

## 日本産イチヤクソウ属内で生じた段階的な葉の縮小進化

首藤光太郎（福島大学大学院共生システム理工学研究科）・

兼子伸吾・黒沢高秀（福島大学共生システム理工学類）

### 要 旨

イチヤクソウ属で生じた葉量の縮小進化の過程を明らかにすることを目的に、葉量に着目した形態調査と系統解析を行い、個体群内で葉を持たない開花株を持っている種があるか検討した。その結果、多くの種では種内に葉量の小さな開花株が見られなかったが、ジンヨウイチヤクソウとイチヤクソウの2種は、種内に葉量の小さな開花株が見られ、単系統群を形成していた。イチヤクソウ属では、(1) まず葉量が小さくても開花が可能となり、(2) 次にそのような株の頻度の増加するもしくは葉量が大きい個体が消失する、という段階を経て絶対的な菌従属栄養性が進化してきた可能性が示唆された。

### I. はじめに

植物の多くの種は、主に光合成によって炭素源を獲得する独立栄養植物である。しかし、サカネラン属（ラン科）やギンリョウソウ属（ツツジ科）などの一部の分類群は、炭素源を菌根菌に完全に依存する絶対菌従属栄養植物であることが知られている。このような絶対菌従属栄養植物は12科90属で確認され、分子系統解析の結果により、50回以上独立に進化してきたと考えられている（Merckx *et al.*, 2013; 遊川, 2014）。絶対菌従属栄養植物は、光合成を行いながら菌根菌にも炭素源を依存する部分的菌従属栄養植物から進化する場合が多いとされている（Selosse and Roy, 2009）。しかし、部分的菌従属栄養植物から絶対菌従属栄養植物への進化過程は、形質や生態のあまりの特殊化により、近縁種間での直接的な比較が難しく未解明な点が多い。

ツツジ科の多年草であるイチヤクソウ *Pyrola japonica* Klenze ex Alefeld は、一般的には緑葉をもつ部分的菌従属栄養を営むとされる（Matsuda *et al.*, 2012）。しかし、開花個体であってもほとんど葉を持たず、ほぼ絶対的な菌従属栄養を営むと思われる変種ヒトツバイチヤクソウ var. *subaphylla* (Maxim.) Andres が知られている（Takahashi, 1993）。種内分類群として扱う現在の

分類が適切かどうかはともかく、これらの分類群間には、繁殖器官などの形態に変異がほとんど見られない。このような近縁の分類群間における菌従属栄養性の分化は植物全体を見回してもほとんど知られておらず、部分的菌従属栄養段階から絶対菌従属栄養への進化の過程や構造を探るのに適した材料である。

筆者らのこれまでの研究により、イチヤクソウ *Pyrola japonica* Klenze ex Alefeld の平均的に大きな葉量を有する個体群においても、ほとんど葉を持たない開花株がすでに存在することが明らかになった。このことは、開花個体であってもほとんど葉を持たない個体群が、ほとんど葉を持たない開花株の頻度が増加するもしくは葉量の大きな株の頻度が減少する、という段階的な過程によって生じたことを示唆している（首藤ら、未発表）。本研究では、イチヤクソウ属で生じた葉量の縮小進化の過程を明らかにすることを目的に、現地調査による形態の計測を行い、イチヤクソウ以外の分類群において、個体群内に葉をほとんど持たない開花株を有する種があるかどうかを検討した。現地調査はまだ継続中であるが、本報告ではこれまでに得られた成果（首藤ら、未発表）について概説する。

## II. 調査方法

現地調査は、日本国内に普通に見られるイチヤクソウ属 5 種と、外群としてコイチヤクソウを対象とし、磐梯朝日国立公園地域内を中心とした 10 集団で行った。各個体群約 50 株について、花茎の有無、葉の枚数、葉身の長さ、葉身の幅を記録した。葉の長さ×幅の総和からシュートが持つ葉量を評価し、葉量を横軸にとり、種ごとにヒストグラムを描いた。

## III. 結果と考察

現地調査の結果、ジンヨウイチヤクソウ *Pyrola renifolia* Maxim. とすでに調査されたイチヤクソウの 2 種は、種内に葉量の小さな開花株が見られた。一方で、外群であるコイチヤクソウを含む残りの 5 種では、種内に葉量の小さな開花株が見られなかった (図 1)。葉量の小さな開花株が見られるジンヨウイチヤクソウは、調査した 8 分類群のなかでは、イチヤクソウにもっとも近縁な分類群である (Liu *et al.* 2010)。また、ジンヨウイチヤクソウやイチヤクソウと同一のクレード (Liu *et al.* 2010, Fig.1 Clade II) に属する海外の種である *P. chlorantha* Sw. は、稀に葉の無い株が見られることが知られている (Merckx *et al.*, 2013)。葉量の小さな開花株が見られるという特徴は、イチヤクソウ属内では、このクレードでのみ確認されている。

これまでの研究と本研究の結果から、イチヤクソウ属における絶対的な菌従属栄養性の進化では、(1) まずイチヤクソウとジンヨウイチヤクソウを含むクレードで葉量が小さくても開花が可能な株が生じ (図 1A クレード)、(2) さらにヒトツバイチヤクソウにおいては、そのような株の頻度が増加する、もしくは葉量の大きな株の頻度が減少する (図 1B クレード)、という段階があることが示唆された (以上、首藤ら、未発表)。

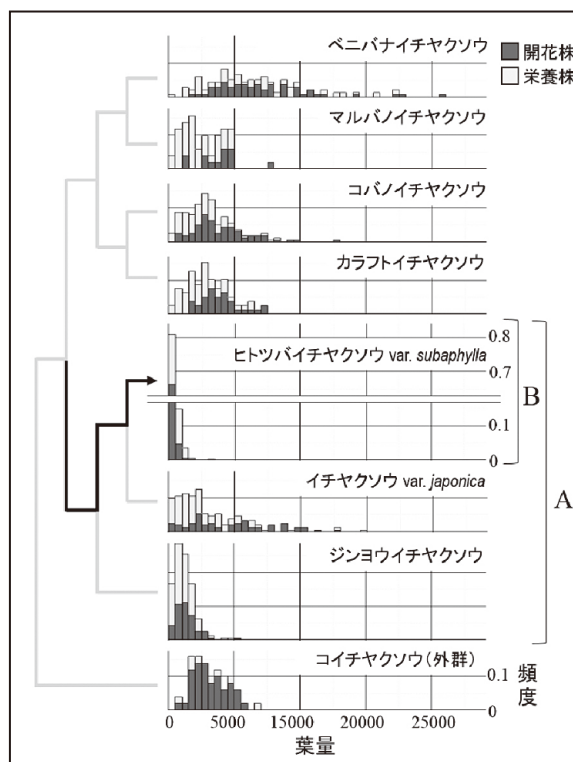


図 1. イチヤクソウ属 6 種 1 変種およびコイチヤクソウ属 1 種の葉量のヒストグラムと系統樹 (首藤ら、未発表)

系統樹のトポロジーは Liu *et al.* (2010)、イチヤクソウ *Pyrola japonica* の 2 変種の葉量は首藤らの未発表データに従った。図中 A のクレードで葉量が小さい開花株を持つ進化が生じ、図中 B のクレードで葉量の大きい株が消える進化が生じた。

## 謝辞

福島大学共生システム理工学類の塘忠顕教授には、長野県内での調査に際し、様々なご配慮を頂きました。植物研究会の沢和浩氏には、調査地のご案内を頂きました。福島大学共生システム理工学類の青柳彩香氏、山口昌子氏には、調査を手伝って頂きました。感謝申し上げます。

本研究の一部は、平成 26 年度「磐梯朝日国立公園の人間-自然環境系 (生物多様性の保全) に関する研究」プロジェクト [プロポーザル II 大学院生研究] の助成を受けて行った。

## 引用文献

- Liu, Z. W., Zhou, J., Liu, E. D., and Peng, H. (2010) A molecular phylogeny and a new classification of *Pyrola* (Pyroleae, Ericaceae). *Taxon*, 59(6),

1690-1700.

Matsuda, Y., Shimizu, S., Mori, M., Ito, S., and Selosse, M. A. (2012) Seasonal and environmental changes of mycorrhizal associations and heterotrophy levels in mixotrophic *Pyrola japonica* (Ericaceae) growing under different light environments. *Am. J. Bot.*, 99(7), 1177-1188.

Merckx, V. S. F. T., Freudenstein, J. V., Kissling, J., Christenhusz, M. J. M., Stotler, R. E., Crandall-Stotler, B., Wickett, N., Rudall, P. J., Maas-van de Kamer, H., and Maas, P. J. M. (2013). Taxonomy and Classification. Merckx, V. S. F. T. ed., *Mycoheterotrophy The Biology of Plants Living on Fungi*, 19-101. Springer.

Selosse, M. A. and Roy, M. L. (2009) Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trends Plant Sci.*, 14(2), 64-70.

Takahashi, H. (1993) Pyrolaceae. Iwatsuki, K., Yamazaki, T., Boufford, D.E. and Ohba, H. eds., *Flora of Japan*, IIIa, 64-70, Kodansha.

遊川知久 (2014) 菌従属栄養植物の系統と進化植物科学の最前線, *BSJ-Review*, 5, 85-92.