



# 食虫植物の適応進化

## —— 小動物からの栄養で貧栄養地で生育

長谷部 光泰 Mitsuyasu Hasebe

自然科学研究機構・基礎生物学研究所 教授

食虫植物はなぜ小動物を食べるのだろうか。他の植物よりも強くなって、地球上を席卷しているわけではない。小動物から栄養を捕ることで、普通の植物には光合成が困難で生育できないような貧栄養地にだけ生育しているのである。食虫植物の定義、捕虫葉の進化についての最新の理解を紹介し、食虫植物が、食虫性のコストとベネフィットをどうやりくりして進化してきたのかを考察する。

### 1 はじめに

夏になるとホームセンターなどでモウセンゴケ(コケ植物ではなくナデシコ科やタデ科と同じナデシコ目)、サラセニア、そして、やや大きめの蔓になるウツボカズラなどを見かけることがある。葉に生えた毛からねばねばした液を出したり、袋を付れたり、普通の植物とは異なっている。これらは食虫植物と総称されている。その性質ゆえ、ダーウィンをしてmost wonderful plants in the worldといわしめた。彼は食虫植物が実際に小動物を消化すること、消化物が吸収され成長に貢献することを明らかにし、「Insectivorous

plants」<sup>1)</sup>という本を発表した。その後、多くの研究がおこなわれ、従来の常識を再検討すべき点も出てきた。本稿では、(1) 食虫植物の定義、(2) 捕虫葉形態の進化、(3) 食虫植物がどう進化したか、について総説する。(3)では、本特集に関連して、食虫植物は光合成を捨ててはいないが、小動物などから栄養を捕るというメカニズムを進化させることで光合成をしにくい環境へ進出できた可能性について議論する。



### 2 食虫植物の定義

「食虫植物」は、(1) 死んだ小動物から

図1 尾瀬ヶ原に自生するナガバモウセンゴケ  
食虫植物は日当たりの良い湿地に生えることが多い。手前の葉が虫を捕らえている。

#### 【関連する領域】

組織：食虫植物研究会(民間団体)、食虫植物愛好会(民間団体)、International Carnivorous Plant Society(民間団体)、各地の植物園

業界：園芸、生薬、環境

学科：生物

学問：環境工学、機械工学、生物学、農学、動物学、植物学、環境学、薬学

情報源：PubMed (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed?cmd=search>)  
で carnivorous plants または insectivorous plants で検索

栄養を吸収する、(2) 積極的な誘因、捕獲、消化の少なくとも一つに投資している、と定義されることが多い(たとえば Givnish *et al.* 1984<sup>2)</sup>)。そして、5目の被子植物で少なくとも6回独立に食虫性が進化したと考えられてきた(図2)<sup>3)</sup>。しかし、従来これらの基準に合うと考えられてきた食虫植物の中に、よく調べるとそうではないものが出てきた。さらにほとんどすべての非食虫植物はこれらの基準の一部を満たしている可能性があること、あるいは、従来食虫植物とされてきた種ほどではないが弱いながらすべての基準を満たしているものもあることがわかってきた。

従来食虫植物として扱われてきたが、Givnish *et al.* (1984) の基準を満たさないことがわかった例を見てみよう(個々の文献は Pavlovic and Saganova 2015 参照<sup>4)</sup>)。

ムシトリスミレ属の種は昆虫を誘因しているという実証例がなく、また、サラセニア科のダーリングトニアの捕虫葉には消化酵素が検出できず共生する小動物や細菌による分解産物を吸収しているという報告がある。さらに、東南アジアに分布するアンブラリアウツボカズラは小動物ではなく、主に捕虫葉に入った落ち葉から栄養分を吸収している(図3a)。一方で、これまで非食虫植物とされてきた種でも、熱帯の林床に生える種には葉腋に溜まった落ち葉を栄養にしている可能性のある種が知られている(図3b)。また、ヒメムシトリスミレ(図3c)の捕虫葉にマツの仲間の花粉を載せると成長が良くなったことから、花粉や孢子から栄養を得ているものもあるのではないかと考えられている。たとえば、シザンドラモウセンゴケは長さ10 cmほどの大きな捕虫葉を形成するが自生地ではほとんど捕虫していないので、小動物以外で、肉眼で見えない花粉や孢子を栄養としているのかもしれない(図3d)。

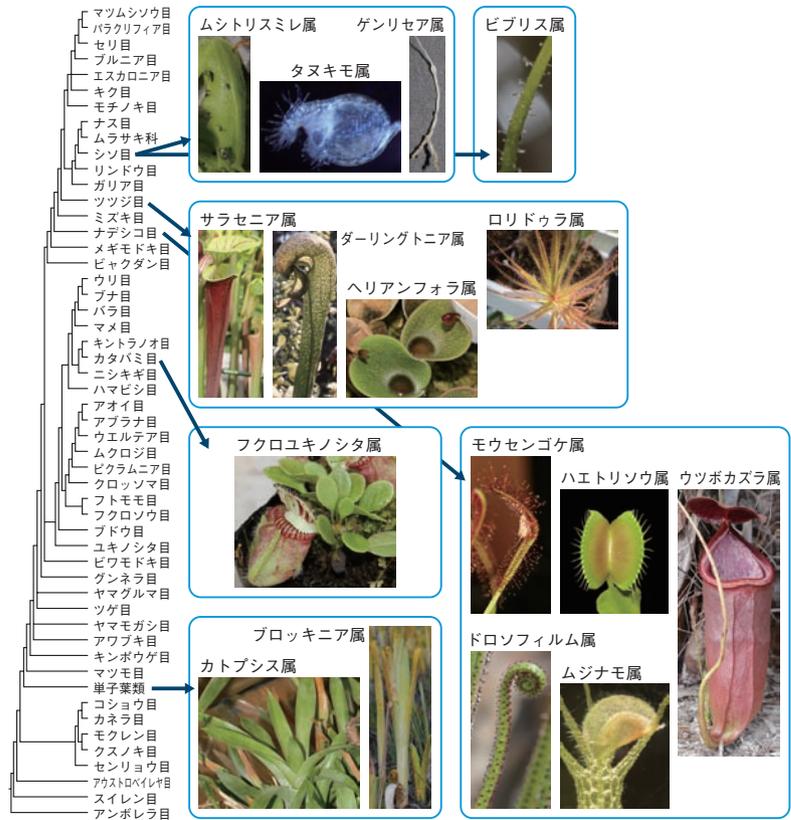


図2 代表的な食虫植物と被子植物の目(科の上位の分類群)の系統樹

代表的な食虫植物は五つの目で独立に進化した。シン目ではビブリス属とその他の属がそれぞれ独立に食虫化した可能性が高い。



図3 動物の死骸以外から栄養を取る食虫植物

(a) アンブラリアウツボカズラ *Nepenthes ampullaria*, (b) 葉腋に溜まった落ち葉から栄養を取っている可能性のあるトウダイグサ科の *Agrostistachys longifolia* で右下は葉腋部分の拡大図, (c) ヒメムシトリスミレ *Pinguicula lusitanica*, (d) 自生のシザンドラモウセンゴケ *Drosera schizandra* だが全く虫を捕らえていない, (e) シピンウツボカズラ *N. lowii*, (f) ラヤウツボカズラ *N. rajah*, (g) ヘンズレヤウツボカズラ *N. hemsleyana*, (h) ロリドゥラ属の *Roridula gorgonias*, (i) 苞の粘液を出す毛に虫を捕らえたミソハギ科の *Cuphea sp.*

さらに、シビンウツボカズラはツバイの糞 (図3e)、ラヤウツボカズラはツバイやネズミの糞 (図3f)、そして、ヘンズレヤノウツボカズラはコウモリの糞から栄養を得ていることが報告されている (図3g)。また、南アフリカに自生するロドリウラ属 (図3h) は葉の繊毛から粘液を分泌して小動物を捕獲するが、自分では消化できず、共生しているカメムシの仲間が獲物を食べ、その糞から栄養を得ていると考えられている。食虫植物とされてこなかったパイナップル科の *Bromelia balansae* やホシクサ科の *Papalanthus bromelioides* は、葉の腋にクモが糞をすることが観察されており、これらがロドリウラ属の種のようにクモの糞から栄養をとっている可能性がある。

一方、食虫植物の消化酵素は、消化液に含まれるタンパク質の網羅的解析などから非食虫植物が病原細菌や病原

菌から自らを守るために用いている酵素であることがわかってきた<sup>5)6)</sup>。したがって、これまで食虫植物とは扱われてこなかった種の中にも食虫植物としての基準を満たすものがあると推定されている。特に、粘液を分泌する分泌毛にはしばしば虫が捕らえられており (図3i)、植物病原体防御タンパク質が消化酵素として機能しているかもしれない。また、分泌毛には色があり匂いを出すものも多く、栄養分を吸収できる非食虫植物の分泌毛も報告されていることなどから、これまで非食虫植物とされてきた種の中にも食虫植物の基準を満たすもの、あるいは、食虫植物の基準を一部満たす中間的なものが多くあるのではないかと考えられるようになってきた<sup>7)</sup>。

このように、これまでの研究から、Givnish *et al.* (1984) の定義による「食虫植物」と「非食虫植物」の間にはい

ろいろな中間型があることがわかってきたので、「食虫植物」という用語を使うときは、どの範囲の植物を指すのかに気をつける必要がある。

### 3 捕虫葉形態の進化

一方で、「いくつかの典型的な食虫植物」が持つ捕虫葉は、非食虫植物が持つ平面葉との間に中間型がなく、どのように進化してきたのかが大きな謎として残されている。動く触毛を持つモウセンゴケ属の捕虫葉、2回の刺激を与えると閉じるハエトリソウの捕虫葉、壺状のサラセニア科、ウツボカズラ属、フクロユキノシタ属、タヌキモ科のタヌキモ属とゲンリセア属の捕虫葉は、どれも非食虫植物との間に中間型が見られない形態である。しかも、壺状の捕虫葉を持つ四つのグループは平面葉から、それぞれ独立に複数回進化してきた可能性が極めて高い (図2)。食虫植物に限らず、他の植物、あるいは動物や菌類においても、中間型がなく、特定の分類群のみが持っている形態がしばしば見られる。また、仮に中間的な形態を想像すると、祖先の形態、あるいは、進化して新しくできた形態と較べて適応度 (どれだけ子孫を残せるかの指標) が低そうな場合が多い。適応度の低い個体は自然選択によって生き残ることができないので、不完全な形態を持った中間型は存在しえない (図4a)。となると、中間型なくしてどうやって新奇形態が生まれたのだろうか。捕虫葉形態の進化は、進化学全体における、新奇形態がどのように進化するかという大問題につながっているのである。

これまでの研究から、中間型を通さなくても、形態は大きく変化しうる可能性があることがわかってきた。その

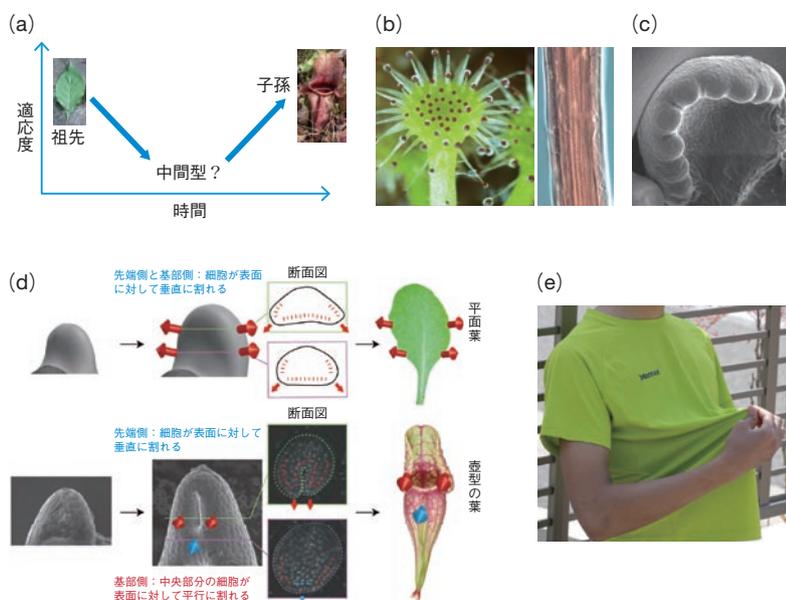


図4 捕虫葉形態の進化

(a) 新奇形態進化の模式図。(b) コモウセンゴケの葉 (左: 上田千晴撮影) と触毛の拡大写真 (右)。拡大写真の中央の星印の部分に縦に環状の肥厚のある道管が通っている。(c) コモウセンゴケの触毛は葉の縁から内側に形成されるが、一番辺縁側の触毛が形成されつつある時期の走査電子顕微鏡写真 (上田千晴撮影)。写真の左上が葉の先端方向。(d) 平面葉と壺型葉の形成過程 (福島健児作製)。上段がシロイヌナズナ (アブラナ科) の平面葉、下段がムラサキヘイソウ (サラセニア科) の壺型葉。赤矢印は表面に垂直な細胞分裂 (中央の図の断面図中の赤線) によって組織が伸びる方向、青矢印は表面に平行な細胞分裂 (中央の断面図中の青線) によって組織が伸びる方向を示す。(e) 壺型葉のでき方の実演。矢印の部分がへこむ。

仕組みとしては、(1) 祖先で用いられていた発生システムを祖先とは違った目的や場所で用いる、(2) 細胞レベルでの小さな変化が回り回って大きな形態変化を引き起こす、などが考えられている。たとえば、モウセンゴケ属の触毛は前者の例かもしれない。

一見すると、モウセンゴケ属の触毛は普通の植物の毛から進化したようにも見えるが、詳細に観察すると違いがあることがわかる。毛の中に通導組織が通っていて水分を輸送できるようになっており(図4b)、このような毛はほかに例がない。また、毛の発生過程は、葉の辺縁の数十細胞からなる隆起ができ、他の被子植物の複葉形成にも似ている(図4c)。モウセンゴケ属の毛を形成する遺伝子ネットワークが明らかになれば、それが「毛」と「複葉」のどちらに似ているかがわかるだろう。

一方、サラセニア属の捕虫葉形成においては、細胞レベルでの変化が大きな形態変化を引き起こしているらしいことがわかった<sup>8)</sup>。平らな葉では、葉の表面に対して垂直に細胞分裂(垂層分裂)がおこり、葉は腕を横に伸ばすように広がる(図4d)。サラセニアの葉では、先端側は平らな葉と同じように表面に対して垂直に細胞分裂がおきるが、基部側では、葉の表面と平行に細胞分裂を起こし、中央部分がでっばってくるのがわかった。そして、先端側での腕を横に伸ばすような成長と、基部側での出っ張りの成長が相まって、袋の形がつくられている。たとえるなら、Tシャツを着て、肩をはりTシャツ上部を両側にひっぱると同時に、みぞおちのあたりを上側に引っ張ると、みぞおちのあたりに窪みができるのと同じ仕組みである(図4e)。さらに、この細胞分裂の様式をコンピュータ上でシミュレーションすると、袋型の葉の構造を再現できた。このことから、

袋型の葉は、平面葉の発生プログラムにおいて、特定の場所での細胞の分裂方向を変えることによって進化したと推定できる。一方、袋型の捕虫葉を形成する他の食虫植物の捕虫葉も、細胞分裂面を変えることによって進化した可能性があるが、外部形態がかなり異なるので、その様式は異なっている可能性が高い。

#### 4 食虫植物はどう進化したか

さて、食虫植物は小動物を捕獲し栄養を得ているが、どのような栄養なのだろうか。すべての食虫植物は自ら光合成をおこなっている。また、従来、いくつかの食虫植物で炭素が吸収されているという報告があるが、炭水化物ではなく窒素を含むアミノ酸であり、炭素の吸収よりも窒素の吸収が大事なのではないかと指摘されている<sup>4)</sup>。さらに暗所で餌を与えても成長が促進されない<sup>9)</sup>ので、食虫植物の生育には光合成が必須である。これらのことから、食虫植物は従属栄養性ではなく自ら光合成で栄養を得ているのである。そして、小動物から窒素、リン、カリなどの無機物を得て光合成量を増やしていると考えられている。実際に捕虫葉に窒素やリンを加えることで光合成量、クロロフィル合成量が増えたという報告や、虫を与えることで種子生産量が増えるという報告もある<sup>4)</sup>。食虫植物は貧栄養で他の植物が生えていないような場所に生えていることが多い(図5)。貧栄養な土地では、普通の植物は栄養分の不足から生育に十分な光合成をできないが、栄養分を昆虫から得られる食虫植物は生育に必要な光合成をおこなえると考えられている。つまり、光合成量が増えることが食虫性進化のベネフィット(利潤)である。

一方で、栄養分が多く、非食虫植物が生えている場所に食虫植物を見ることがまずない。これは、栄養が十分にある場所では、栄養分が光合成の律速にはなっておらず、食虫性を維持するコスト(投資)をかけても、得られるベネフィットが少ないからだと考えられる。では何がコストなのだろうか。消化液中の多糖やタンパク質、捕虫葉を動かすための活動電位を作る能動的イオン輸送、運動のための水輸送のエネルギー、昆虫からの光合成阻害物への対応などがコストとして考えられている。一方、捕虫葉については、用いる炭素量が平面葉と変わらないのでコストに違いはないだろうと考えられてきた。しかし、発生過程が平面葉と異なっていることから、発生に必要なエネルギー量は平面葉よりも多く必要とするかもしれない。家を建てるのに同じ量の木材を使っても、細かい細工をするのと余分な費用がかかるのと同じである。さらに、食虫植物は小動物が来たときにより多くの消化酵素を分泌するように、小動物を捉えたことを、電気信号からジャスモン酸シグナル系へと伝達し、消化液の分泌を促進する仕組みを持っていることもわかってきた。この経路は病原菌への応答系と同じで、消化酵素が病害応答性遺伝子と同じことから、防御反応に用いていた経路を消化酵素分泌にも用いたようである。この仕組みは常時、消化酵素を出していなくて良いので、結果として、コスト削減になる。

土壌の栄養は場所によってさまざまである。したがって、多くの被子植物はやや貧栄養な土地ではコストよりもベネフィットが大きくなる程度に単純な食虫性を持っていると考えられる。しかし、モウセンゴケやサラセニアの捕虫葉のように、突然変異によって食虫性に大きな変化がおこったとすると、もともと

生えていた場所では食虫性のコストのため、他種との競争に負けてしまう。一方で、他の種類が進出できなかった貧栄養な土地に生育できるようになる。

食虫植物の光合成量を調べると、たとえ餌を与えても、非食虫植物の20から50%しかないことがわかってきた<sup>10)</sup>。これは、貧栄養地には競争相手がほとんどいないため(図5) 光合成効率を最大化する必要がないことから、光合成関連遺伝子に有害突然変異がたまってしまった結果なのかもしれない。実際に、食虫植物は葉緑体ゲノム上の遺伝子の塩基座位あたりの突然変異率が非食虫植物よりも高いものが多い。また、根が貧弱な種が多いのも、栄養分を根から吸収することをあきらめ、主に水を吸収することだけに特化してしまっただけのためなのかもしれない。

## 5 今後の研究

タヌキモ科のオオバナタヌキモのゲノムが解読され<sup>11)</sup>、我々の研究室でもタヌキモ科とは独立に捕虫葉を進化させたフクロユキノシタ科のフクロユキノシタとモウセンゴケ属のコモウセンゴケのゲノム解読が終了した。今後は、全遺伝子レベルで食虫植物の進化について研究をおこなうことができるようになる。これまで多くの研究がおこなわれてきたが、発生過程、とりわけ、発生遺伝子に関する研究はほとんどおこなわれておらず、奇妙な形がどのような発生システムの変化によって進化したのかが今後の研究で明らかにできると思われる。また、食虫性のベネフィットとして、肉眼で見えるレベルでの小動物が研究対象になってきたが、先述したシザンドラモウセンゴケ(図3d)のように小動物を捕獲していないが貧栄養地に生育している食虫植物



図5 食虫植物の自生地

(a) ガイアナにおけるモウセンゴケの仲間の自生地、(b) スペインにおけるドロソフィルムの自生地、(c) マレーシアにおけるウツボカズラの仲間の自生地

が多くある。これらがどのような仕組みで栄養を得ているのかが明らかになると、粘液などを分泌する非食虫植物の栄養摂取との関連でも、新しい問題提起となるかもしれない。そして、栄養分の吸収の分子機構についてはほとんどタンパク質やその進化が研究されておらず、今後の課題であるとともに、葉面からの栄養分の吸収は他の植物での研究にも広がっていく一般性のある問題だと思う。

### [文献]

- 1) Darwin, C. *Insectivorous plants*. (Appleton and Company, 1875).

- 2) Givnish, T. J., Burkhardt, E. L., Happel, R. E. & Weintraub, J. D. *Am. Nat.* **124**, 479–497 (1984).
- 3) Ellison, A. M. & Gotelli, N. J. *J. Exp. Bot.* **19**, 19–42 (2009).
- 4) Pavlovic, A. & Saganova, M. *Ann. Bot.* **115**, 1075–1092 (2015).
- 5) Schulze, W. X. et al. *Mol. Cell. Proteomics* **11**, 1306–1319 (2012).
- 6) Hatano, N. & Hamada, T. *J. Proteomics* **75**, 4844–4852 (2012).
- 7) Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Sanders, D. & Fay, M. F. *Bot. J. Linn. Soc.* **161**, 329–356 (2009).
- 8) Fukushima, K. *et al. Nat. Commun.* **6**, 6450 (2015).
- 9) Chandler, G. E. & Anderson, J. W. *New Phytol.* **76**, 129–141 (1976).
- 10) Ellison, A. M. *Plant Bol.* **8**, 740–747 (2006).
- 11) Ibarra-Laclette, E. *et al. Nature* **498**, 94–98 (2013).



### 長谷部 光泰 Mitsuyasu Hasebe

自然科学研究機構・基礎生物学研究所 教授

略 歴：1987年、東京大学理学部卒業。1991年、東京大学大学院理学系研究科中退。1991年、東京大学理学部附属植物園助手。1992年、博士(理学)。1993年、日本学術振興会海外特別研究員(米国ハーバード大学)。1996年、現所属助教授を経て、2000年より現職。

専 門：進化学  
受賞歴：日本学士院学術奨励賞(2005)、日本植物学会学術賞(2008)、米国植物学会ヘルトン賞(2013)など。

著 書：「維管束植物の形態と進化」(共監訳、文一総合出版、2002)、「進化の謎をゲノムで解く！」(監修、秀潤社、2015)など。