsutsumi T	4. 巻 100
2. 論文標題 Thrips as a supplementary pollinator in an orchid with granular pollinia: is this mutualism?	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 e02535.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.2535	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu K, Kinoshita A, Akai K	4. 巻 70:
2. 論文標題 A new variety of the mycoheterotrophic plant <i>Sciaphila yakushimensis</i> from Okinawa and Ishigaki Island	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxonomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 41-47.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/apg.201811	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 K Suetsugu, T Nishioka	4. 巻 314
2. 論文標題 <i>Sciaphila sugimotoi</i> (Triuridaceae), a new mycoheterotrophic plant from Ishigaki Island, Japan	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 279-284.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.314.2.10	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu, K., Tsukaya, H., Tagane, S., Suddee, S., Rueangruea, S., & Yahara, T.	4. 巻 314
2. 論文標題 Thismia brunneomitroides (Thismiaceae), a new mycoheterotrophic species from southern Thailand	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 103-109.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.314.1.9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 K Suetsugu, TC Hsu, H Fukunaga	4. 巻 309
2. 論文標題 Lectotypification of Lecanorchis ohwii (Vanilleae, Vanilloideae, Orchidaceae) with discussions of its taxonomic identity.	5. 発行年 2017年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 259-264.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.309.3.7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Suetsugu, K., & Fukunaga, H.	4. 巻 69
2. 論文標題 A new variety of the mycoheterotrophic plant Lecanorchis triloba (Orchidaceae) from Okinawa Island, Ryukyu Islands, Japan.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxonomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 63-67.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/apg.201716	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu, K., Tsukaya, H., Tagane, S., Chhang, P., Yukawa, T., & Yahara, T.	4. 巻 334
2. 論文標題 Flora of Bokor National Park VII: Thismia bokorensis (Burmanniaceae), a new species representing a new generic record.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 65-69.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.334.1.10	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 Suetsugu, K., & Sueyoshi, M.	4. 巻 99
2. 論文標題 Subterranean flowers of <i>Aspidistra elatior</i> are mainly pollinated by not terrestrial amphipods but fungus gnats.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Ecology	6. 最初と最後の頁 244-246.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ecy.2021	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu, K., & Sugimoto, T.	4. 巻 69
2. 論文標題 First Record of the Mycoheterotrophic Plant <i>Sciaphila corniculata</i> (Triuridaceae) from Ishigaki Island, Ryukyu Islands, Japan, with Updated Description of its Morphology, in particular on Stylar Characteristics.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 Acta Phytotaxonomica et Geobotanica	6. 最初と最後の頁 69-74.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18942/apg.201717	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている(また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu, K.	4. 巻 217
2. 論文標題 Independent recruitment of a novel seed dispersal system by camel crickets in achlorophyllous plants.	5. 発行年 2018年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 828-835.
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.14859	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Matsuoka Shunsuke, Shutoh Kohtaroh, Okada Hidehito, Taketomi Shintaro, Onimaru Kaede, Tanabe Akifumi S., Yamanaka Hiroki	4. 巻 31
2. 論文標題 Mycorrhizal communities of two closely related species, <i>Pyrola subaphylla</i> and <i>P. japonica</i> , with contrasting degrees of mycoheterotrophy in a sympatric habitat	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mycorrhiza	6. 最初と最後の頁 219 ~ 229
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00572-020-01002-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Yamato Masahide, Matsubayashi Jun, Tayasu Ichiro	4. 巻 31
2. 論文標題 Partial and full mycoheterotrophy in green and albino phenotypes of the slipper orchid <i>Cypripedium debile</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Mycorrhiza	6. 最初と最後の頁 301 ~ 312
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00572-021-01032-7	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Okada Hidehito	4. 巻 23
2. 論文標題 Symbiotic germination and development of fully mycoheterotrophic plants convergently targeting similar Glomeraceae taxa	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Environmental Microbiology	6. 最初と最後の頁 6328 ~ 6343
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1462-2920.15781	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Haraguchi Takashi F., Tanabe Akifumi S., Tayasu Ichiro	4. 巻 31
2. 論文標題 Specialized mycorrhizal association between a partially mycoheterotrophic orchid <i>Oreorchis indica</i> and a <i>Tomentella</i> taxon	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Mycorrhiza	6. 最初と最後の頁 243 ~ 250
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00572-020-00999-z	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Haraguchi Takashi F., Tayasu Ichiro	4. 巻 -
2. 論文標題 Novel mycorrhizal cheating in a green orchid: <i>Cremastra appendiculata</i> depends on carbon from deadwood through fungal associations	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.17313	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Matsubayashi Jun	4. 巻 229
2. 論文標題 Evidence for mycorrhizal cheating in <i>Apostasia nipponica</i> , an early diverging member of the Orchidaceae	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 2302 ~ 2310
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.17049	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 SUETSUGU KENJI, HSU TIAN CHUAN	4. 巻 520
2. 論文標題 Taxonomic notes on the genus <i>Eucosia</i> (Orchidaceae) in Japan and Taiwan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 215 ~ 224
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/phytotaxa.520.2.9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 該当する

1. 著者名 SUETSUGU KENJI	4. 巻 527
2. 論文標題 <i>Cremastra saprophytica</i> (Orchidaceae: Epidendroideae), a new leafless autonomously self-pollinating orchid species from Gifu Prefecture, Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 89 ~ 96
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/PHYTOTAXA.527.2.1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji	4. 巻 97
2. 論文標題 No evidence of pollination mutualism between the holoparasitic plant <i>Mitrastemon yamamotoi</i> Makino (Mitrastemonaceae) and its herbivore <i>Assara balanophorae</i> Sasaki & Tanaka, 2004 (Lepidoptera: Pyralidae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Pan-Pacific Entomologist	6. 最初と最後の頁 1-5
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3956/2021-97.1.1	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Abe Yusuke	4. 巻 129
2. 論文標題 Unexpected Contribution of the Introduced Honeybee <i>Apis mellifera</i> to High Fruit Set in <i>Spiranthes australis</i> (Orchidaceae)	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Entomological News	6. 最初と最後の頁 559-563
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.3157/021.129.0511	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 SUETSUGU KENJI	4. 巻 502
2. 論文標題 <i>Gastrodia longiflora</i> (Orchidaceae: Epidendroideae: Gastrodieae), a new mycoheterotrophic species from Ishigaki Island, Ryukyu Islands, Japan	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Phytotaxa	6. 最初と最後の頁 107 ~ 110
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.11646/PHYTOTAXA.502.1.9	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている (また、その予定である)	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Matsubayashi Jun	4. 巻 35
2. 論文標題 Subterranean morphology modulates the degree of mycoheterotrophy in a green orchid <i>Calypso bulbosa</i> exploiting wood decaying fungi	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 2305 ~ 2315
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.13864	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Haraguchi Takashi F., Okada Hidehito, Tayasu Ichiro	4. 巻 231
2. 論文標題 <i>Stigmatodactylus sikokianus</i> (Orchidaceae) mainly acquires carbon from decaying litter through association with a specific clade of Serendipitaceae	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 1670 ~ 1675
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.17523	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji	4. 巻 4
2. 論文標題 A novel seed dispersal mode of <i>Apostasia nipponica</i> could provide some clues to the early evolution of the seed dispersal system in Orchidaceae	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Evolution Letters	6. 最初と最後の頁 457 ~ 464
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/evl3.188	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Suetsugu Kenji, Taketomi Shintaro, Tanabe Akifumi S., Haraguchi Takashi F., Tayasu Ichiro, Toju Hirokazu	4. 巻 228
2. 論文標題 Isotopic and molecular data support mixotrophy in <i>Ophioglossum</i> at the sporophytic stage	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 New Phytologist	6. 最初と最後の頁 415 ~ 419
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/nph.16534	査読の有無 無
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計17件 (うち招待講演 14件 / うち国際学会 1件)

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 寄生と共生をめぐるナチュラルヒストリー
3. 学会等名 日本生態学会 第67回全国大会 (招待講演)
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 末次健司, 松林順, 陀安一郎
2. 発表標題 腐生植物は存在するのか!? 大気圏内核実験由来の放射性炭素同位体を用いた新たな検証
3. 学会等名 日本生態学会 第67回全国大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 八木龍太, 陀安一郎, 末次健司
2. 発表標題 Rhizoctoniaと共生するラン科植物の栄養摂取様式の解明
3. 学会等名 日本生態学会 第67回全国大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 光合成をやめた植物のしたたかな生存戦略
3. 学会等名 松下幸之助花の万博松下幸之助記念奨励賞受賞講演（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 光合成をやめた植物の不思議な生活
3. 学会等名 近畿植物学会（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 光合成をやめた植物「菌従属栄養植物」のしたたかな生存戦略
3. 学会等名 東京大学理学系研究科第1264回生物科学セミナー（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 光合成をやめた植物の不思議な生活
3. 学会等名 天下一植物界（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 生き物同士の助け合いの実態
3. 学会等名 灘浜サイエンススクエアの自然教室（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 光合成をやめキノコを食べる植物の不思議な生活
3. 学会等名 シンポジウム 植物の進化研究最前線：多様な適応戦略の謎に迫る 日本進化学会 第20回全国大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 光合成をやめた植物「菌従属栄養植物」のしたたかなニート生活
3. 学会等名 シンポジウム 一芸に秀でた植物たち 日本植物学会 第82回全国大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 光合成をやめた植物の不思議な生活
3. 学会等名 日本植物学会一般向け講演会「植物が好き！植物科学が拓く新しい世界」（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 キノコを食べる植物「菌従属栄養植物」の新種発見、分類学的整理と生態解明
3. 学会等名 第18回分類学会連合公開シンポジウム「最近話題となった日本からの新種、珍種、新発見」（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 キノコを食べる植物の不思議な生活
3. 学会等名 ナイスステップな研究者2016講演会（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 Ichihashi Y.;Yoshida S.;Suetsugu K;Shibata A.;Kumaishi K.;Sinha N.;Shirasu K.
2. 発表標題 A potential key factor for the evolution of parasitic plants
3. 学会等名 The 14th World Congress on Parasitic Plants (国際学会)
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 キノコを食べる植物の不思議な生活
3. 学会等名 日本進化学会第19回大会市民公開講座（招待講演）
4. 発表年 2018年

1. 発表者名 末次健司
2. 発表標題 菌従属栄養植物の分類学的整理と生態解明（第14回日本植物学会奨励賞受賞講演）
3. 学会等名 日本植物学会第81回全国大会（招待講演）
4. 発表年 2017年

1. 発表者名 末次健司; 福永裕一; 島岡知恵; 澤進一郎
2. 発表標題 数十年間も別の花を勘違い 本物の「クロムヨウラン」は花が咲かない
3. 学会等名 日本植物分類学会第17回全国大会（招待講演）
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計0件

〔産業財産権〕

〔その他〕

末次健司研究室 https://sites.google.com/site/suetsugujp/home?authuser=0
--

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------