

食虫植物はどのような遺伝的变化によって進化したのか？

福島健児／長谷部光泰



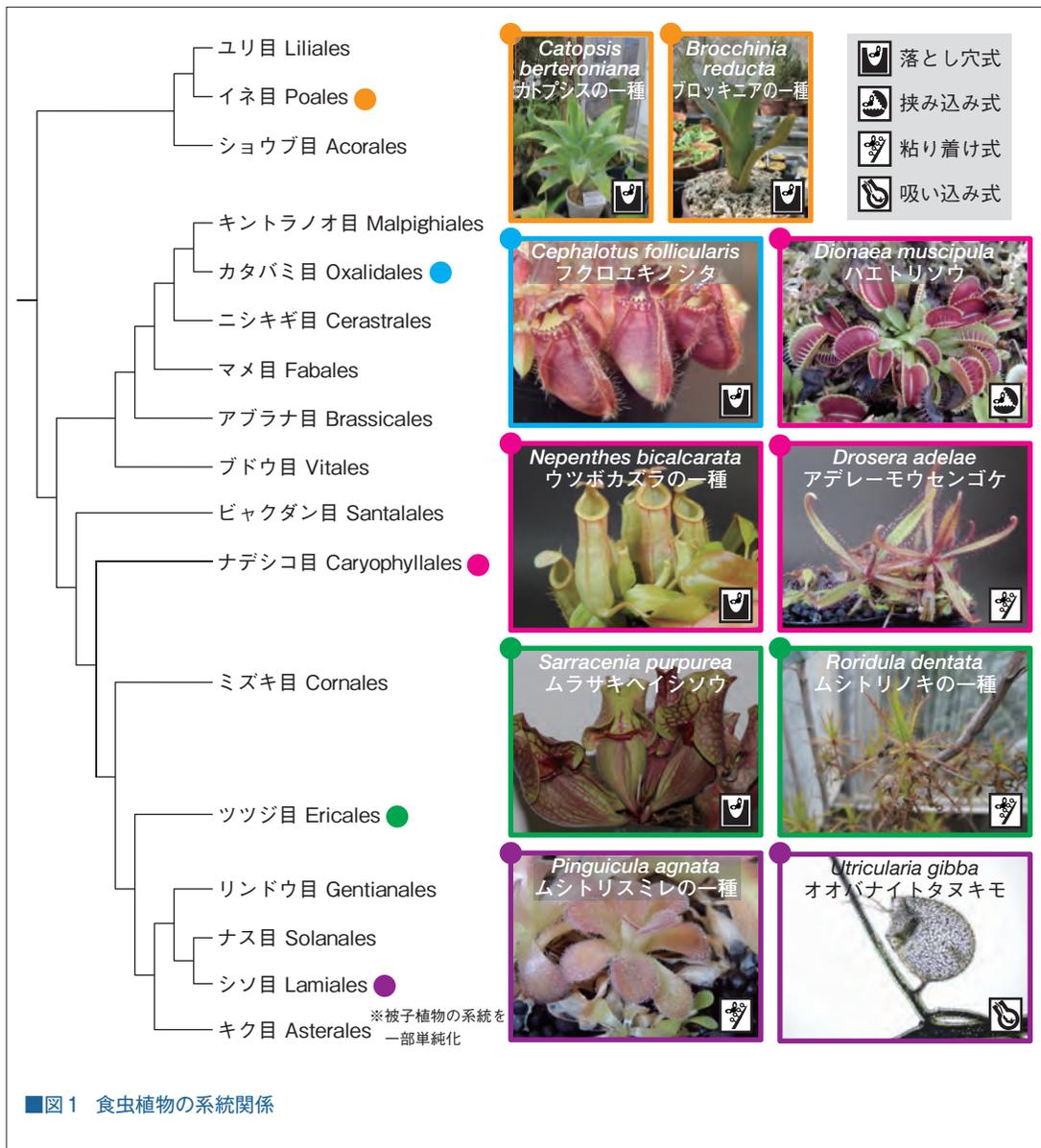
はじめに

食虫植物はその特異性ゆえ、発見以来多くの研究が行われてきた¹⁾。これまでに約700種が記載され、捕虫運動、消化吸収の生理学的機構の研究が進んでいる。しかし、どんな遺伝子がどのように変化することで、普通の植物から食虫植物へと進化してきたのかは皆目わかっていない。これは、近年まで非モデル生物におけるゲノム解読や遺伝子操作が困難だったためである。しかし、最近になって比較的安価かつ少ない労力でゲノム解読が可能となり、すでに食虫植物オオバナイトタヌキモのゲノムが公開された²⁾。さらに、本稿で紹介するフクロユキノシタのほかに、コモウセンゴケ、ゲンリセア属などのゲノムプロジェクトが進行している。さらに、食虫植物における遺伝子機能解析技術の整備が進み、食虫植物進化を担った遺伝子を特定できるようになりつつある。本稿では、食虫植物のどこに解決すべき問題点があるのか、そして、現在の技術でどこまで解決可能なのかについて検討してみたい。



食虫植物の適応

生物の生存には外部環境からの栄養獲得が必須であり、これは光合成による炭素固定が可能な植物においても同様である。陸生の被子植物の場合、窒素やリンなどの無機塩類は、主に根を通して土壤中から吸収している。しかし、それらの栄養素はどのような場所でも豊富であるとは限らない。無機塩類が不足した環境において、昆虫を主とした小動物を“食べる”ことにより、他の植物が生育しにくい貧栄養環境に生育することを可能にしたのが食虫植物である¹⁾。捕虫葉からの栄



養摂取により適応度が上がることを初めて検証したのは、チャールズ・ダーウィンの息子フランシス・ダーウィンである³⁾。彼は、粘り着け式食虫植物モウセンゴケ (*Drosera rotundifolia*) の捕虫葉に肉片を与え、植物体の大きさや種子の生産量が増加することを示した。



食虫植物の系統進化

現在までに記載されている食虫植物はすべて被子植物に属しており，系統解析の結果，イネ目，カタバミ目，ナデシコ目，ツツジ目，シソ目の5つの異なった目で独立に出現したことがわかってきた(図1)⁴⁾．このように別々の系統で似た形質が進化することを収斂進化^{しゅうれん}と呼び，鳥類とコウモリにおける飛翔能力の獲得や，サボテン科とトウダイグサ科における乾燥地適応など，生物全般に見られる一般的な現象である．共通の遺伝的変化が収斂進化を引き起こすこともあるため，今後，食虫植物進化において何らかの遺伝的共通性が見つかる可能性がある．

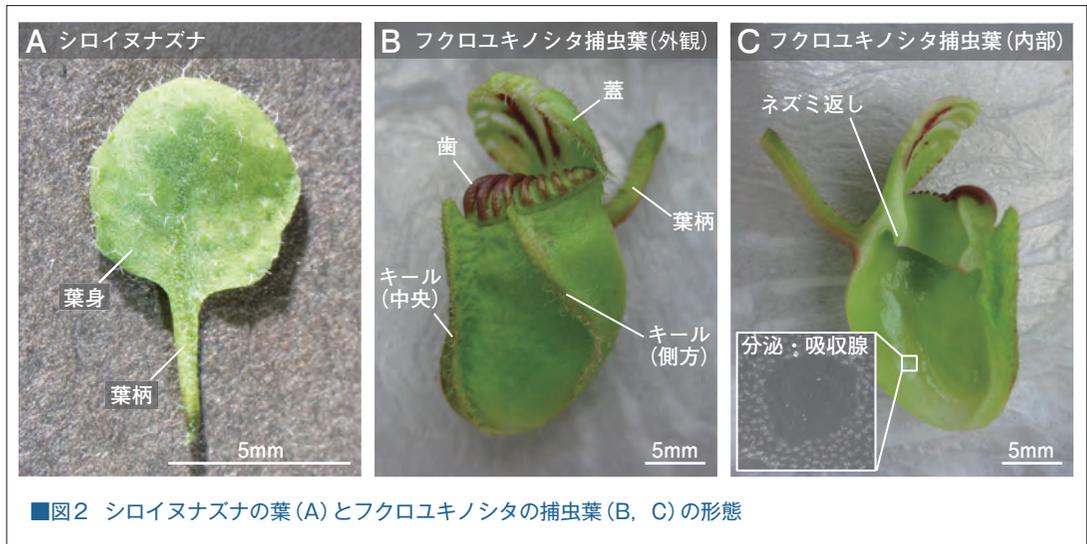


食虫植物の新奇形質

食虫植物は種ごとに様々な罠を張り，巧妙に獲物を捕らえる．モウセンゴケ属やムシトリスマレ属の粘り着け式，ウツボカズラ属，ヘイシソウ属，フクロユキノシタ属，ブロッキニア属，カトプシス属の落とし穴式，ハエトリソウの挟み込み式，タヌキモ属の吸い込み式，ゲンリセア属の誘い込み式など，罠の性状は多様である(図1)．捕虫様式は，獲物の①誘引，②捕獲，③消化，④吸収に大別できる¹⁾．そして，これらを可能にする形質が，食虫植物に至る系統で進化し，食虫性を構成している新奇形質群である．

1. 誘引

食虫植物が虫をおびき寄せる手段は主に，匂い，色，そして蜜である．例えば，ウツボカズラ属の袋型捕虫葉からは花香成分が揮発していることから，匂いで花に擬態している可能性が指摘されている．さらに，袋全体の赤い色付きや，袋の口元における高い紫外線反射によって視覚的に昆虫を誘引している．極めつけは蓋の裏側に配置された蜜腺であり，これにより口の真上までの確に獲物を誘引する．これらの形質



は花から流用された可能性が考えられるが、捕虫葉において獲物の誘引に機能している遺伝子はまだ特定されておらず、その起源と進化過程は明らかになっていない。

2. 捕獲

粘り着け式食虫植物の分泌液には、粘性を付与する多糖やトリテルペンが多量に含まれ、獲物を絡め取るのに役立っている。粘り着け式以外の食虫植物は、その捕虫葉形態や運動能力が獲物の捕獲に大きな役割を果たす。被子植物の葉は通常、光合成に適した扁平な形をしている(図2A)。その一方、落とし穴式食虫植物フクロユキノシタ(*Cephalotus follicularis*)に目を向けると、まず形が壺状で、口元にある歯、口元まで虫を誘導する突起(キール)、蓋、分泌腺、果てはネズミ返しまで備えている(図2B, C)。平らな葉から進化したはずであるが、いったいどこをどう変化させればこのような複雑な形態ができるのであろうか。

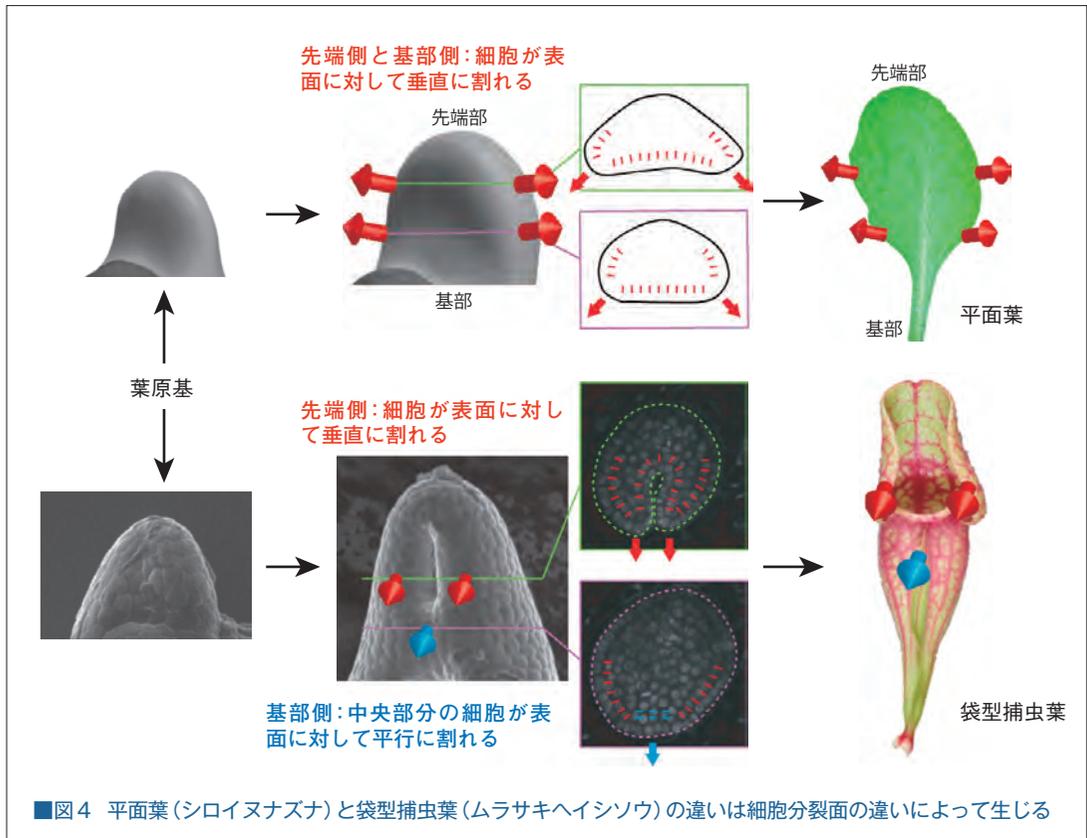
ムラサキヘイシソウ(*Sarracenia purpurea*)は北米に分布し、フクロユキノシタとは独立に進化した袋型の捕虫葉を形成する(図3)。ムラサキヘイシソウの捕虫葉はフクロユキノシタほど複雑ではなく、蓋や中央のキールはあるが、歯や側方のキールや内部のネズミ返しはない。このような袋形態がどのようにできるかはこれまでいくつかの仮説が



■ 図3 ムラサキヘイシソウの捕虫葉形態

左：茎頂側から撮影，中央：横から撮影，右：断面。

提唱されてきたが，最近，一部の組織で細胞分裂方向を変化させるだけで，複雑な捕虫葉が形成されるようになることがわかってきた⁵⁾。シロイヌナズナのような平面葉は葉原基の段階で表側と裏側が規定され，両者の境界領域が分裂活性を持つようになるため，葉は平面状に広がる(図4)。植物細胞は細胞壁で被われており動けないため，組織の伸長方向は細胞の分裂方向によって決まる。表側と裏側の境界部分の細胞が表面に対して垂直に分裂(垂層分裂)するため，葉原基は横に広がるように伸長する。一方，ムラサキヘイシソウでは，葉原基の先端側は平面葉と同じように垂層分裂するが，基部側の表側の細胞は表面に対して平行に分裂(並層分裂)していた。先端側と基部側の細胞分裂方向の違いは，それぞれの組織の伸長方向を変える。先端側では横に伸び，基部側では表側に出っ張るように伸びる。Tシャツを着たとき，胸をはってシャツを横方向に伸ばし，このとき，へそのあたりでシャツをつまみ，体から離す方向に引っ張ってやるとみぞおちのあたりに窪みができる。これと似たようなことが，ムラサキヘイシソウの捕虫葉形成で起こっていることがわかった。この研究は，平らな形の葉から袋状の葉への顕著な形の変化が，じつは，葉の特定の場所で細胞分裂の方向を変えるという細胞レベルでの変化の結果として引き起こされうることを示している。



3. 消化

動物の消化液のように、食虫植物の分泌液にも消化酵素が含まれている。消化酵素の研究は1870年ごろから進められ、これまでにアスパラギン酸プロテアーゼやリボヌクレアーゼなどの加水分解酵素が単離されている^{6), 7)}。このうち、いくつかの消化酵素は病害抵抗性タンパク質のホモログであり、祖先植物で生体防御に用いられていた遺伝子が獲物の消化に流用された可能性が高い。

獲物の捕獲に反応して、食虫植物が消化液の組成を能動的に変化させることも知られている。ウツボカズラ属の袋型捕虫葉は、獲物が捕獲されると消化液のpHを3程度まで下げることから、酸性環境が消化を促進する可能性が指摘されている。消化液の酸性化に関与する遺伝子の候補として、分泌腺で高発現する細胞膜プロトンポンプが単離されているが、実際の機能は未知である⁸⁾。

4. 吸収

消化液によって分解された獲物は、吸収腺から取り込まれる。吸収腺ではアンモニウムトランスポーターなどの輸送体が働いており、低分子化した養分を細胞内に輸送している⁹⁾。吸収腺はエンドサイトーシス*¹を起こすことが可能であるため、消化されていない高分子化合物であっても細胞内に取り込むことができる¹⁰⁾。吸収された養分は捕虫葉から運び出され、植物体の成長や種子生産を助ける。

* 1

エンドサイトーシス：細胞が外界の物質を細胞内に取り込む機構の1つ。細胞膜の一部が陥入してエンドソームと呼ばれる小胞を形成し、細胞外の物質をこの小胞内に包み込んだ形で細胞内に輸送する。



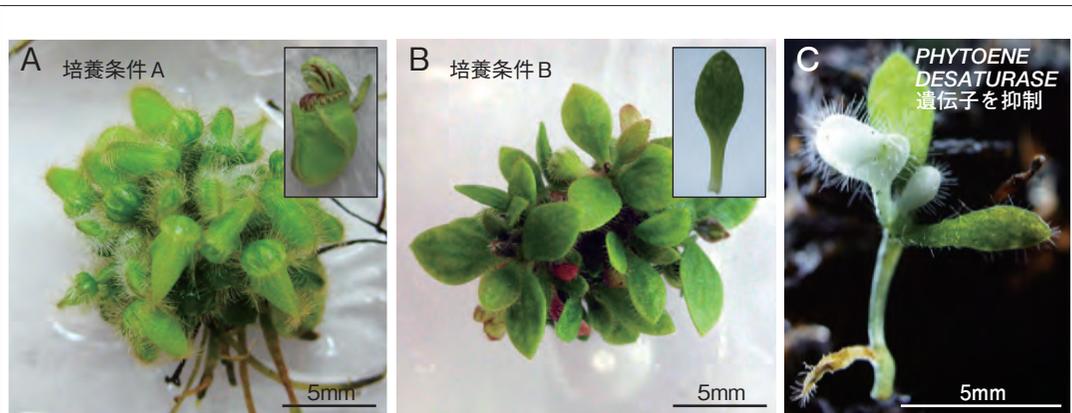
食虫植物進化の鍵を握るフクロユキノシタ

上述の通り、食虫植物の捕虫葉は非食虫植物の普通葉にはない特徴を多数備えている。捕虫葉がいかにして進化してきたのか、その謎を研究するうえでよい材料となるのが、オーストラリア南西部にのみ分布する一科一属一種の食虫植物フクロユキノシタである。本種は、光合成に適した扁平な葉（普通葉）と捕虫に特化した壺型の葉（捕虫葉）を個体内で作り分け、条件によってはそれらの中間形の葉が生じる。筆者らは、培養条件の操作によって葉の二型性が制御可能であること（図5A, B）、ウイルス誘導性遺伝子抑制法による遺伝子の機能解析が可能であること（図5C）を明らかにした（未発表）。任意の遺伝子を抑制して双方の葉に異常が生じるかを調べれば、普通葉と捕虫葉の間で違った働きを持つ遺伝子を特定でき、それが捕虫葉の進化過程を推定するうえでの足掛かりになると考えている。現在、捕虫葉原基で発現している転写因子の機能抑制スクリーニングによって、捕虫葉形成に関わる遺伝子を探索している。



フクロユキノシタのゲノム解読

捕虫葉で発現している遺伝子を網羅的に解析するには、ゲノム情報が必須である。しかし、フクロユキノシタのゲノムサイズは2Gb（ヒトの2/3）であり、その大きさのため全配列決定は容易ではない。そ



■ 図5 培養条件の違いによるフクロウキノシタの葉の発生運命制御 (A, B) および *PHYTOENE DESATURASE* 遺伝子の抑制によって光退色 (白化) した個体 (C)

栄養繁殖させたフクロウキノシタの茎葉を摘み取り、無菌培地に植えて育てると、培養条件によって捕虫葉のみ (A) もしくは普通葉のみ (B) を作る。この培養法と遺伝子抑制法 (C) を組み合わせることで、葉発生を制御する遺伝子の解析が可能となる。

ここで筆者らは、新学術領域研究『複合適応形質進化の遺伝子基盤解明』方法開発班および Beijing Genomics Institute と共同で、Illumina シークエンサーのショートリード配列と PacBio シークエンサーのロングリード配列を組み合わせたゲノムアセンブリを試みた (図6)。ジャイアントパンダのゲノム解読で実証されたように¹¹⁾、様々な挿入サイズの Illumina ペアエンド^{*2} およびメイトペアシークエンシング^{*3} を行い、ゲノムサイズのおよそ×100にあたる 200Gb のデータを得て、*de novo* アセンブリ^{*4} を行った。さらに、ギャップファイリングに際して総計 17Gb の PacBio リードを得た。PacBio シークエンサーの利点は平均 2kb 以上の長いリードが得られることであるが、85% という低い精度が問題となる。この点を克服するために、共同研究者である東京大学の今井飛将氏、笠原雅弘博士が開発した PacBio 用エラー補正プログラム Sprai を用いた。エラー補正後の PacBio リードでギャップファイリングを行った結果、Contig N50 が 99.5kb となり、遺伝子モデルを構築するのに十分な質の参照ゲノム配列を得ることができた (未発表)。

* 2

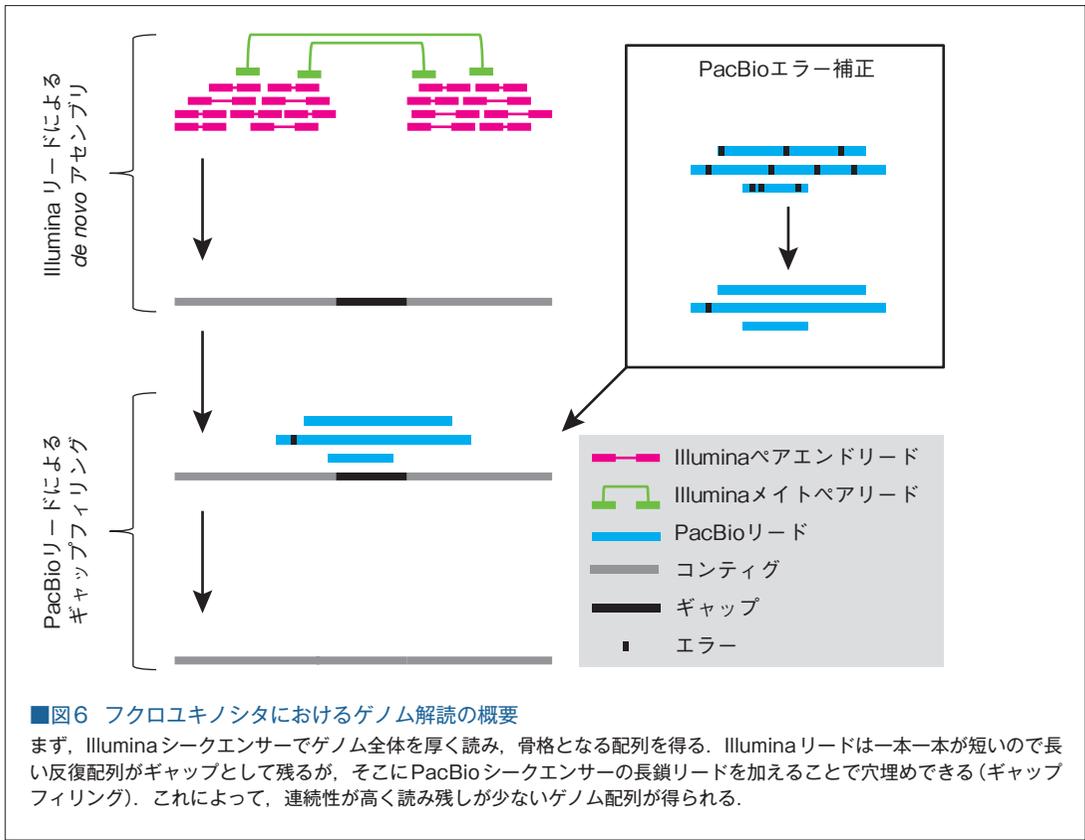
ペアエンドシークエンシング: 1kb 以下程度の短い DNA 断片の両端から配列を決定する方法。断片長がわかっているため、反復配列などの領域を含むアライメントに有効である。

* 3

メイトペアシークエンシング (長挿入断片ペアエンドシークエンシング): 5 ~ 40kb 程度の長い DNA 断片の両端から配列を決定する方法。ペアエンドシークエンシングと組み合わせることで、より長い領域のアセンブリが可能となる。

* 4

de novo アセンブリ: 決定した配列をアセンブルして新規ゲノム配列を明らかにすること。



おわりに

本稿では、食虫植物の進化研究の概要と今後の展開について概説した。フクロユキノシタについてはゲノム解読がほぼ終了し、遺伝子機能解析も可能となったため、今後、食虫植物進化の謎を解くモデルとなり得るだろう。一方、フクロユキノシタだけでは解決できない問題もある。上記で触れたこと以外にも、ハエトリソウの速い閉合運動、モウセンゴケ属のゆっくりとした屈曲運動、子葉に茎頂分裂組織^{*5}が形成され植物体をつくるホザキミミカキグサの発生など、通常の植物では考えられない現象が未解明のまま残されている。

さらに、食虫植物が進化するには、誘引、捕獲、消化、吸収の4形質が揃う必要がある。誘引形質はのちに進化するとしても、捕獲、消化、

* 5

茎頂分裂組織：植物の茎の先端にある、幹細胞を含む組織。幹細胞周辺の細胞は細胞分裂を繰り返し、植物体地上部の生長を担う。

吸収はすべて揃わないと適応的ではない。例えば、虫を捕らえることは可能だが消化吸収できない袋型の葉は、光合成効率に劣る点で普通葉よりも不適応となる。このように、複数段階の進化が組み合わさって初めて適応的となる形質を、複合適応形質と呼ぶ。従来の理論は段階的な進化を仮定するので、複合適応形質の進化をうまく説明できず、進化学上の大きな謎となっている。食虫植物の研究は、このような進化学全般に関わるような大問題解決にもつながることが期待できるのである。

文献

- 1) Juniper BE, et al: The Carnivorous Plants (Academic Press) : 1989
- 2) Ibarra-Laclette E, et al: Nature (2013) 498: 94-98
- 3) Darwin F: Botany (1878) 17: 17-31
- 4) Albert VA, et al: Science (1992) 257: 1491-1495
- 5) Fukushima K, et al: Nat Commun (2015) 6: 6450
- 6) Athauda SB, et al: Biochem J (2004) 381: 295-306
- 7) Okabe T, et al: FEBS Lett (2005) 579: 5729-5733
- 8) An CI, et al: Planta (2001) 212: 547-555
- 9) Scherzer S, et al: Curr Biol (2013) 23: 1649-1657
- 10) Adlassnig W, et al: Plant J (2012) 71: 303-313
- 11) Li R, et al: Nature (2010) 463: 311-317



PROFILE

福島健児 Kenji Fukushima

● コロラド大学 / 日本学術振興会海外特別研究員

● E-mail : fukushima.kenji@ucdenver.edu

2015年総合研究大学院大学生命科学研究科基礎生物学専攻5年一貫博士課程修了。現在、米国コロラド大学David D. Pollock研究室にて学振海外特別研究員として収斂進化の研究を推進している。

長谷部光泰 Mitsuyasu Hasebe

● 基礎生物学研究所 / 総合研究大学院大学 生命科学 基礎生物学 教授

● E-mail : mhasebe@nibb.ac.jp

1991年東京大学大学院理学系研究科中退。東京大学理学部附属植物園助手、学振海外特別研究員（米国パーデュー大学）、岡崎国立共同研究機構基礎生物学研究所助教授を経て2000年より教授。複合適応形質進化や植物の幹細胞化の研究とともに、発生学と形態学と進化学の問題点を包含した植物図鑑作りを模索している (<http://www.nibb.ac.jp/plantdic/blog>)。