

## 部分的菌従属栄養植物ベニバナイチヤクソウの 発芽生態から見た菌従属栄養性の進化

橋本 靖

帯広畜産大学畜産生命科学研究部門

〒080-8555 帯広市稲田町西2線11番地

Yasushi Hashimoto

Mycoheterotrophic germination of *Pyrola asarifolia* dust seeds

Key words: dust seed, forest floor, host specificity, partial mycoheterotrophy, Pyroleae

Department of Life Science and Agriculture, Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine,  
Inada-cho, Obihiro, Hokkaido 080-8555, Japan

### 1. はじめに

菌従属栄養植物は、植物としての栄養摂取の基盤である光合成能力を、すべて・もしくは部分的に捨てて、他の生物、ここではカビやきのこと呼ばれる菌類に依存して生きるという、ずいぶん思い切った性質を獲得した植物達である。彼らはその進化の過程で、複数の植物の系統で複数回出現していることが知られている。この菌従属栄養植物は、植物の栄養の摂取機能や共生系の進化過程を解明する上で、また、森林生態系での生物間相互作用の重要性を考える上で、非常に興味深い存在として注目されている (Whitfield 2007, Selosse & Roy 2009)。この菌従属栄養植物のうち、光合成能力をある程度保持したまま、菌への従属栄養性を示す植物も知られ、部分的菌従属栄養植物 (混合栄養植物) と呼ばれている。このような中間的な性質を持つ植物の存在は、暗い森林林床環境下で植物が菌への依存性を獲得していく進化の過程の、前適応段階に当たると考えられる (Roy et al. 2013)。

また一般に、菌もしくは他の植物への寄生性を示す植物は、共通した特徴的な形質を有していることが知られる。その最も特徴的なのが「Dust seed」(埃種子) と呼ばれる微細種子の形成である (Eriksson & Kainulainen 2011)。ツツジ科に属するギンリョウソウやシャクジョウソウの仲間が作る種子も、本稿で主に紹介するベニバナイチヤクソウが含まれるイチヤクソウの仲間も、さらに、ツツジ科とは分類学的類縁性が遠いラン科植物も、外見上驚くほど類似した種子を作る (図1)。これは、従属栄養性を持った植物における収斂進化と考えられている。

光合成能力を残したまま菌への依存性もあわせ持つ部分的菌従属栄養植物の、微細種子発芽時の共生菌との関わり合いを明らかにすることは、菌従属栄養性の進化がどのような過程をへて起こってきたのかを推測する一助になると考えられる (Bidartondo

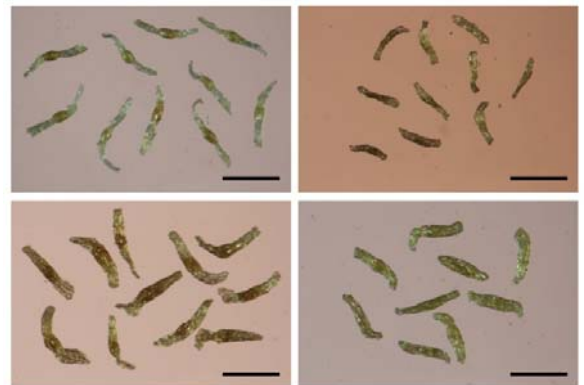


図1 同一の森林から採取した微細種子の例。左上・シャクジョウソウ、右上・クモキリソウ (ラン科)、左下・ベニバナイチヤクソウ、右下・コイチヤクソウ。スケールは1mm

& Read 2008, Selosse & Roy 2009)。そこで本稿では、この部分的菌従属栄養植物と考えられるツツジ科のベニバナイチヤクソウを取り上げ、その種子発芽の際に見られる共生菌との興味深い関係性を紹介する。

## 2. ベニバナイチヤクソウ

菌従属栄養植物の代表的な存在として、ラン科植物に属する多くの種が知られているが、ツツジ科シャクジョウソウ亜科

(Monotropoideae) に属するシャクジョウソウやギンリョウソウも、よく知られた菌従属栄養植物である (図2)。森林の林床に生育し、「腐葉土の上に生える腐生植物」などと図鑑等に記載されてきたため、落葉落枝などの分解物から炭水化物を得て生活しているイメージを持たれていたが、近年のDNA解析を用いた研究によって、彼らの根に定着している菌 (菌根菌) の種同定がなされた。その結果、これらの植物が周囲の優占樹木種の根に相利共生している「外生菌根菌」と菌根を形成しており、この菌根菌を経由して樹木の光合成産物を得ていること、また、その寄生対象となっている菌の種が、特異的であることが明らかになっている

(Smith & Read 2008)。有り体に言えば、葉緑素を持たない絶対的菌従属栄養性のシャクジョウソウ類は、自らの生長と種子生産に必要な物質のすべてを、根に定着している好みのきのこの菌糸を食べてまかなっており、間接的に周囲の樹木に寄生して生きていることになる。

これら絶対的菌従属栄養性のシャクジョウソウ類に近縁な植物として、同じツツジ科のシャクジョウソウ亜科に属するイチヤクソウの仲間が知られている (図3, 4左)。彼らは多年生の常緑草本植物で、世界的に30種程度が知られており、北半球の温帯から極地にかけて分布し、基本的に森林内や林縁に生育する。そのうち、本稿で主に紹介するベニバナイチヤクソウは、林床で比較的大きなコロニーを作って群生する植物である (図3)。最初に筆者がこのベニバナイチヤクソウに興味を持ったのは、まだ修士課程の学生の頃、調査の合間に (時に調査そっちのけで)、趣味のきのこ狩りをしていた際である。経験的に彼らのコロニーの中では、きのこがあまり生えていないように感じて疑問に思っていたのだが、当時は菌根の研究は初めておらず、この疑問に関わる研究を出来るとは思っていなかった。また、その当時はこれらイチヤクソウの仲間の菌根や栄養性についての研究は、ほとんどなされていなかった。しかし近年、にわかになら注目が集まり始め、イチヤクソウの仲間の親個体が作る菌根が、シャクジョウソウ類と同様に、周囲の樹木と共生している外生菌根菌によるものであること、また、シ



図2 シャクジョウソウ



図3 左: ベニバナイチヤクソウ, 右上: コバナイチヤクソウ, 右下: コイチヤクソウ

ヤクジョウソウ類とは異なり、その外生菌根菌の種があまり特異的ではないことが明らかになってきた (Tedersoo et al. 2007, Zimmer et al. 2007, Hynson & Bruns 2009, Hashimoto et al. 2012)。さらに、彼らの葉の安定同位体<sup>13</sup>C値から考えると、イチヤクソウの仲間は条件によって、ある程度の炭水化物を菌根から得ている部分的菌従属栄養植物である可能性が高いと考えられている (Tedersoo et al. 2007, Zimmer et



図4 ベニバナイチヤクソウのコロニー (左) と、菌根 (右上) と、菌根の横断面 (右下/ 表皮細胞内に菌糸が進入している)

al. 2007, Hynson & Bruns 2009)。すなわち、彼らは必要とする栄養分の一部を、根の共生菌を食べてまかなっており、間接的に樹木に寄生していることになる。ただし、これがどの程度なのかは明らかではない。

著者が現在主な調査地としている北海道の帯広市周辺では、イチヤクソウの仲間のうち、このベニバナイチヤクソウが最も目立つ存在である。ほかにもコバノイチヤクソウ、ジンヨウイチヤクソウ、コイチヤクソウなどが普通に見られる (図3, 4, 7)。これらの種は、山間部の樹齢の高い森林で見かけることもあるが、カラマツやトドマツなどの人工林や、シラカンバなどの二次林の林床で、そこがササに完全に覆われていない際の優占種として見かけることが多い。彼らは、暗い林床の環境に適応しており、地下茎を使って生育場所を広げ、条件が合うと驚くほど大きなコロニーを形成して、初夏には見事な花を咲かせている (図7右)。ちなみに、これらイチヤクソウの仲間が共生菌と形成する菌根は、他の多くの草本植物が作るタイプの菌根 (アーバスキュラー菌根) とは異なった形状の菌根である (Massicotte et al. 2008)。その中でも、ベニバナイチヤクソウは比較的しっかりした菌鞘を持つ菌根を形成することが多い (図4右上下)。

### 3. 微細種子

菌従属栄養植物のつくる微細種子は、数十個の細胞からなる小さな胚と種皮のみで構成され、発芽の際の栄養源となる子葉あるいは胚乳を持っていないことが特徴となる (図1)。そのため、少なくとも発芽の初期は、外部から栄養源を確保しなければ、その発芽生長の過程をうまく進めることが叶わない。そして、親個体が緑の葉を持ち自ら光合成を行っている植物種であったとしても、微細種子を作る植物は、発芽から葉を完成するまでの幼個体の間は、絶対的な菌従属栄養植物として生活していることになる。

この微細種子は、栄養源を外部に頼っていることから、個々の種子の発芽成功率が低いと予想される。しかし見方を変えると、将来にわたって栄養を依存する寄生対象を、初期の生長開始時点で、確実に確保しているとも考えられる。さらに、微細種子の生産は、1粒あたりのコストが最小限に抑えられることから、同じコストで大量の種子の生産が可能となり、数千から万単位の種子が親植物1個

体から生産される。これらの微細種子が親から放出された後は、その軽さを生かして、風や水の流れに乗って広く分散することが可能である。また、これらの種子は、土壌中でシードバンクとして比較的長期に発芽の機会を待つことが可能であると考えられる。そのため、植物種としての十分な発芽成功と、分布拡大の可能性が担保されていると見られる (Bruns & Read 2000)。この発芽の成功はその栄養源の確保の成否にかかっていると考えられ、菌従属栄養植物であれば適切な共生菌の確保を意味する。

#### 4. 微細種子の発芽時の共生菌

微細種子が親から放たれて最終的に落ちる森林やその周辺の土壌中には、数多くの多様な菌類が生息していると考えられる。これら菌従属栄養植物の種子の発芽では、その植物種ごとにこの多様な菌の中から、ある特定の菌を種・属・科などのレベルで選んで共生菌としていると考えられている (Smith & Read 2008)。すなわち、その種子が落ちる場所に相性の良い菌が存在することが、発芽から定着成功の必須条件になる。

微細種子発芽の際の共生菌を明らかにするための発芽実験は、主にラン科植物やシャクジョウソウの仲間の種子を対象に行われており、特にラン科植物に関しては、植物病原菌として知られる不完全菌類のリゾクトニア属菌が、発芽の際の共生菌として比較的早くから知られている。しかし近年では、そのリゾクトニア属菌が複数の系統にまたがった集合体であることや、リゾクトニア属菌には含まれない菌もランの共生菌であることが明らかとなり、さらに、発芽時の共生菌も多様であることが判明してきている (Smith & Read 2008, Yukawa et al. 2009)。またランの場合、発芽の際の共生菌は、親個体から検出される菌と一致していることが多いようである (大和・谷亀 2009)。シャクジョウソウの仲間でも、発芽から親個体の菌根まで、同じ種類の菌がついていると考えられる (Bruns & Read 2000, Leake et al. 2004, Yamada et al. 2008)。

イチヤクソウの仲間の種子発芽に関する研究は、半世紀前の古典的な研究の例があるだけで、ごく最近までほとんど報告がなされていなかった。これは、研究が行われていなかった訳ではなく、その発芽を見いだすことが、なかなか出来なかったことが原因であると考えられる (Smith & Read 2008, Hynson et al. 2009)。そしてこの発芽の希少性が、イチヤクソウの仲間の生態に、どのように関わっているのか興味を持たれてきた。特に、これらイチヤクソウの仲間は、絶対的な菌従属栄養性のシャクジョウソウの仲間と非常に近縁であるため、これらの植物がその進化の過程でどのように菌従属栄養性を獲得してきたのかを考える上で、必要な情報であると考えられる。さらに、前述のようにイチヤクソウの仲間の親個体が作る菌根は、外生菌根菌によるもので、その菌に特異性がないとの報告がなされている。そのため、これらイチヤクソウの仲間の発芽は、ラン科やシャクジョウソウ類などと同じように、ある程度特異的な菌が共生菌となっているのか、もしくは親個体の菌根と同じく、多様な菌と共生関係を結んで発芽することが可能なのか、一層興味もたれるようになった。このような背景から、ベニバナイチヤクソウを対象に、彼らの種子がどのような条件で発芽し、どのような菌が発芽の際の共生菌となっているのかを解明するべく調査を行った (Hashimoto et al. 2012)。

## 5. ベニバナイチヤクソウの発芽調査

微細種子を作る植物の発芽を対象とした調査は、非常に目の細かなナイロンネットなどに種子を入れて目星を付けた場所の土壌中に埋めて、一定期間後に掘り出す方法が用いられている (Rasmussen & Whigham 1998, 辻田・遊川 2008)。最も一般的なのは、フィルム写真のスライド用マウントに種子入りネットを挿んで作った種子パックを土壌に埋める方法である (図 5)。これらの方法は、ランやシャクジョウソウの仲間の種子を対象に成果をあげ、発芽にかかる時間や、必要な条件、特に共生菌の種を知るのに有効である。

この手法を用いて、ベニバナイチヤクソウの種子の発芽調査を開始した。はじめは最もたくさんの種子が存在すると考えられる親植物が多く見られる森林のコロニー内や、その周辺に種子パックを埋めて様子を見ることにした。しかし、掘り出したパックからは全く発芽は見られなかった。それ以降、埋める場所、深さ、期間、元々の種子の質など、考えられるいろいろな要因を潰すように、あちこちに種子パックを埋めて掘り出すという行為を繰り返した。埋めた場所は、樹種の違う各森林内のベニバナイチヤクソウのコロニー内部やその周辺、林縁、森林に面した攪乱地、牧草地など、周辺にベニバナイチヤクソウが生育しており、彼らの小さな種子が飛ぶ可能性が考えられる場所を様々試してみた (表 1, 図 7)。

最初に発芽を観察出来たのは、ベニバナイチヤクソウの群落内でも、森林内でもなく、大学の校舎の屋上に放置した、ベニバナイチヤクソウとシラカンバの苗木を植えた他の実験用に作ったプランターの土の中に予備的に埋めたパックから

であった。これが 2 年目の出来事で、以降、パックの埋設場所を、発芽が観察されたプランターと条件が似ていると思われる、シラカンバ実生の生えた伐採跡地、道路脇の法面や、かく乱を受けた林縁部など、思いつく場所あちこちに埋めて回った。それでも、その後 2 年間全く発芽は見られず、最後と決めて望んだ 5 年目に、やっと 3 カ所の若齢のカバノキ二次林で、まとまった発芽を観察することが出来た。結局、発芽が観察されたのは、はじめに発芽を観察したシラカンバ苗木とベニバナイチヤクソウをともに植えたプランターの 1 つと、樹齢が約 15 年程度と推測されるシラカンバも

しくはダケカンバの若齢林の 3 カ所だけである。それ以外の埋設場所からは、明確に発芽していると思わせる種皮を突き抜けて生長している実生は観察されなかった (図 6)。埋設した種子パックは、予



図 5 微細種子の埋設実験に用いた種子パックと (右)、ベニバナイチヤクソウ種子 (左)

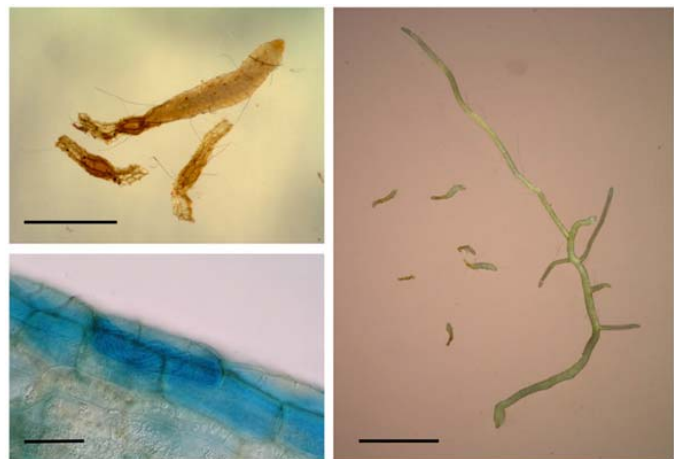


図 6 ベニバナイチヤクソウの発芽種子。左上: 発芽の始まった種子と未発芽種子 (bar: 1mm/表面に見える黒色菌糸は発芽共生菌のものではなく土壌中の腐生性の菌の菌糸)。右: 未発芽種子と発芽段階の異なる発芽種子 (bar: 5mm)。左下: 染色した発芽種子細胞内の菌糸 (bar: 10µm)

備的に埋めたものを除いて合計 990 パックで、そのうち発芽が見られたのは 74 パックであった (表 1)。

表1 ベニバナイチヤクソウ種子を入れたパックの埋設場所と掘り出した種子パックの発芽率

| 埋設場所     | 優占樹種と林階等             | ベニバナイチヤクソウの有無と生育状況 | 埋設種子パック数 | 発芽パック数と発芽率 (%) |
|----------|----------------------|--------------------|----------|----------------|
| カラマツ人工林  | 約 50 年生カラマツ          | 旺盛に生育 (コロニー形成)     | 90       | 0              |
| カラマツ人工林  | 約 50 年生カラマツ          | 旺盛に生育 (コロニー形成)     | 100      | 0              |
| カラマツ人工林  | 約 50 年生カラマツ          | 旺盛に生育 (コロニー形成)     | 60       | 0              |
| シラカンバ二次林 | 約 50 年生シラカンバ         | 旺盛に生育 (大きなコロニー形成)  | 50       | 0              |
| トドマツ人工林  | 約 40 年生トドマツ          | 旺盛に生育 (コロニー形成)     | 50       | 0              |
| シラカンバ人工林 | 約 15 年生シラカンバ         | まばらに生育             | 150      | 45 (2.4)       |
| 牧草地      | なし                   | なし                 | 20       | 0              |
| 林縁の斜面    | なし                   | なし                 | 20       | 0              |
| 伐採跡地     | なし                   | なし                 | 20       | 0              |
| 林縁の斜面    | 約 3 年生ダケカンバ          | なし                 | 60       | 0              |
| 伐採跡地     | 約 5 年生ダケカンバ          | なし                 | 60       | 0              |
| 林縁の斜面    | 約 5 年生トドマツとアカエゾマツ    | 旺盛に生育 (小さなコロニー形成)  | 20       | 0              |
| 林縁の斜面    | 約 5 年生トドマツとアカエゾマツ    | 旺盛に生育 (小さなコロニー形成)  | 10       | 0              |
| 林道脇の空き地  | 約 3 年生シラカンバ          | なし                 | 60       | 0              |
| 林道脇の空き地  | 約 3 年生ダケカンバ          | なし                 | 60       | 0              |
| シラカンバ二次林 | 約 15 年生シラカンバ         | まばらに生育             | 75       | 16 (1.0)       |
| ダケカンバ二次林 | 約 15 年生ダケカンバとミヤマハシノキ | まばらに生育             | 75       | 10 (2.1)       |
| 実験用プランター | 3 年生カラマツ苗木           | カラマツ林から採取 3~5 口ゼット | 5        | 0              |
| 実験用プランター | 3 年生シラカンバ苗木          | カラマツ林から採取 3~5 口ゼット | 5        | 3 (11.9)       |

\* 埋設した種子パックのうち発芽が見られたパックの割合。詳細は Hashimoto et al. 2012 参照

この結果から考えられるのは、ベニバナイチヤクソウの発芽は、土壤中で少なくとも 5 ヶ月程度あれば起こる可能性があること、土壤中で冬期を越す必要はないこと、また、土壤中での発芽の際に、カンバの仲間の特に若齢の個体の存在と、成熟林ほどではないがある程度有機物の堆積した土壌の存在が必要もしくは何らかの引き金になることであった。特に興味深いのは、親個体が旺盛に生育して大きなコロニーを作り、多くの種子が形成されている場所でも、全く発芽を観察出来なかったことである (図 7)。パックに入れた種子はこれらの場所から採取しているにも関わらず、である。



図7 ベニバナイチヤクソウ種子パック埋設地。左: 種子発芽が見られた若齢シラカンバ二次林。右: 種子発芽が見られなかったトドマツ人工林のベニバナイチヤクソウのコロニー (花期)

また、カラマツ林、トドマツ林だけでなく、シラカンバ成熟林のベニバナイチヤクソウのコロニー内でも、種子パックを 50 個埋めたが、発芽はまったく観察されなかった。さらに、発芽が見られたシラカンバ若齢林内でのベニバナイチヤクソウ親個体の生育場所と、発芽が見られた種子パックの埋設場所の間に意味のある関係性はなく、林内レベルでも発芽の起こる要因としての親個体の存在は必要な条件とは言えないようだった。つまり、ベニバナイチヤクソウの微細種子の発芽は、親の存在、もしくは親の根についている菌の存在とは関係がなく起きているということになる。これは、彼らに近縁な絶対的菌従属栄養植物のシヤクジョウソウの仲間では知られている発芽実験の結果とは異なるものであった (Leake et al. 2004)。

## 6. ベニバナイチヤクソウ種子の発芽共生菌

それでは、今回見られた発芽種子の共生菌はいかなる種類であろうか (図 6 左下)。発芽が観察されたプランターと、3カ所の若齢カバノキ林から得られた発芽種子から DNA を抽出して、発芽に関わっていると考えられる菌の rDNA の ITS 領域と 28S の一部を増幅して、その菌の種同定を試みた。その結果、ランダムに選んだ 34 の発芽実生のすべてから、担子菌類のロウタケ科 (*Sebacinaceae*) ロウタケ属 (*Sebacina*) の *Sebacina vermifera* にごく近縁の菌だけが検出され、ベニバナイチヤクソウの発芽の共生菌が特異的である可能性が示された (Hashimoto et al. 2012)。特に、3カ所の若齢カバノキ林の内の1カ所は、他の2カ所と約 90km 離れたところに位置しており、また、後日追加で種子パックを埋め、新たに採取した発芽実生の確認を行っても、供試したすべての実生から同じ菌の DNA が検出されたため、この菌がベニバナイチヤクソウの発芽に強く関わっている菌であることは間違いないと考えられる。さて、このロウタケ属の菌 (これらの菌は分類学的見直しが行われており、将来的に種名や属名の変更が行われる可能性が高い) が含まれるのは、ロウタケの仲間の中でも、主に樹木の根と共生する外生菌根菌として見つかるグループではなく、腐生菌 (分解菌) や植物の内生菌として見つかるグループ (*Sebacinales* の clade B) の菌であった。すなわち、ベニバナイチヤクソウは、生長した後に共生している外生菌根菌とは異なる生活様式の菌を、発芽の際の共生菌としていることになる。また、さらに興味深いのは、今回特異的に発芽実生から検出されたロウタケ属の菌は、主にオーストラリアで自生する1グループのラン (*Diuris* 連) の種子発芽の共生菌として知られている菌だったことである (Warcup 1971, Yagame & Yamato 2008)。イチヤクソウの仲間は北半球のみに生育する植物であり、地理的に非常に離れた場所で異なる菌従属栄養植物が、同じ腐生性のロウタケ属の菌を発芽共生菌に選ぶ、収斂進化が起こった可能性も考えられる。なぜ特定の腐生性ロウタケ属菌が、菌従属栄養性の種子発芽の共生菌として、異なるグループの植物に採用されたのかは、菌従属栄養植物の進化や生理機構を考える上で、鍵となる要因かもしれない。

## 7. 共生菌の乗り換え

上記のように、ベニバナイチヤクソウの発芽の共生菌は、外生菌根性ではない (樹木根と共生していない) タイプのロウタケの仲間の菌であることがわかった。それでは、発芽後、ベニバナイチヤクソウの生長が進んだ際に、発芽の共生菌であるこの菌は、いつまでベニバナイチヤクソウと関わり続けるのであろうか。そこで今回種子パックを埋めて発芽が見られたシラカンバとダケカンバの若齢林2カ所の林床土壌中から、ベニバナイチヤクソウのまだコロニーを形成していない若い個体の菌根を採取し、あわせて周囲の優占樹木の菌根を採取して、同様に DNA の解析を使って菌根菌の種同定を行った (表 2)。

その結果、ベニバナイチヤクソウの若い親個体の菌根では、そのほとんどを外生菌根性の菌が占めており、発芽の際の共生菌であるロウタケの仲間は、シラカンバ林で 108 菌根片を調べて 5 菌根のみから検出され、ダケカンバ林では 53 菌根を調べて全く検出されなかった。また、調査林の優占樹種のカバノキの外生菌根からは、発芽の際に見られたロウタケの仲間の菌は全く検出されなかった。ベニバナイチヤクソウの種子は非常に小さく、発芽の後にどの程度の時間を経て葉を形成するのか明らかになっていないが、小さいながらも葉を形成した時点で、ベニバナイチヤクソウの共生菌の乗り換え

が始まっているようであった。

表2 2カ所の若齢カバノキ二次林から採取したベニバナイチヤクソウの菌根菌とシラカンバもしくはダケカンバの外生菌根菌のRFLPタイプ

|                  | 若齢シラカンバ二次林 |       | 若齢ダケカンバ・ミヤマノキ二次林 |       |
|------------------|------------|-------|------------------|-------|
|                  | ベニバナイチヤクソウ | シラカンバ | ベニバナイチヤクソウ       | ダケカンバ |
| 供試した菌根数          | 108        | 122   | 53               | 66    |
| 出現RFLPタイプ数       | 34         | 42    | 14               | 26    |
| 発芽時出現菌と同じRFLPタイプ | 5          | 0     | 0                | 0     |
| 共通して出現RFLPタイプ数   | 4(5.5%)    |       | 3(8.1%)          |       |

詳細は Hashimoto et al. 2012 参照

このような共生菌との関係性が、その他のイチヤクソウの仲間にも当てはまるのかは明らかではないが、ベニバナイチヤクソウの共生菌において、発芽の際の腐生性の菌から、光合成能力を持った親個体では多様な外生菌根菌に乗り換えがおきていることは興味深い。ランの仲間やシヤクジョウソウの仲間では、多くの場合共生菌は生長の過程で変化しないことが多く、また変化が見られる際は、腐生菌から腐生菌、もしくは外生菌根菌から外生菌根菌への変化であり、腐生菌から外生菌根菌への変化ではない(大和・谷亀 2009)。では、彼らが生育の過程で腐生性の菌から外生菌根性の菌へ乗り換える理由は何であろうか。ベニバナイチヤクソウは発芽から葉を形成するまでは、完全な菌従属栄養性の生き方である。一方、葉を形成した後のベニバナイチヤクソウは、前述の通り部分的菌従属栄養性であるとの報告があり、また、今回種子パックを埋設したベニバナイチヤクソウ群落のいくつかで葉の安定同位体  $^{13}\text{C}$  の値を測定したところ、やはり、部分的菌従属栄養性であると見られる値を得ている(橋本, 未発表データ)。一般的に考えて、自ら土壤中の落葉など植物遺体を分解している腐生菌よりも、樹木を宿主としてその光合成産物をもらっている外生菌根菌の方が、多くの糖を安定して得られると考えられる。なぜベニバナイチヤクソウでは、絶対的な菌従属栄養性の種子発芽段階で外生菌根性の菌が共生菌でないのかわからないが、発芽直後の小さな実生の段階では、腐生性の菌を選ぶメリットがあるのかもしれない。特にベニバナイチヤクソウの発芽が、成熟した森林よりも、まだ土壌の発達が進んでいない条件の林で見られていることから(表1)、共生菌の生育適地が限定されている可能性が考えられる。このような要因によって発芽場所が限定されることが、この植物が新たな定着場所を広げるのに一役買っているのかもしれない。また一方で、すくなくとも親個体で糖を安定して得られると考えられる外生菌根性の菌との共生関係を持つことが出来るようになったことは、彼らが大きなコロニーを作って暗い林床で優占的に生育出来る要因であるのかもしれない。さらに、外生菌根菌と共生するようになったことは、菌従属栄養性の獲得の進化過程の前適応として働いているのかもしれない。同じイチヤクソウの仲間のイチヤクソウ (*Pyrola japonica*) では、種内でヒトツバイイチヤクソウと呼ばれる葉のサイズが小さく退化したものが知られており(図8)、菌従属栄養性の程度が高まっている様子が見受けられる。



図8 ヒトツバイイチヤクソウ(種子形成時期)



## 8. まとめ

部分的菌従属栄養植物と考えられるベニバナイチヤクソウを対象に、微細種子の発芽とその際の共生菌についての研究例を紹介した。ベニバナイチヤクソウは、完全な菌従属栄養性の発芽時には特異的な腐生菌と関係を経るが、葉の生長に伴って菌を乗り換えて、成熟個体では周囲の樹木が利用する多様な外生菌根菌と関係を経んでおり、その生活環の中で共生菌を変化させているようであった。このような共生菌の乗り換えが、菌従属栄養性の進化への前適応としての機能している可能性があると考えられる。また、暗い森林林床で生きるベニバナイチヤクソウが大きなコロニーを形成して優占的に生きられる背景には、このような菌を利用した巧みな生存戦略が関わっていると考えられる。林床という暗い環境で小さな植物が生きる中で、菌に頼って生きるという生き方が始まったと考えられるが、森林土壌中で異種の植物間が菌根菌の菌糸によって繋がっており、養分のやりとりが存在する事実は、森林生態系を見る上で新たな視点を与えてくれるだろう。

## 謝辞

本稿で紹介した研究の一部は、科学研究費補助金 14780437 によります。また、これら研究は、帯広畜産大学での國司綾子氏・福川悟氏の修士論文研究の一部と島本繭氏・荒木陽子氏の卒業論文研究の一部の成果をまとめたもので、彼らの労を惜しまぬ研究への取り組みに感謝と敬意を表します。

## 引用文献

- Bidartondo, M.I. & Read, D.J. 2008. Fungal specificity bottlenecks during orchid germination and development. *Mol. Ecol.* 17: 3707-3716.
- Bruns, T.D. & Read, D.J. 2000. In vitro germination of non-photosynthetic, myco-heterotrophic plants stimulated by fungi isolated from the adult plants. *New Phytol.* 148: 335-342.
- Eriksson, O. & Kainulainen, K. 2011. The evolutionary ecology of dust seeds. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 13: 73-87.
- Hashimoto, Y., Fukukawa S., Kunishi, A., Suga, H., Richard, F., Sauva, M., & Selosse, M.-A. 2012. Mycoheterotrophic germination of *Pyrola asarifolia* dust seeds reveals convergences with germination in orchids. *New Phytol.* 195: 620-630.
- Hynson, N.A. & Bruns T.D. 2009. Evidence of a myco-heterotroph in the plant family Ericaceae that lacks mycorrhizal specificity. *Proc. R. Soc. B* 276: 4053-4059.
- Leake, J.R., McKendrick, S.L., Bidartondo, M., & Read, D.J. 2004. Symbiotic germination and development of the myco-heterotroph *Monotropa hypopitys* in nature and its requirement for locally distributed *Tricholoma* spp. *New Phytol.* 163: 405-423.
- Massicotte, H.B., Melville, L.H., Tackaberry, L. & Peterson, R.L. 2008. A comparative study of mycorrhizas in several genera of Pyroleae (Ericaceae) from western Canada. *Botany* 86: 610-622.
- Rasmussen, H.N. & Whigham, D.F. 1998. Importance of woody debris in seed germination of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Am. J. Bot.* 85: 829-834.
- Roy, M., Gonneau, C., Rocheteau, A., Berveiller, D., Thomas, J.-C., Damesin, C., & Selosse M.-A. 2013. Why do mixotrophic plants stay green? A comparison between green and achlorophyllous orchid individuals *in situ*.

*Ecol. Monogr.* 83: 95-117.

- Selosse, M.-A. & Roy, M. 2009. Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trends Plant Sci.* 14: 64-70.
- Smith, S. E. & Read, D. J. 2008. Mycorrhizal symbiosis, 3<sup>rd</sup> Edition. San Diego, CA, Academic Press.
- Tedersoo, L., Pellet, P., Kõljalg, U. & Selosse, M.-A. 2007. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understory Ericaceae and Orchidaceae: ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae. *Oecologia* 151: 206-217.
- Warcup J.H. 1971. Specificity of mycorrhizal association in some Australian terrestrial orchids. *New Phytol.* 70: 41-46.
- Whitfield, J. 2007. Underground networking. *Nature* 449: 136-138.
- Yagame, T., & Yamato, M. 2008. Isolation and identification of mycorrhizal fungi associated with *Stigmatodactylus sikokianus* (Maxim. ex Makino) Rauschert (Orchidaceae) *Mycoscience* 49: 388-391
- Yamada A., Kitamura, D., Setoguchi, M., Matsuda, Y., Hashimoto, Y., Matsushita, N., & Fukuda, M. 2008 *Monotropastrum humile* var. *humile* is associated with diverse ectomycorrhizal Russulaceae fungi in Japanese forests. *Ecol. Res.* 23: 983-993.
- 大和政秀, 谷亀高広 2009. ラン科植物と菌類の共生. 日菌報 50: 21-42.
- Yukawa, T., Ogura-Tsujita, Y., Shefferson, R.P., & Yokoyama, J. 2009. Mycorrhizal diversity in *Apostasia* (Orchidaceae) indicates the origin and evolution of orchid mycorrhiza. *Am. J. Bot.* 96: 1997-2009.
- Zimmer, K., Hynson, N.A., Gebauer, G., Allen, E.B., Allen, M.F. & Read, D.J. 2007. Wide geographical and ecological distribution of nitrogen and carbon gains from fungi in pyroloids and monotropoids (Ericaceae) and in orchids. *New Phytol.* 175: 166-175.