

菌従属栄養植物の系統と進化

遊川 知久

国立科学博物館筑波実験植物園
〒305-0005 つくば市天久保 4-1-1

Tomohisa Yukawa

Phylogenetics and evolution of mycoheterotrophic plants

Key words: Evolution, mycoheterotrophy, mycorrhizal fungi, nutritional mode, symbiosis

Tsukuba Botanical Garden, National Museum of Nature and Science

4-1-1, Amakubo, Tsukuba, Ibaraki 305-0005, Japan

1. はじめに

菌従属栄養植物とは、生きるために必要な栄養を光合成に代わって共生する菌に依存する植物である。地球上の植物の約80%の種は地下の根や茎で菌類と共生しており、「菌根共生」と呼ぶ。ここで植物は光合成によって稼いだ炭素の一部を共生菌に与え、菌は植物の生存に欠かすことのできない窒素とリンを植物に与える相利共生が成り立っている。ところがまれに、植物が光合成の機能を失って菌から一方的に栄養を奪い取る進化が起こっている(図1)。これは植物が植物をやめるに等しい、栄養摂取の一大イノベーションといえよう。

自分で栄養を作らないなら根も葉もいらぬ。多くの菌従属栄養植物は生きるために不要な器官がなくなって奇妙な姿に変わり果てている。生き物として退化した存在のように感じるが、ほかの生物から栄養を横取りして生きるのは、実は巧妙で洗練されたやり方に違いない。この菌従属栄養植物に着目すれば、生物の栄養摂取や共生系の進化の解明に新たな光をあてることができるはずだ。ここでは菌従属栄養植物の基本的な特性を紹介しよう。

2. 見過ごされたおどろきの多様性

2-1. 種類と系統

菌従属栄養植物は12科90属約530種が、世界の熱帯～亜寒帯の湿潤な地域に分布する(Merckx 2013)。日本には約70種が分布し、世界でもっとも多様性の高い地域のひとつである。身近なところでも、ギンリョウソウ(図2; ツツジ科)、マヤラン(ラン科)など菌従属栄養植物はひっそりと暮らしてしている。

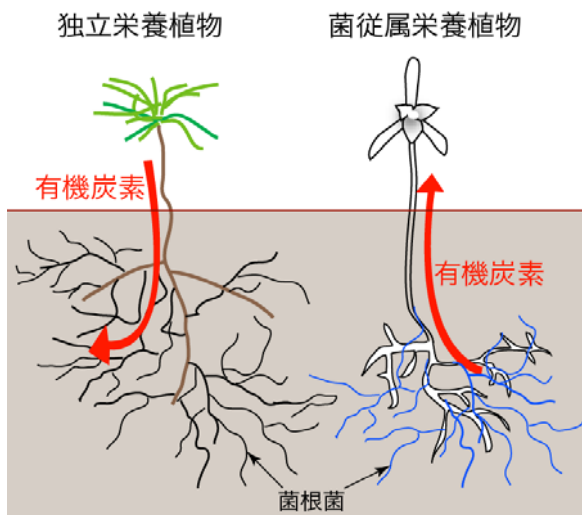


図1 菌従属栄養植物の栄養移動。ふつう植物は、光合成で作出した炭素の一部を共生する菌に与え、代わりに菌は窒素とリンを植物に与える。ところが菌従属栄養植物は光合成することをやめ、菌から一方的に栄養を奪い取っている

陸上植物の大系統のレベルでみると、菌従属栄養植物は、苔植物門、ヒカゲノカズラ綱（小葉類）、シダ（大葉シダ）綱、球果植物綱、被子植物綱に出現した。大部分の種は被子植物綱に含まれる（図3）。系統樹をよりどころに菌従属栄養性の出現したポイントを推定すると、約50回の進化があったと推定できる。菌従属栄養性がこれだけの回数くりかえし進化したということは、この性質を獲得することは途方もなく低い確率ではないことを示している。また研究材料としてみれば、独立栄養性から菌従属栄養性の進化を検証する系がたくさんあるわけで、比較するうえでたいへん都合がよい。



図2 ギンリョウソウ。里山でよく見かける菌従属栄養植物。全体に半透明の白色で光合成することができない。ベニタケ科の菌から栄養をもらっていることが分かっている（写真 木下晃彦）

2-2. まだまだみつかる新種

世界の菌従属栄養植物の種数は、この20年間で急増した。日本でも次々と新種、新記録が報告されている。たとえばラン科のタンザワサカネラン。神奈川県丹沢山系で発見され2008年に発表された（Yagame et al. 2008; 図4）。首都圏のハイキングコースでもあり、明治以来多くの植物研究者が調査した土地に、新種が見逃され眠っていたのである。海外に目を向けると属レベルで新奇なものもいろいろ発見されている。たとえば雄

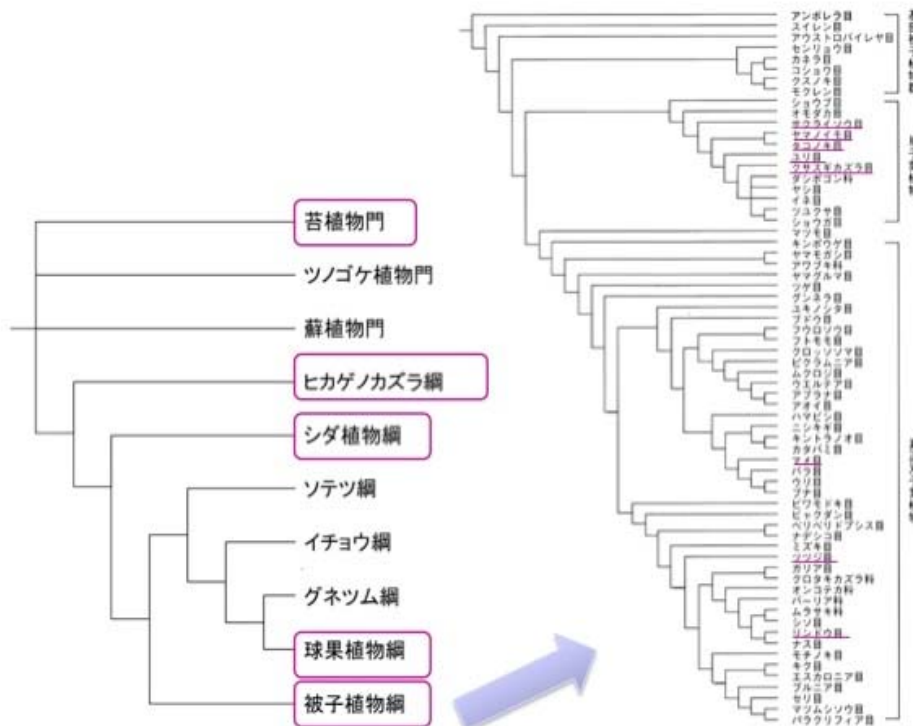


図3 菌従属栄養植物の出現する系統。ただし、球果植物綱に属するパラシタクス・ウスタ *Parasitaxus usta* (マキ科) の菌従属栄養性についてはさらに研究が必要とされる。陸上植物の分子系統樹 (Soltis et al. 2011 にもとづく) をリファレンスとした（『新しい植物分類学I（講談社）』p.8の図を改変）

蕊と雌蕊の配置が逆転した「掟破り」の植物、ホンゴウソウ科のレカンドニア (*Lecandonia*) は好例だ。

なぜ多くの種が見逃されてきたのか？ 菌従属栄養植物は開花・結実期しか地上部に出ていないことが最大の理由だろう。つまり発見のチャンスがきわめて限られているのだ。たとえばラン科のタシロランは1年のうち地上部にせいぜい3週間ほどしか姿を現さない。これからも奇妙な菌従属栄養植物がまだまだ発見されるだろう。

2-3. いまだ謎めく類縁関係

菌従属栄養植物の研究でまずぶつかる難問は、系統がはっきりしないことだった。菌従属栄養性へ進化するとさまざまな形質がドラスティックに変化するため、いったいどの植物と縁が近いのか分からなくなる。分類に困ったので、菌従属栄養植物の属や科がたくさん作られた。ところが21世紀に入って多くの植物のゲノムの塩基配列情報が蓄積するとともに、菌従属栄養植物の予想されなかった類縁が次々と明らかになってきた。

めざましい例として独立栄養性のオゼソウ属(図5)と菌従属栄養性のサクライソウ属(図6)の姉妹関係の発見をあげておこう(Fuse & Tamura 2000, Cameron et al. 2003; 図7)。オゼソウ属は日本固有のオゼソウ1種のみで、日本のユニークな生物地理を象徴する植物としてよく知られてきた。しかし、アジアにわずか3種が知られるサクライソウ属ともども、単子葉植物の中で類縁のよく分からない植物として取り残されていた。



図4 タンザワサカネラン。神奈川県丹沢山系で発見され2008年に発表された。梅雨時の短期間だけ地上に現れるので、これまで見逃されていたのだろう(写真 谷亀高広)



図5 オゼソウ。これまで類縁が謎だった日本固有の植物。菌従属栄養性のサクライソウ属ともっとも縁が近いことが最近の研究で明らかになった



図6 サクライソウ。国内では中部地方と奄美大島の限られた場所にしか分布しない珍しい菌従属栄養植物

いくつかの遺伝子領域を使って単子葉植物の進化を探る研究で両者のデータを加えると、驚くべきことにもっとも縁の近いものどうしになることが分かり、いまではサクライソウ科というひとつの科にまとめられている。こうして独立栄養植物と菌従属栄養植物のペアがはっきりすれば、独立栄養性から菌従属栄養性に変化するプロセスでどんな進化が起こったか検証することができるようになる (Yamato et al. in press)。

とはいえ、いくつかの菌従属栄養植物ではゲノムの塩基置換速度が大きく上昇するため、いまだに確からしい系統関係を描くことができない。菌従属栄養植物の系統の全貌はまだつかめていないのが現状だ。

3. 「根も葉もない」進化への道のり

3-1. ひとつとびでない複雑な進化

菌従属栄養の種にもっとも縁の近い独立栄養種がはっきりしはじめたことで、独立栄養から菌従属栄養への進化のプロセスで何が起こったかを高い精度で検証できるようになった。

独立栄養種と菌従属栄養種のペアーを使って比較してみよう。菌に栄養を依存する進化の過程で、普通葉の退化、根や地下茎の変化、種子の微細化といった形の変化にとどまらず、異時性の発現のような発生に関わる変化、菌根共生系 (第4章で詳述) や送粉共生系 (第3章で詳述) など生態の変化、気孔の退化、葉緑素の喪失、色素体ゲノムの退化など生理に関わる変化といったさまざまな形質が進化してはじめて、植物は光合成せずに生育できることが分かりはじめた。つまり「根も葉もない」進化は、少数の遺伝子の変化で起こるようなシンプルなものではない。

さらにいろいろな系統の菌従属栄養種を調べると、系統ごとに異なった形質状態の組み合わせで菌従属栄養性が進化していることが分かる (図8)。菌従属栄養性の進化はひとつのモデルで説明できないことも明らかだ。

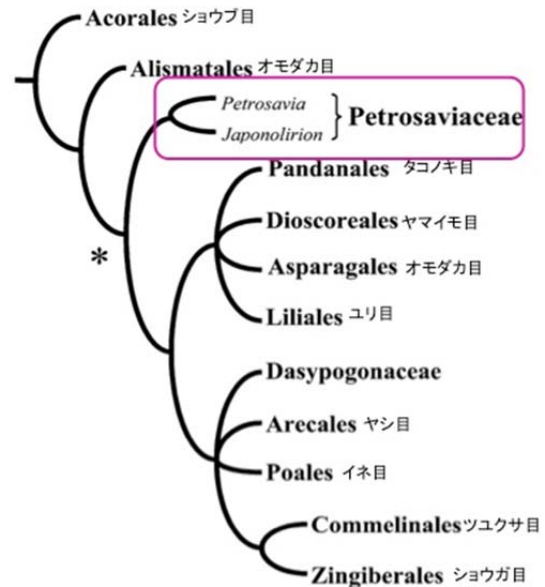


図7 単子葉植物の中でのオゼソウ属とサクライソウ属の位置 (Cameron et al. 2003 を改変)。遺伝子の情報を使って解析するまで、両者が姉妹関係にあることにだれも気づかなかった



図8 菌従属栄養植物の体のつくりは種によって大きく異なる。コンジキヤガラ (ラン科) の地下部 (左)。肥大した地下茎で菌と共生し根をつくらない。ホンゴウソウ (ホンゴウソウ科) の地下部 (右)。長く根をのばし根で菌と共生する (写真 木下晃彦)

3-2. 進化の中間段階・部分的菌従属栄養

これまで植物の独立栄養から菌従属栄養への進化は、ワンステップの単純な事象として扱われてきた。しかし「葉の退化」といったひとつの形質の進化ではなく、多数の独立した形質の進化が菌従属栄養性の成立に必須であることがはっきりしたことから、相当な時間をかけて進化的「実験」をしながら完全な菌従属栄養性を手に入れたに違いない。こう考えて独立栄養から菌従属栄養へ進化するプロセスをていねいに調べると、完全な菌従属栄養へ進化する準備段階と思われる状態が見え始めた。

たとえば菌従属栄養種と縁の近い独立栄養種の栄養摂取を調べると、みかけはふつうに光合成をしているように見えるものの、菌からかなりの栄養をもらっていることが分かりはじめた。この優柔不断な栄養のとり方を「部分的菌従属栄養」という(図9)。独立栄養と菌従属栄養に由来する炭素の体内での割合は種によって違い、生活史の段階、生育環境によっても変わることがラン科シュンラン属(図10)やサカネラン連を使った研究などで分かり始めた(Motomura et al. 2010 など; 第5章で詳述)。

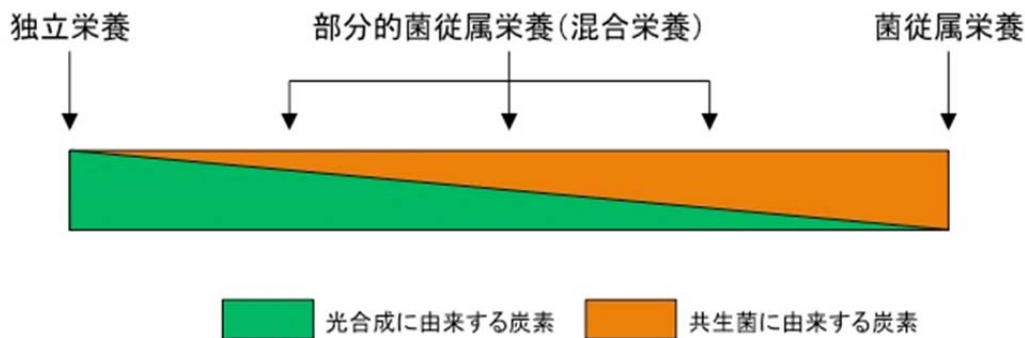


図9 部分的菌従属栄養のイメージ。植物体を構成する炭素の由来は光合成産物と菌に大別される。左端は完全な独立栄養。右端は完全な菌従属栄養。2つの間にさまざまなレベルの部分的菌従属栄養が存在する

植物にとって独立栄養を完全に捨てる「カベ」は高いだろう。部分的菌従属栄養の段階でさまざまな形質進化のゆらぎが許容されるプロセスが、菌従属栄養に適した形質状態の組み合わせの獲得に重要なのではないだろうか。とすれば、独立栄養から菌従属栄養へ一足飛びには進まず、独立栄養⇒部分的菌従属栄養⇒菌従属栄養という道のりがより普遍的である可能性が高い。

3-3. 共生菌の多様性

言うまでもなく菌従属栄養植物が生きていくためには、栄養を分けてくれる気前のよい菌のパートナーが必須だ。これまで、きわめて限られたグループの菌が菌従属栄養植物の共生者と見なされていたが、分子同定法を利用したデータの蓄積で、担子菌門、子囊菌門、グロムス門にまた



図10 シュンラン。青々とした葉をたくさん着け正常な光合成能を持つが、個体によっては体内の60%程度の炭素は共生する菌から奪っていることが分かった(写真 中山博史)

がる広範な分類群の菌が共生することが分かってきた（第4章で詳述）。

おもしろいことに、菌従属栄養植物は独立栄養植物よりずっと多様な菌類のグループと共生関係を取り結んでいる。菌従属栄養植物の菌根菌の中には独立栄養植物とはけっして共生しないグループがしばしば現れる。たとえば凶悪な植物病原菌となるナラタケ属（図11：キシメジ科）や落葉分解菌であるホウライタケ科など（Ogura-Tsujita et al. 2009 など）。つまり独立栄養植物は、4億年の歴史をかけて築き上げてきた菌との共生関係に安住する保守的な存在で、対する菌従属栄養植物はリスクを冒しつつ魅力的なパートナーを求めてさまようドンファンである。



図11 ナラタケの子実体。いくつかの菌従属栄養植物は、ナラタケのように強い寄生性、病原性を持つ菌すら飼いならして共生する（写真 細矢剛）

4. みえてきた共生系の実体

主役の植物と菌の顔が見えてきたところで、次に両者の作り出す共生系に注目してみよう。

いまお話したように菌従属栄養植物は全体としてさまざまなグループの菌と共生するが、それぞれの種に着目すると、限られた種の菌だけと共生することがふつうだ。たとえば隣り合って2種の菌従属栄養植物が生えていても、同じ菌と共生するわけではない（図12）。

もっとも縁の近い独立栄養植物と菌従属栄養植物のペアでそれぞれが共生する菌の多様性を比べると、菌従属栄養植物の共生菌の多様性は格段に低くなる（Ogura-Tsujita et al. 2012; Yamato et al, in press）。菌従属栄養植物はパートナーのえり好み激しいのだ。その理由として寄主と寄生者の双方で進化の「軍拡競争」が起こっていることが考えられるが、まだ証明されていない。

共生する菌の種類が限定されれば、植物は特定の菌の種類とうまくやっていくための適応が重要になるだろう。その苦勞を髣髴させるのが、生活史のステージによって菌根菌がシフトする現象である（第5章で詳述）。たとえばオニノヤガラ（図13）はナラタケと共生することで有名だが、これは生育が進んでからのことで、発芽から実生の初期ではクヌギタケ属の菌としか共生しないことが分かった（Xu & Guo 2000）。想像をたくましくすれば、最強の植物病原菌ナラタケは、ひ弱な実生のパートナーにはなりえず、落ち葉の分解者クヌギタケに生育初期の養育をゆだねているようにみ



図12 常緑広葉樹林の林床でとなりあって咲く2種の菌従属栄養植物、シャクジョウソウ（ツツジ科）とホンゴウソウ（ホンゴウソウ科）。両者の菌根菌はまったく別の種類である



図 13：オニノヤガラ。高さ 1.5m にもなり，菌従属栄養植物としてはずばぬけて大きい。生活史の初期はクヌギタケ属，後期はナラタケ属とパートナーを変える。ナラタケの巨大なバイオマスに支えられて，オニノヤガラはのびのびと生育しているように見える（写真 木下晃彦）

える。いずれにせよ，懇ろにしていたパートナーが変わるのは「ワケあり」なのは確かだ。

では植物の独立栄養から菌従属栄養への進化という大きなタイムスケールで，菌根共生系はどう変わったのだろう。さきほど独立栄養⇒部分的菌従属栄養⇒菌従属栄養という進化のシナリオを紹介したが，シュンラン属を使った研究でこれらのステージごとに共生する菌の種類の組み合わせが変わることが分かった（Ogura-Tsujita et al. 2012）。部分的菌従属栄養の段階で新しく共生を始めた菌の種類が，菌従属栄養の進化の引き金になっていることを示すデータだが，ここでも部分的菌従属栄養が菌従属栄養を醸成する舞台になることを裏付けている（第 6 章で詳述）。

5. これからの研究

ここまでお話しした内容は，菌従属栄養植物のほんの一部の系統から得られたものに過ぎない。植物の菌従属栄養性進化の予想をはるかに超えた複雑な実体を明らかにするには，多くの系統を使った網羅的な研究が不可欠だ。また菌従属栄養植物は菌根共生系にのちを託すはかない存在で，多くの種は絶滅のおそれがある。保全を進めるためにも，それぞれの種の生物学的な特性を明らかにしなければならない。

DNA や安定同位体を使った解析手法の進展は，菌従属栄養植物の研究にブレイクスルーをもたらした。ところがまだ大きな問題が残されている。地下の動態だ。菌従属栄養植物のおもな生活空間は，菌と共生する土の中にある。地上に出るのは開花・結実する数十日にすぎない。菌従属栄養植物をよりよく知るには，この地中の「ブラックボックス」の部分の解明がカギだろう。

「ブラックボックス」を可視化するには，自生地播種の技法が有効である（辻田・遊川 2008）。

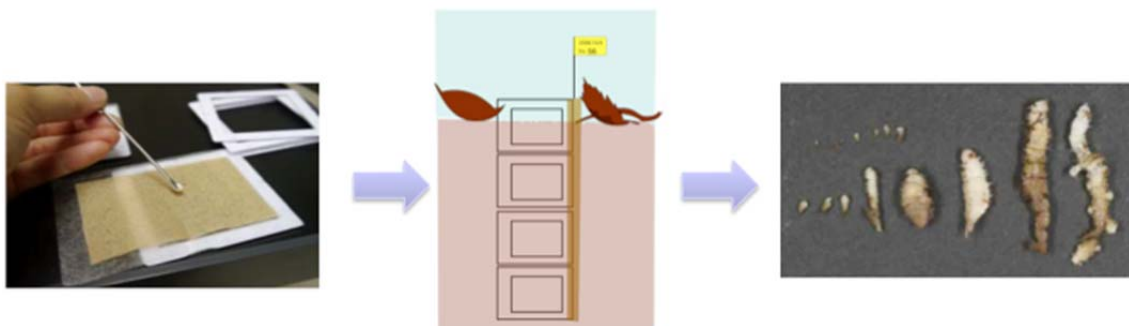


図 14 自生地播種の手順。種子をナイロンメッシュなどに入れスライドフィルムの枠で固定する。土をくずさないようにスリットを作り，地中にうめる。適当な時期に掘り上げ観察する（写真左 前田綾子，写真右 辻田有紀）

種子をナイロンメッシュなどに封入し地中にうめるシンプルなものだが、いつ、どこで、どのように発芽するか把握することができ、地下部の形態を破壊せずに観察できる（図 14；5 4 章も参照）。「ブラックボックス」解明の切り札ともいえる、自生地播種を利用した研究が進むことを期待したい。

これまで菌従属栄養植物の研究は、菌根共生系の解明に偏っていたきらいがある。今後はさまざまな研究分野の知見を結集し、多面的なアプローチで「植物をやめた植物」の正体に迫りたいものだ。

謝辞

ここで紹介した研究の一部は、日本学術振興会・科学研究費補助金（21370038, 24370040）の支援を得て行われた。

引用文献

- Cameron K.M., Chase, M.W., & Rudall, P.J. 2003. Recircumscription of the monocotyledonous family Petrosaviaceae to include *Japonolirion*. *Brittonia* 55: 214-225.
- Fuse, S., & Tamura, M.N. 2000. A Phylogenetic analysis of the plastid *matK* gene with emphasis on Melanthiaceae sensu lato. *Plant Biol.* 2: 415-427.
- Merckx, V.S.F.T. (ed.) 2013. Mycoheterotrophy: The biology of plants living fungi, Springer, New York.
- Motomura, H., Selosse, M. A., Martos, F., Kagawa, A., & Yukawa, T. 2010. Mycoheterotrophy evolved from mixotrophic ancestors: Evidence in *Cymbidium* (Orchidaceae). *Ann. Bot.* 106: 573-581.
- Ogura-Tsujita, Y., Gebauer, G., Hashimoto, T., Umata, H., & Yukawa, T. 2009. Evidence for novel and specialized mycorrhizal parasitism: the orchid *Gastrodia confusa* gains carbon from saprotrophic *Mycena*. *Proc. R. Soc. B.* 276: 761-767.
- Ogura-Tsujita Y., Yokoyama J., Miyoshi K., & Yukawa T. 2012. Shifts in mycorrhizal fungi during the evolution of autotrophy to mycoheterotrophy in *Cymbidium* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 99: 1158-1176.
- Soltis, D.E. et al. 2011. Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *Am. J. Bot.* 98: 704-730.
- 戸部博, 田村実 2012. 新しい植物分類学 I. 講談社. 東京.
- 辻田有紀, 遊川知久 2008. ラン科植物の野外播種試験法. 保全生態学研究 13: 121-127.
- Yagame, T., Katsuyama, T., & Yukawa, T. 2008. A New Species of *Neottia* (Orchidaceae) from the Tanzawa Mountains, Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 59: 219-222.
- Yamato, M., Ogura-Tsujita, Y., Takahashi, H., & Yukawa, T., in press. Significant difference in mycorrhizal specificity between an autotrophic and its sister mycoheterotrophic plant species of Petrosaviaceae. *J. Plant Res.*
- Xu, J., & Guo, S. 2000. Retrospect on the research of the cultivation of *Gastrodia elata* Bl, a rare traditional Chinese medicine. *Chinese Med. J.* 113: 686-692.