

菌従属栄養性の生活様式を可能にした様々な適応進化

—特に送粉様式の変化について

末次 健司・加藤 真

京都大学大学院人間・環境学研究科
〒606-8501 京都市左京区吉田二本松町

Kenji Suetsugu, Makoto Kato

Evolution of life history traits suited to mycoheterotrophic life style
with special reference to pollination biology

Key words: breeding system, complex adaptive trait, mixotrophy, mycoheterotrophy,
Orchidaceae, reproductive biology, self-pollination

Graduate School of Human and Environmental Studies, Kyoto University
Yoshida Nihonmatsu-cho, Sakyo, Kyoto 606-8501, Japan

1. はじめに

多くの陸上植物は根圏において菌根菌と共生関係を結んでおり、植物は光合成で得た同化産物を菌根菌に提供し、その見返りに菌根菌は水や窒素やリンなどの無機塩類の吸収や防衛の手助けをしている。

しかしながら、植物の中には、光合成能力を失い、他の生物からすべての養分を略奪するという特異な進化を遂げた従属栄養植物が存在する。これらの植物は、他の植物に取り付いて養分を奪う寄生植物と (Suetsugu et al. 2008, 2012a)、菌根菌から養分を奪う菌従属栄養植物に大別される (Leake 1994, Bidartondo 2005; 図 1)。

特に、菌従属栄養植物は、開花、結実期以外は地上に姿を現さず、植物体自体が見つかりにくいいため、植物相の研究が進ん



図 1 寄生植物と菌従属栄養植物 (両者とも光合成能を保持したものと完全に喪失したものがある。寄生植物は吸器で他の植物に取り付くことで、菌従属栄養植物は菌糸を細胞中に取り込むことで、寄生を成立させる)

だ日本でさえ、ほとんどの種類において正確な分布情報は謎のままである (Suetsugu & Ishida 2011, Suetsugu et al. 2012b, Suetsugu 2013, Suetsugu et al. 2013 など)。しかしながら菌従属栄養植物は、既知の種数こそそれほど多くないものの、幅広い分類群で見られ、被子植物だけでも、ツツジ科、ヒメハギ科、リンドウ科、ヒナノシヤクジョウ科、コルシア科、アヤメ科、ラン科、サクライソウ科、ホンゴウソウ科において、それぞれ独立に起源していることがわかっている (Leake 1994, Bidartondo 2005)。これまで、菌従属栄養植物は、奇異な形態から人々の関心を集めてきたが、学問的な探求は十分ではなかった。よって、菌従属栄養植物がどのように起源し、どのような適応を遂げたのか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だろう。

近年、分子生物学的手法や安定同位体分析といった手法の発達に伴い、菌従属栄養植物が、その進化の過程で、どのような適応を遂げたのか明らかになりつつある。例えば、緑葉を持つ種類と完全に葉緑素を持たない種を含む近縁種の系統樹を作成することで、完全に葉緑素を失った菌従属栄養性の種の出現に先行して、緑葉を持ちながら、自身の光合成産物の不足を補う部分的菌従属栄養性の種が先に現れる場合があることが指摘されている (Selosse and Roy 2009; 第2章, 第6章参照)。またその系統樹上に、菌への依存度や共生菌叢といった形質をマッピングすることで、菌従属栄養性の進化に伴い、より炭素源を奪いやすい菌類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 (Selosse & Roy 2009)。

上記のように菌従属栄養植物が、その進化の過程で菌との関わりを変化させてきたことは、非常にわかりやすいストーリーであり、受け入れやすいものである。しかしながら、「菌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はずである。本稿では、菌従属栄養植物が、どのような適応を遂げ、生存を可能としているのかを、これまであまり注目されていなかった地上部での適応を含め紹介したい。

2. 菌従属栄養性の適応的意義

まず菌類から養分を略奪するという進化に、どのような適応的意義があるのか考えてみよう。一般的に広く受け入れられている説明は、菌に寄生することで、他の競争相手の少ない暗い林床でも生存可能になったというものである (Bidartondo et al. 2004)。しかし、暗い林床での生育を可能にすること以外にも、菌への依存性を高めることの適応的意義がある可能性は捨てきれない。

我々は、菌に寄生することの別の適応的意義として、一度、地上部を現した後も、ストレスにさらされた際には、翌年、地下にとどまり、菌から十分な炭素源を得た後、再度、地上部を現すということができるという利点を考えた。通常の光合成だけを行っている植物においても、多年生植物の場合、地上に現れない状態で存在し続け、翌年以

降, 再度, 地上部が現われることがある。こうした現象は「地上器官の休眠 (vegetative dormancy の訳語 以下は, 単に休眠とする)」と呼ばれるが (Shefferson 2009), 種子の休眠とは異なり, 根の呼吸などの代謝活動は停止しない。そのためこれまでに調査されたほとんどの植物で, 蓄積した養分が枯渇してしまい, 休眠を経た個体の生存率が低下することが明らかになっている (Gregg & Kéry 2006, Hutchings 1987, Shefferson et al. 2003, Shefferson & Tali 2007 など)。しかしながら菌に寄生する植物の場合, 休眠中も, 菌類から炭素源を補うことができるため, 休眠のコストが軽減され (むしろ地上部を現さないことで食害などを受ける危険性が減るため), 生存率を保つことができる可能性がある。



図2 部分的菌従属栄養植物のキンラン

そこで我々は, Mark and recapture 法を用い, 部分的菌従属栄養性のキンランの休眠率や生存率がどの程度か, さらに食害や結実の有無などにより, 休眠率や生存率がどのように変化するかを検討した。キンランは栽培が難しく, 長期間維持することは難しいため, 緑葉を展開してからも菌に依存している可能性が示唆されていたが, 近年行われた栽培実験や安定同位体分析から, 実際に菌に依存していることが証明されている植物である (図2; Yagame & Yamato 2013, 坂本ら 2013)。その結果, 我々の予想通り, 食害を受けたときや結実したときなど, 植物の資源が枯渇した際には, 休眠が起りやすくなることが明らかになった。またこのように生存が難しくなった状態で休眠に入るにも関わらず, 休眠を経た個体の生存率が低下することはなかった (末次ら 投稿中)。

実は, 先行研究でも, 例外的に休眠後の生存率が下がらない種類が知られている。これらは, 菌従属栄養性の観点からは議論されていなかったが, 部分的菌従属栄養性の種類で複数回, 報告されている現象である (Shefferson et al. 2005, Jäkäläniemi et al. 2011)。上記のことを考え併せると, 「ストレスを受けた際に, 地上部を展開せずに地下にとどまることができる」ことも, 菌に寄生する意義の一つであると考えられる。

3. アルビノ突然変異体から見える無葉緑化の障壁

先に述べたように, ラン科やツツジ科などの一部の種類は, 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種類が存在する (Gebauer & Meyer 2003, Bidartondo et al. 2004, Tedersoo et al. 2007 など)。このような部分的菌従属栄養植物を含むグループから, 葉緑素を失った

完全に菌従属栄養性に特化した種類が出現することがあるが、部分的菌従属栄養の種数に比べて、完全に菌従属栄養性を獲得した種数はきわめて少ない。前項で述べたように菌に寄生するという生活史が植物にとって得策であるならば、菌からの養分略奪だけで生育する無葉緑植物は何故少ないのだろうか。このことを考えるために、無葉緑化の獲得にどのような障壁があるのかを考えてみよう。

興味深いことに、部分的菌従属栄養植物は、完全に葉緑素を失ったアルビノ突然変異体を生じることが多い (Selosse et al. 2004, Julou et al. 2005, Tranchida-Lombardo et al. 2010 など)。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。しかしながら部分的菌従属栄養植物のアルビノは、菌から炭素源を含む養分を略奪することができるため、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のである。このことは部分的菌従属栄養植物が、菌から略奪した養分だけで生存することが可能なことを示唆している。にもかかわらず、部分的菌従属栄養植物のアルビノは稀な存在であり、集団内に広がることはめったにないのである。



図3 キンランのアルビノ突然変異体

菌から養分を略奪する能力を獲得したグループの中で、完全に無葉緑になった種類が少ないことや、部分的菌従属栄養植物のアルビノが、集団内に広がらないことは、菌に対する寄生能力の獲得以外の面でも、無葉緑化を達成するためにはさらなる適応が必要であることを示唆している。

キンランも他の部分的菌従属栄養植物の例にもれず、しばしばアルビノを生じる個体群が見受けられる (図3)。このようなアルビノが何故集団中に広がっていかないのか (つまり、無葉緑の進化にはどのような障壁があるのか) を、キンランのアルビノと通常個体の種子生産力を適応度の指標とすることで考えてみたい。キンランは、送粉者がいなければ果実をつけることが出来ない植物で、ヒメハナバチやコハナバチといった小型のハチに花粉の媒介を託している (末次ら 投稿中)。よって、アルビノのほうが送粉者の誘引力が乏しければ、果実をつける数、ひいては種子数に違いが出ると考えられる。送粉者の訪れた回数を正確に把握することは、通常の植物においては開花期間中継続して観察しない限り極めて難しい。しかしながら、ヤクシマラン亜科を除くラン科では、観察が容易である (Suetsugu & Fukushima 2013, Suetsugu & Tanaka 2013a, b)。何故ならば、数十万の花粉が互いに結合して塊になった花粉塊と呼ばれる構造となってお

り、そのため全ての花粉は、昆虫が1回（多くても数回）訪れただけで持ち去られるからである。そこで実際に花粉の持ち去り率や受粉率を調べたところ、アルビノ個体も通常個体と同程度、送粉者をおびき寄せることが明らかになった（末次・加藤 未発表データ）。つまり、キンランのアルビノ個体の適応度が下がる理由は、送粉者の誘引力の差ではないのである。この後の項目では、菌従属栄養植物が、受粉生態の面でも制約を受けていることを述べるが、これには暗所への進出が深く関わっている。しかしながらキンランのアルビノは、通常個体と同じような光環境に生育しているため、受粉の面で、著しい不利益を被ることはないのである。適応度が下がる理由が送粉者とは無関係であることは、自動自家受粉が可能なギンランやハマカキランでもアルビノ個体も集団内に広がっていないことから示唆される（末次・加藤 未発表データ）。

それでは何故アルビノは集団内に広がらないのであろうか。アルビノと通常個体の遺伝的な決定メカニズムは明らかではないものの、アルビノが劣勢ホモである可能性は十分考えられ、このことが一因となっているのかもしれない。しかしながら観察を続けていると、その他の理由の存在も示唆された。中でも大きな理由としてアルビノは通常個体よりも早いタイミング（多くの場合種子が成熟する前）に消失してしまうため、通常個体に比べ1%以下の種子しか残すことができないことが挙げられる。結実前に枯れてしまうのは、光合成を行わないにも関わらず大きな葉や気孔を保持しているため、蒸散がうまくいかず乾燥しやすく通常個体より早く枯れてしまうことが一因だと考えられる（Roy et al. 2013, 末次・加藤 未発表データ）。またアルビノは葉緑素を持つ通常個体と同程度まで成長するものの、光合成能を失っている分だけ炭素制限に陥りやすい可能性もある。その場合、同化器官の退化は、蒸散過多になるのを防ぐだけでなく、資源削減の意味でも大きな意味を持つと考えられる。他にも、(1) アルビノ個体は通常個体よりも、菌への依存度が高いため窒素含有率が高く、植食性昆虫にとって好適な餌になることや、(2) 反射率の高い白い葉を持つことで、植食性昆虫から見つけられやすくなることによる食害率の上昇などもアルビノの生育には不利に働いている（Stöckel et al. 2011, Roy et al. 2013, 末次・加藤 未発表データ）。つまり無葉緑植物になるためには、菌からの養分略奪を可能にする能力のみならず、気孔の退化、葉に代表される同化器官の退化、開花から結実までの期間の短縮、非開花時期の休眠、保護色、繁殖様式の変化（繁殖様式の変化については次項で詳しく説明する）などの様々な適応を遂げる必要があると考えられる。これらの適応を同時に遂げることが難しいため、部分的菌従属栄養植物に比べ、葉緑素を失った菌従属栄養植物は少ないのかもしれない。

4. 菌従属栄養植物で卓越する自家受粉

前項では、アルビノを用いて、当代の生育に関して、菌従属栄養性の進化にどのような障壁があるのかを考えた。次に「種」として従属栄養性を獲得しているものを用いて、繁殖に関して、菌従属栄養植物の獲得に、どのような制約があるのかを考えたい。菌従

菌従属栄養性の進化の利点としてよく挙げられるものは、光合成をする必要がないため、他の競争相手の少ない暗い林床で生存可能になるというものである。しかしながら暗い環境で生活することは、菌との関わり以外の面で制約を受けることはないのだろうか。例えば、暗い林床での生活を成し遂げるためには、繁殖も暗い環境で行う必要があるが、こうした環境はハナバチなどの訪花性昆虫のにぎわいとは無縁の世界である (Herrera 1995, Herrera 1997, Lee et al. 2001)。そのため、菌に寄生するという生活史は、薄暗い林床で受粉を達成するという困難を植物に強いている。そこでこのような暗い場所に生育する植物は、どのような方法で受粉を達成しているのか紹介していくことにしよう。

菌従属栄養性の進化と受粉様式の間に関係があるのではないかとする仮説は以前から存在しており、Bidartondo (2005) は、過去の菌従属栄養植物の送粉様式に関する報告をもとに、「地下部で菌根菌を騙している菌従属栄養植物は、地上部で蜜をださずに送粉者を騙すことはできず、自殖を採用している」という仮説を提唱した。しかしながら菌従属栄養植物の送粉様式に関する研究は、液浸標本を用いて、柱頭と葯の位置関係などから受粉様式を推定した研究がほとんどで (Warming 1901, Oehler 1927)、実際に野外観察、袋掛け処理などを通して詳細に受粉様式を検討した研究は僅かであった。そこで我々は、「菌従属栄養性と送粉様式の変化には密接な関わりがある」という仮説の下、日本に産する菌従属栄養植物の受粉様式を詳細に検討した。その結果、シュンラン属、ムヨウラン属、タネガシマムヨウラン属、イモラン属、ヒメノヤガラ属、ヒナノシャクジョウ属、オニノヤガラ属、ツチアケビ属、トラキチラン属などの菌従属栄養植物の多くが、自動自家受粉を進化させていたことが明らかになった。

例えば、無葉緑のツチアケビは、バニラ亜科、バニラ連に属し、光合成をするバニラと近縁である (Cameron & Carmen Molina 2006)。バニラ属の植物は、小型のハナバチによって送粉が行われるものがほとんどで、昆虫の助けなしで受粉が起こる種類はごくわずかである (Soto Arenas 2003)。ツチアケビも花形態は、バニラのそれと非常によく似ており、コハナバチなどの小型のハナバチによって送粉されることが予想される。しかしながら派手な花をしているにもかかわらず、ツチアケビについては、かなり早いタイミングで (場合によっては開花する前に)、葯帽に格納された花粉塊がすぐ下の柱頭



図 4 結実期のツチアケビ 蕾の時期に袋掛けを行った個体と自然状態の個体 (同程度の結実が見られる)

に滑り落ち、自動自家受粉が起こることが明らかになった (Suetsugu 2013)。早いタイミングで自動自家受粉が起こることを考えると、ツチアケビは主に自殖で種子を残していると考えられる (図 4)。バニラ属では自家受粉の種類が極めて少ないことを考えると、この事は、菌従属栄養性と自殖の進化に関連がある可能性を示唆している。

しかしながら菌従属栄養性と自殖の進化に関連性があるかを明らかにするためには、詳細な系統関係が明らかとなっている種群を用いるほうが適切である。これまでの研究から、シュンラン属では、無葉緑性が1回進化したこと、無葉緑性のマヤランとサガミランは単系統群となること、両種の姉妹群には普通葉を生じるナギランが位置すること、またこれらの外群がシュンランであることが明らかになっている (Yukawa et al. 2002)。また安定同位体分析によって、普通葉を展開するシュンラン、ナギランも部分的菌従属栄養性であることが明らかになっている (Motomura et al. 2010)。よってシュンラン属は、菌従属栄養性の進化と植物の形質進化を検討するのにすぐれた系であるといえる。このシュンラン属においても、菌従属栄養性の進化と受粉様式の間には、相関が見られることが明らかになった。ナギランの外群となるシュンランとカンランでは、ミツバチのワーカーとケブカハナバチの雄にそれぞれ送粉され、自動自家受粉も行わない (Tsuji & Kato 2010)。しかしながら、より菌従属栄養性を強めていると考えられるナギランや葉を生じないマヤランやサガミランでは、主に自動自家受粉を行っている。興味深いことに、中国のナギランの個体群では、自動自家受粉を行わない個体群の存在も確認されている (Cheng et al. 2007)。シュンラン属では、無葉緑の進化に伴って腐生菌から外生菌根菌へとパートナーのシフトが起こっており、その過程で両者を保持する中間段階を経ることが分かっているが (Ogura-Tsujita et al. 2012)、送粉様式の面でも、葉を生じない種群の進化に先行して、不完全な形で自動自家受粉が進化しているのは興味深い。

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ったと考えられる。菌従属栄養植物が自動自家受粉を採用しやすいという予測はこれまでにも存在したが (Bidartondo 2005)、系統関係が明らかとなっている種群で、野外観察と袋掛け実験を通して実証した例として本研究は価値がある。また部分的菌従属栄養植物のなかでも、自殖をまったく行わないカンランとシュンランは、比較的明るい環境を好み、開花時期も林冠が閉鎖してしまう前の冬や早春である点もきわめて興味深い。一般的には、昆虫があまり活動していない冬や早春に開花することは不利とされ、このような時期に開花する植物は鳥など昆虫以外の送粉者に依存する場合が多い (Kunitake et al. 2004, Fang et al. 2012 など)。しかしながら、カンランとシュンランは、ほかの近縁種と同様にハナバチを送粉者としているにも関わらず、冬や早春に開花する。これらの開花時期も、より明るい環境で受粉を達成するための適応である可能性がある。

5. 菌従属栄養植物における送粉者の重要性

前項で述べた通り、暗い林床に生育する菌従属栄養植物にとって、コハナバチやミツ

バチなどの明るい環境を好む昆虫に送粉を頼ることは非常に難しいと考えられる。しかしながら、暗い環境に進出可能な昆虫に送粉を託すことができれば、暗い林床でも他殖を行うことが可能ではないだろうか。例えばマルハナバチは、体温調節が可能のため、暗い環境でも採餌を行う傾向がある。したがって、マルハナバチを呼び寄せることができれば、他殖で生活史を回すことも可能であると考えられる。事実、ギンリョウソウやモイワランを含むいくつかの菌従属栄養植物は、大量の蜜を報酬とすることで、トラマルハナバチを初めとするマルハナバチを送粉者として利用し、自動自家受粉も行わない (Ushimaru & Imamura 2002, 末次 未発表データ)。またショウキランは、蜜をだすことなく、鮮やかな花をつけ、採餌経験の浅いマルハナバチに餌があると思わせることで、送粉を達成している (末次 未発表データ)。

さらに菌従属栄養植物の中には、これまで訪花性と考えられていなかった昆虫を送粉者として利用するものまで存在することが明らかになりつつある。このような例として、我々は、オニノヤガラ属ヤツシロラン節の特殊な受粉様式を発見した (末次ら 未発表データ)。ショウジョウバエは、腐敗が始まった果実やキノコを探して暗い林床を飛び回るが、ヤツシロラン節の多くの種は、キノコ臭や発酵臭に擬態することで、ショウジョウバエに送粉を託している。また興味深いことにこのヤツシロラン節の種群には、近くにキノコが存在することで、受粉率が上がる種類があることも明らかになった。ヤツシロランは腐生菌に寄生する特徴から、暗く湿った環境に生育することが多く、事実、ヤツシロランの生える周辺には腐生菌の子実体が出現することも多い。つまりヤツシロランは、自身のそばに多く生える「キノコ」に送粉者を誘引してもらうことが可能なのである (Suetsugu & Kato 2013, 末次・加藤 未発表データ)。ヤツシロランは、周辺にキノコがない環境でも、受粉を達成することができるため、キノコによる送粉者の誘引に完全に頼っているわけではないものの、ヤツシロランは、栄養のみならず送粉サービスも、キノコに依存しているといえる。

Bidartondo (2005) は、「すでに地下部で菌根菌を騙している菌従属栄養植物は、地上部で蜜をださずに送粉者を騙すことはできない」という仮説を提唱したが、ショウキランもヤツシロランも蜜を出さないため、この仮説には該当しない例外もあると言える。しかしながら、蜜などの報酬を送粉者に提供しない (以下無報酬花と述べる) 菌従属栄養植物では、特に自殖が卓越しているのは事実である。このことには、無報酬花は送粉者に報酬を提供しないため、独立栄養性植物の場合でも送粉者が訪れる頻度が極めて低いことがおそらく関係している (Neiland & Wilcock 1998, Tremblay et al. 2005)。つまり元々外交配の機会が少なかった無報酬花の菌従属栄養植物の祖先種は、従属栄養性を獲得し暗い環境に進出する過程で、より強い送粉者制限をこうむることになったと考えられる。そのような条件下では、繁殖の保障として自動自家受粉できる性質が、より有利に働くため、蜜を出さない菌従属栄養植物では、自殖が卓越していると考えられる。

これまで菌従属栄養植物で自殖が卓越する要因としては、寄生生活に伴う資源制限が原因といわれてきた (Takahashi et al. 1993, Zhang & Saunders 2000)。しかしながら、(1) 自殖を行う菌従属栄養植物でも鮮やかな花を持つものが多いこと (Zhou et al. 2012, Suetsugu 2013; 図5) や、(2) 暗い環境に生息する昆虫を送粉者に採用している菌従属栄養植物では、自殖を行わないことも多いことを考え合わせると (Hentrich et al. 2010, Klooster & Culley 2009)、資源制限だけではなく、光環境も菌従属栄養植物の繁殖様式に影響を与えているといえる。このことを裏付ける証拠としては、オキノヤガラ属のオキノヤガラは、暗い環境では専らアポミクシスにより種子を生産するが、明るいギャップなどに生育する個体では、かなりの割合でコハナバチによる他殖を行っていることが挙げられ (末次・加藤 未発表データ)。また宿主となる菌のハビタット選好性も影響するため一概には言えないが、ハナバチ媒の菌従属栄養植物は明るい環境に生育する場合が多い (Suetsugu & Kato 2012, 末次 未発表データ)。つまり菌従属栄養性の獲得により、他の競争相手の少ない暗い林床で生存可能になるとされてきたが、実際のところは、送粉様式の点でも特別な適応を遂げなければ、暗所への進出は不可能なのである。



図5. 自動自家受粉可能な菌従属栄養植物 (鮮やかな花をつけるものも多く、中には大量の花蜜を分泌するものも存在し、他殖の可能性を完全に放棄している訳ではないことを想起させる) 上段左から順に、ホクリクムヨウラン、ヒナノシヤクジョウ、シロシヤクジョウ、マヤラン、ツチアケビ、タシロラン

またオニノヤガラのように、自殖と他殖を併せ持つ繁殖様式は、多くの菌従属栄養植物にとって重要な役割を果たしているのかもしれない (図 6)。菌従属栄養植物とその菌根菌の関係は、寄生者と宿主の関係ととらえることができる。これまでの研究の多くが、菌根共生における共生から寄生への変化には特定の菌への特殊化が必要であることを示唆している (Leake 2004, Bidartondo 2005)。この共生菌のシフトや特殊化の起こる理由に関する有力な仮説が、ほかの寄生者—宿主系と同様に、菌従属栄養植物と宿主との間で軍拡競争が働いているからというものである (Leake 2004, Selosse & Roy 2009)。このような敵対的な相互作用の場では、同じ適応度を維持するために、相手に対して絶えず適応し続けなければならない。このことは、ルイス・キャロルの童話「鏡の国のアリス」に登場する赤の女王の「同じ場所にとどまるためには、全速力で走り続けなければならない」というセリフになぞらえて赤の女王仮説と呼ばれている (Ladle 1992)。そして適応進化の速度を早めるような性質が有性生殖であり、敵対的な相互作用の存在こそが、有性生殖の存在意義を担保する重要な要因と見なされている (Ladle 1992)。



図 6 オニノヤガラとその送粉者のコハナバチ

本来、菌根共生系では、お互いが良いパートナーかどうかを見分ける仕組みがあり、より多く窒素やリンを提供できる菌、同じく、より多く炭素を供給できる植物が、相手に選ばれりとされる (Kiers et al. 2011)。つまり植物も菌もパートナーの善し悪しをしっかりと識別しており、受け取る資源に応じて送り込む養分の量を調節しているのである。ラン科植物とその菌根菌の間では、このような「審問」の仕組みは明らかになっていない。しかしながら、ラン科植物でも多くの場合は、発芽当初は炭素を含む養分を菌に依存するものの、緑葉を展開してから炭素を菌に返還することで、相利共生を営んでいると考えられている (Cameron et al. 2006, 2008, Hynson et al. 2009)。にもかかわらず菌従属栄養植物は、本来、植物側の本来の提供物である炭素を与えないだけでなく、逆に奪い取って生育を可能にしている。よってその背景には、共生シグナルの擬態などの巧妙なシステムが存在することが予想される。赤の女王仮説に倣って考えてみると、宿主となる菌類を騙し続けるためには、絶えず適応し続けなければならない、専ら自殖のみを行う生活史は極めて不利と考えられる。また、このような寄生者—宿主系に関わる問題点を考えずとも、自家受粉のみに頼る生活史には、近交弱勢を初めとする様々な不利益が存在する (Lloyd 1992)。このような不利益を解消するのに、稀に起こる他殖が

重要な働きを果たしており、自殖と他殖を併せ持つ繁殖様式が、菌従属栄養植物の生活スタイルにとっては適している可能性がある。しかしながら極端に暗所に進出した菌従属栄養植物は、開花するものでも他殖の機会をほぼ完全に失っており、中にはつぼみの状態で自家受粉する完全自殖



図 7 完全自殖型の花である閉鎖花のみをつける ツボミヤツシロラン (左) とタケシマヤツシロラン (右)

型の閉鎖花のみをつける種類も存在する (Hsu et al. 2012, Suetsugu 2013, Suetsugu et al. 2013; 図 7)。そのような種類は、遅かれ早かれ、菌を騙すことができなくなり、絶滅する運命にあるのかもしれない。もしそうであるならば、菌から養分をかすめ取るという彼らの生き方は、一見非常に賢いように見えるものの、その他の面で数々の不利益を伴うものであり、進化の過程で袋小路に迷い込み、長い進化の過程では消えゆく運命にあるととらえることができるかもしれない。

6. まとめと今後の展望

我々の研究を含む近年の研究の進展により、菌従属栄養植物が、その特異な性質を獲得・維持するために、宿主菌に対してだけでなく、他の生物との相互作用においても数々の数奇な適応を遂げていることが明らかになりつつある。主に自殖を行っていると考えられてきたためか、菌従属栄養性の種群においては、「希少性」、「分布」、「多様化」などは主に宿主菌との相互作用の文脈でのみ議論され、その他の要因が考慮されることは少なかった (Taylor et al. 2003a,b, Merckx & Bidartondo 2008, Bougoure et al. 2009, 2010, Hazard et al. 2012)。しかしながら、多くの菌従属栄養性の種を含むラン科は、送粉共生という面でも非常に特殊化しており、特定の送粉者を呼び寄せるために、独特な花形態を進化させているものがほとんどである (Cozzolino & Widmer 2005, Waterman & Bidartondo 2008, Waterman et al. 2011)。また送粉者と密接な相互作用を築いているため、緑葉を持つ種類では、その希少性は、送粉者の特殊化の程度や、送粉者の希少性と大きく関係していることが明らかになっている (Neiland & Wilcock 1998, Dixon 2009, Phillips et al. 2011)。またラン科の爆発的な多様化の背景には、受粉様式や送粉者のシフトが大きく関わっていると考えられている (Cozzolino & Widmer 2005)。菌から全ての養分を略奪している菌従属栄養植物の「希少性」、「分布」、「多様化」が菌との関わりにより規

定されているという考えは非常に魅力的なものであるが、送粉様式、種子散布様式、その他非生物学的な要因を考慮に入れ、菌従属栄養植物の実態に迫ることが重要であろう。

謝辞

本研究は、日本学術振興会の特別研究員奨励費（12J00602）の支援を受けている。また研究全般、原稿執筆にあたって貴重なアドバイスを頂いた川北篤博士に御礼申し上げたい。またアルビノのキンランの写真は、写真家の故新井和也氏にご提供いただいた。さらに絶滅危惧植物が多い、菌従属栄養植物を研究するにあたり多くの植物愛好家の方々に、自生地場所の案内や情報提供などの形でお世話になっている。ここにすべての人を挙げることはできないが、多数の方々の支援を受け、研究が可能となっていることを記して感謝したい。

引用文献

- Bidartondo, M. I. 2005. The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytol.* 167: 335-352.
- Bidartondo, M.I., Burghardt, B., Gebauer, G., Bruns, T.D., & Read, D.J. 2004. Changing partners in the dark: isotopic and molecular evidence of ectomycorrhizal liaisons between forest orchids and trees. *Proc. R. Soc. B.* 271: 1799-1806.
- Bougoure, J., Ludwig, M., Brundrett, M., & Grierson, P. 2009. Identity and specificity of the fungi forming mycorrhizas with the rare mycoheterotrophic orchid *Rhizanthella gardneri*. *Mycol. Res.* 113: 1097-1106.
- Bougoure, J.J., Brundrett, M.C., & Grierson, P.F. 2010. Carbon and nitrogen supply to the underground orchid, *Rhizanthella gardneri*. *New Phytol.* 186: 947-956.
- Cameron, D.D., Johnson, I., Read, D.J., & Leake, J.R. 2008. Giving and receiving: measuring the carbon cost of mycorrhizas in the green orchid, *Goodyera repens*. *New Phytol.* 180: 176-184.
- Cameron, D.D., Leake, J.R., & Read, D.J. 2006. Mutualistic mycorrhiza in orchids: evidence from plant-fungus carbon and nitrogen transfers in the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*. *New Phytol.* 171: 405-416.
- Cameron, K., & Carmen Molina, M. 2006. Photosystem II gene sequences of psbB and psbC clarify the phylogenetic position of *Vanilla* (Vanilloideae, Orchidaceae). *Cladistics* 22: 239-248.
- Cheng, J., Liu, S.Y., He, R., Wei, X.L., & Luo, Y.B. 2007. Food-deceptive pollination in *Cymbidium lancifolium* (Orchidaceae) in Guangxi, China. *Biodiver. Sci.* 15: 608-617.
- Cozzolino, S., & Widmer, A. 2005. Orchid diversity: An evolutionary consequence of deception? *Trends Ecol. Evol.* 20: 487-494.
- Dixon, K. W. 2009. Pollination and restoration. *Science* 325: 571-573.
- Fang, Q., Chen, Y.Z., & Huang, S.Q. 2012. Generalist passerine pollination of a winter-flowering fruit tree in central China. *Ann. Bot.* 109: 379-384.

- Gebauer, G., & Meyer, M. 2003. ^{15}N and ^{13}C natural abundance of autotrophic and myco-heterotrophic orchids provides insight into nitrogen and carbon gain from fungal association. *New Phytol.* 160: 209-223.
- Gregg, K.B., & Kéry, M. 2006. Comparison of size vs. life-state classification in demographic models for the terrestrial orchid *Cleistes bifaria*. *Biol. Conserv.* 129: 50-58.
- Hazard, C., Lilleskov, E.A., & Horton, T.R. 2012. Is rarity of pinedrops (*Pterospora andromedea*) in eastern North America linked to rarity of its unique fungal symbiont? *Mycorrhiza* 22: 393-402.
- Hentrich, H., Kaiser, R., & Gottsberger, G. 2010. The reproductive biology of *Voyria* (Gentianaceae) species in French Guiana. *Taxon* 59: 867-880.
- Herrera, C.M. 1997. Thermal biology and foraging responses of insect pollinators to the forest floor irradiance mosaic. *Oikos* 78: 601-611.
- Herrera, C.M. 1995. Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology* 76: 218-228.
- Hsu, T.C., Chung, S.W., & Kuo, C.M. 2012. Supplements to the orchid flora of Taiwan (vi). *Taiwania* 57: 271-277.
- Hutchings, M.J. 1987. The population biology of the early spider orchid, *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984. *J. Ecol.* 75: 711-727.
- Hynson, N.A., Preiss, K., & Gebauer, G. 2009. Is it better to give than to receive? A stable isotope perspective on orchid-fungal carbon transport in the green orchid species *Goodyera repens* and *Goodyera oblongifolia*. *New Phytol.* 182: 8-11.
- Jäkäläniemi, A., Crone, E.E., Närhi, P., & Tuomi, J. 2011. Orchids do not pay costs at emergence for prolonged dormancy. *Ecology* 92: 1538-1543.
- Julou, T., Burghardt, B., Gebauer, G., Berveiller, D., Damesin, C., & Selosse, M. A. 2005. Mixotrophy in orchids: Insights from a comparative study of green individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium*. *New Phytol.* 166: 639-653.
- Kiers, E.T., Duhamel, M., Beesetty, Y., Mensah, J.A., Franken, O., Verbruggen, E., Fellbaum, C.R., Kowalchuk, G.A., Hart, M.M., Bago, A., Palmer, T.M., West, S.A., Vandenkoornhuyse, P., Jansa, J., & Bücking, H. 2011. Reciprocal rewards stabilize cooperation in the mycorrhizal symbiosis. *Science* 333: 880-882.
- Klooster, M.R., & Culley, T.M. 2009. Comparative analysis of the reproductive ecology of *Monotropa* and *Monotropis*: Two mycoheterotrophic genera in the Monotropeoideae (Ericaceae). *Am. J. Bot.* 96: 1337-1347.
- Kunitake, Y.K., Hasegawa, M., Miyashita, T., & Higuchi, H. 2004. Role of a seasonally specialist bird *Zosterops japonica* on pollen transfer and reproductive success of *Camellia japonica* in a temperate area. *Plant Spec. Biol.* 19: 197-201.
- Ladle, R.J. 1992. Parasites and sex: Catching the red queen. *Trends Ecol. Evol.* 7: 405-408.

- Leake, J.R. 2004. Myco-heterotroph/epiparasitic plant interactions with ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7: 422-428.
- Leake, J.R. 1994. The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytol.* 127: 171-216.
- Lee, H.L., Sodhi, N.S., & Elmqvist, T. 2001. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. *J. Appl. Ecol.* 38: 180-192.
- Lloyd, D.G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. *Int. J. Plant Sci.* 153: 370-380.
- Merckx, V., & Bidartondo, M.I. 2008. Breakdown and delayed cospeciation in the arbuscular mycorrhizal mutualism. *Proc. R. Soc. B.* 275: 1029-1035.
- 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.
- Neiland, M.R. M., & Wilcock, C.C. 1998. Fruit set, nectar reward, and rarity in the Orchidaceae. *Am. J. Bot.* 85: 1657-1671.
- Oehler, E. 1927. Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen an einigen saprophytischen Gentianaceen. *Planta* 3: 641-733.
- 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.
- Phillips, R.D., Brown, A.P., Dixon, K.W., & Hopper, S.D. 2011. Orchid biogeography and factors associated with rarity in a biodiversity hotspot, the Southwest Australian Floristic Region. *J. Biogeogr.* 38: 487-501.
- Roy, M., Gonneau, C., Rocheteau, A., Berveiller, D., Thomas, J., 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.
- 坂本 裕紀, 横山 潤, 遊川 知久, 辻田 有紀, 牧 雅之 2013. 日本産キンラン属における共生菌の多様性および共生菌への栄養依存性の解明. 第 11 回アジア太平洋蘭会議 沖縄大会講演要旨集 pp. 264-268.
- Selosse, M.A., & Roy, M. 2009. Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trends Plant Sci.* 14: 64-70.
- Selosse, M.A., Faccio, A., Scappaticci, G., & Bonfante, P. 2004. Chlorophyllous and achlorophyllous specimens of *Epipactis microphylla* (Neottieae, Orchidaceae) are associated with ectomycorrhizal septomycetes, including truffles. *Microb. Ecol.* 47: 416-426.
- Shefferson, R.P. 2009. The evolutionary ecology of vegetative dormancy in mature herbaceous perennial plants. *J. Ecol.* 97: 1000-1009.

- Shefferson, R.P., & Tali, K. 2007. Dormancy is associated with decreased adult survival in the burnt orchid, *Neotinea ustulata*. *J. Ecol.* 95: 217-225.
- Shefferson, R.P., Kull, T., & Tali, K. 2005. Adult whole-plant dormancy induced by stress in long-lived orchids. *Ecology* 86: 3099-3104.
- Shefferson, R.P., Proper, J., Beissinger, S.R., & Simms, E.L. 2003. Life history trade-offs in a rare orchid: The costs of flowering, dormancy, and sprouting. *Ecology* 84: 1199-1206.
- Soto Arenas, M.A. 2003. *Vanilla*. *Genera Orchidacearum* 3: 402.
- Stöckel, M., Meyer, C., & Gebauer, G. 2011. The degree of mycoheterotrophic carbon gain in green, variegated and vegetative albino individuals of *Cephalanthera damasonium* is related to leaf chlorophyll concentrations. *New Phytol.* 189: 790-796.
- Suetsugu, K. 2013a. Autogamous fruit set in a mycoheterotrophic orchid *Cyrtosia septentrionalis*. *Plant Syst. Evol.* 299: 481-486.
- Suetsugu, K. 2013b. *Gastrodia takeshimensis* (Orchidaceae), a new mycoheterotrophic species from Japan. *Ann. Bot. Fenn.* 50: 375-378.
- Suetsugu, K., & Kato, M. 2012. Pollination biology of mycoheterotrophic orchid *Gastrodia elata*: Apomixis as insurance when insect-mediated pollination fails *The 5th EAFES International Congress / the 59th Annual Meeting of Ecological Society of Japan*.
- Suetsugu, K., & Kato, M. 2013. Plant that eats fungi imitates mushroom *The wild mushroom chase*.
- Suetsugu, K., & Fukushima S. 2013. Pollination biology of the endangered orchid *Cypripedium japonicum* in a fragmented forest of Japan. *Plant Spec. Biol.* doi: 10.1111/1442-1984.12016.
- Suetsugu, K., Nakama, M., Watanabe, T., Watanabe, H., Yamamoto, T., & Yokota, M. 2013. First record of the mycoheterotrophic plant *Gastrodia clausa* (Orchidaceae) from Okinawa Island, Ryukyu Islands, Japan. *Acta Phytotax. Geobot.* 64: 123-126.
- Suetsugu, K., & Tanaka, K. 2013a. Moths visiting the flowers of orchid *Platanthera japonica*. *Entomol. News* 123: 78-80.
- Suetsugu, K., & Tanaka, K. 2013b. Pollination of *Sedirea japonica* (Orchidaceae) by *Bombus diversus diversus* (Hymenoptera: Apidae). *Eur. J. Entomol.* 110: 545-548.
- Suetsugu, K., Takeuchi, Y., Futai, K., & Kato, M. 2012a. Host selectivity, haustorial anatomy and impact of the invasive parasite *Parentucellia viscosa* on floodplain vegetative communities in Japan. *Bot. J. Linn. Soc.* 170: 69-78.
- Suetsugu, K., Nakama, M., Watanabe, T., Watanabe, H., & Yokota, M. 2012b. The northernmost locality of *Gastrodia shimizuana* (Orchidaceae). *J. Jpn. Bot.* 87: 67-69.
- Suetsugu, K., & Ishida, K. 2011. New locality and fungal association of *Thismia abei* (Thismiaceae). *J. Phytogeogr. Taxon.* 59: 43-45.
- Suetsugu, K., Kawakita, A., & Kato, M. 2008. Host range and selectivity of the hemiparasitic plant *Thisium chinense* (Santalaceae). *Ann. Bot.* 102: 49-55.

- Takahashi, H., Nishio, E., & Hayashi, H. 1993. Pollination biology of the saprophytic species *Petrosavia sakurarii* (Makino) van Steenis in Central Japan. *J. Plant Res.* 106: 213-217.
- Taylor, D.L., Bruns, T.D., & Hodges, S.A. 2003a. Evidence for mycorrhizal races in a cheating orchid. *Proc. R. Soc. B.* 271: 35-43.
- Taylor, D.L., Bruns, T.D., Szaro, T.M., & Hodges, S.A. 2003b. Divergence in mycorrhizal specialization within *Hexalectris spicata* (Orchidaceae), a nonphotosynthetic desert orchid. *Am. J. Bot.* 90: 1168-1179.
- Tedersoo, L., Pellet, P., Kõljalg, U., & Selosse, M.A. 2007. Parallel evolutionary paths to mycoheterotrophy in understorey Ericaceae and Orchidaceae: Ecological evidence for mixotrophy in Pyroleae. *Oecologia* 151: 206-217.
- Tranchida-Lombardo, V., Roy, M., Bugot, E., Santoro, G., Püttsepp, Ü., Selosse, M.A., & Cozzolino, S. 2010. Spatial repartition and genetic relationship of green and albino individuals in mixed populations of *Cephalanthera* orchids. *Plant Biol.* 12: 659-667.
- Tremblay, R.L., Ackerman, J.D., Zimmerman, J.K., & Calvo, R.N. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: A spasmodic journey to diversification. *Biol. J. Linn. Soc.* 84: 1-54.
- Tsuji, K., & Kato, M. 2010. Odor-guided bee pollinators of two endangered winter/early spring blooming orchids, *Cymbidium kanran* and *Cymbidium goeringii*, in Japan. *Plant Spec. Biol.* 25: 249-253.
- Ushimaru, A., & Imamura, A. 2002. Large variation in flower size of the myco-heterotrophic plant, *Monotropastrum globosum*: Effect of floral display on female reproductive success. *Plant Spec. Biol.* 17: 147-153.
- Warming, E. 1901. Sur quelques Burmanniacées recueillies au Brésil ar le Dr. A. Glaziou. *Overs. Konegl. Danske Vidensk. Selsk. Forh. Meddlemers Arbeider* 6: 173-188.
- Waterman, R.J., Bidartondo, M.I., Stofberg, J., Combs, J.K., Gebauer, G., Savolainen, V., Barraclough, T.G., & Pauw, A. 2011. The effects of above- and belowground mutualisms on orchid speciation and coexistence. *Am. Nat.* 177: 54-68.
- Waterman, R.J., & Bidartondo, M.I. 2008. Deception above, deception below: linking pollination and mycorrhizal biology of orchids. *J. Exp. Bot.* 59: 1085-1096.
- Yagame, T., & Yamato, M. 2013. Mycoheterotrophic growth of *Cephalanthera falcata* (Orchidaceae) in tripartite symbioses with Thelephoraceae fungi and *Quercus serrata* (Fagaceae) in pot culture condition. *J. Plant Res.* 126: 215-222.
- Yukawa, T., Miyoshi, K., & Yokohama, J. 2002. Molecular phylogeny and character evolution of *Cymbidium* (Orchidaceae). *Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo* 28: 129-139.
- Zhang, D., & Saunders, R.M.K. 2000. Reproductive biology of a mycoheterotrophic species, *Burmannia wallichii* (Burmanniaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 132: 359-367.

Zhou, X., Lin, H., Fan, X.L., & Gao, J.Y. 2012. Autonomous self-pollination and insect visitation in a saprophytic orchid, *Epipogium roseum* (D.Don) Lindl. *Aust. J. Bot.* 60: 154-159.