

モウセンゴケ科およびモウセンゴケ属の系統関係

長谷部 光泰

(岡崎国立共同研究機構基礎生物学研究所
・総合研究大学院大学生命科学研究科)

この10年ほどの間に遺伝子を用いた系統推定技術が向上し、ほとんどの被子植物の系統関係が明らかになってきた(図1; 遺伝子を用いた系統学の総説として長谷部2002)。100年以上にわたって多くの植物分類学者によって議論されてきた問題の多くが解決し、分類体系の整備とともに(Judd et al. 2002)、新たな研究の展開が期待されている。食虫植物についてもいくつかの問題は残されているが大まかな系統についてはほぼ解決した。本稿では、最近の食虫植物に関する分子系統学の進展を外観し、Rivadaviaらが行ったモウセンゴケ科の系統解析の結果(Rivadavia et al. 2003)について詳しく紹介する。また、Rivadaviaらの研究は、Fernando Rivadavia(現ブラジル Applied Biosystems 社)が文部科学省外国人留学生として我々の研究室に滞在中に、広島大学理学部附属植物遺伝子保管実験施設近藤勝彦教授、東京大学大学院理学系研究科加藤雅啓教授との共同研究として行ったものである。本研究を行うにあたり、本研究会会員の方々に材料提供など多大なご援助をいただいたことを深く感謝申し上げます。

食虫植物の系統関係

食虫植物が多系統であり、どのような科に近縁かという研究が Albert et al. (1992)によって発表され、小宮(1994)に日本語で紹介されている。この研究により食虫植物の主要な属は、シソ目(タヌキモ属 *Utricularia*, ムトリスミレ属 *Pinguicula*, ツノゴマ属 *Proboscidea*, ビブリス属 *Byblis*)、ツツジ目(ロリデュラ属 *Roridula*, ダーリングトニア属 *Darlingtonia*, サラセニア属 *Sarracenia*, ヘリアンフォラ属 *Heliophora*)、タデ目(ウツボカズラ属 *Nepenthes*, モウセンゴケ属 *Drosera*, ハエトリソウ属 *Dionaea*, ムジナモ属 *Aldrovanda*, ドロソフィルム属 *Drosophyllum*)、カタバミ目(フクロユキノシタ属 *Cephalotus*)の4つのグループに分かれることが明らかにされた。また、*Paepalanthus*(イネ目ホシクサ科 *Eriocaulaceae*)、*Brocchinia*(ツユクサ目パイナップル科 *Bromeliaceae*)、*Catopsis*(ツユクサ目パイナップル科)、*Ibicella*(シソ目ツノゴマ科 *Martyniaceae*)については遺伝子系統解析が行われ

ていないが、形態的にこれらの科に属することは明らかである。

ロリデュラ属は従来類縁関係が良くわからなかったが、Albertらの研究からサラセニア科ともっとも近縁であることがわかり、その後の解析によっても支持されている(Conran and Dowd 1993; Bayer et al. 1996)。また、これらの研究から、サラセニア科の3属は図2のような系統関係にあることが明らかにされた。サラセニア属、ヘリアンフォラ属内の種の系統関係についてはよくわかっていない。サラセニア属では頻繁に種間雑種が形成されるため、種間における遺伝子交流が起こり遺伝子を用いた系統解析を困難にしているようである(Bayer et al. 1996)。

モウセンゴケ科は従来モウセンゴケ属、ハエトリソウ属、ムジナモ属、ドロソフィルム属を含むと考えられてきた(Cronquist 1981; Takhtajan 1996)。そして、ドロソフィルム属は花粉形態などからモウセンゴケ科の中でもっとも昔に分岐した属だろうと考えられてきた。遺伝子系統解析の結果、図3に示すようにドロソフィルム属は他の3属とは異なった系統に属することが示された(Fay et al. 1997; Meimberg et al. 2000)。ドロソフィルム属はツクバネカズラ科 *Ancistrocladaceae*、ジオンコフィルム科 *Dioncophyllaceae* と単系統群(同じ祖先から由来する種群)を形成する。このことから、モウセンゴケ科とは別にドロソフィルム科として扱うのが適当である。トリフィオフィウム属 *Triphyophyllum* は従来考えられてきたようにジオンコフィルム科の一員であることが確認された。

Albert et al. (1992)によって始めて明らかにされたモウセンゴケ科とウツボカズラ科の類縁は、Fay et al. (1997)と Meimberg et al. (2000)によっても支持された。とりわけ、Meimberg et al. (2000)は代表的なウツボカズラ属の11種の系統関係を解析し(図3)、スリランカに分布する *N. distillatoria* がもっとも最初に分岐し、その後、セーシェル諸島に分布する *N. pervillei*、マダガスカルに分布する *N. madagascariensis*、アッサムの *N. khasiana*、そして東南アジアの種群が分岐した可能性が高いことを示した。しかし、この系統推定の結果にはまだ統計的に十分支持されていない点があり生物地理学的議論は、今後のより詳細な解析結果を待つべきである。

Albert et al. (1992)によってビブリス属はシソ目に含まれることがわかったが、その後の解析(Bremer et al. 2002)によってもどの科に近縁なのかはまだはっきりしていない。同じシソ目に含まれるタヌキモ属とムトリスミレ属は従来考えられて

きたとおり姉妹群であることが確認された (Albert et al. 1992; Johnson and Albert 2002)。図4に示すように Johnson and Albert (2002) はゲンリセア属 *Genlisea* がタヌキモ属と姉妹群を形成することを明らかにした。また、*Polypompholyx multifida*、*Biovularia olivacea*、*Utricularia* 53種の系統関係が明らかとなり、*Polypompholyx* と *Biovularia* はタヌキモ属の仲間が特殊化したものであり、別の属として扱うよりもタヌキモ属の中に含めた方が妥当であること (Taylor 1989) がはっきりした。タヌキモ属の捕虫葉形態は多様化しているが、その進化様式の概略が明らかになった (図4)。

モウセンゴケ科3属の系統

モウセンゴケ属は約150種からなり、南半球とりわけオーストラリアを中心として分布している。モウセンゴケは粘り着け式の捕虫葉を持つ。一方、ムジナモとハエトリソウはともに閉じ込み式の捕虫葉を持つが、生育環境、形態は異なっており、各々隔離分布している。モウセンゴケ属とハエトリソウ属が近縁であることは従来の遺伝子解析から統計的に有為支持されてきた (Albert et al. 1992; Williams et al. 1994)。しかし、これまでムジナモの遺伝子解析は行われておらず、モウセンゴケ科3属の間の系統関係はわかっていなかった。Cameron et al. (2002) と Rivadavia et al. (2003) はムジナモの遺伝子系統解析を行い、ハエトリソウ属とムジナモ属は、捕虫様式以外は形態生態的に大きく異なっているものの、姉妹群であることを明らかにした (図5)。このことから、閉じ込み式の捕虫葉は進化の過程でたった一回だけ進化した可能性が高いことがわかった。モウセンゴケ属と閉じ込み式の2属の共通祖先がどのような形態を持っていたかははっきりしない。ドロソフィルム属、トリペオフィルム属を始め、モウセンゴケ科に近縁な属は葉や苞の表面に粘液を出す腺 adhesive gland を持つことから、粘液を分泌する腺を形成する機能はこれらの祖先ですでに進化していたと考えられる。しかし、捕虫葉がどのように進化してきたかは全くといって良いほどわからない、というよりも想像もつかない状態である。モウセンゴケ属に見られる外縁触毛、外表触毛、中央触毛への分化はどのようにおきたのだろうか。モウセンゴケ科、ドロソフィルム属、トリペオフィルム属に見られる有柄腺、無柄腺はそれぞれ相同なのだろうかあるいは独自に進化したのだろうか、ウツボカズラ科の無柄腺との関係はどうなっているのか、消化酵

素はどのように生まれたのか、閉じ込み式や落とし穴式捕虫葉は葉がどう変形してできたのか、などなど興味は尽きない。これらの問題は、ダーウィンの時代から疑問に思われてきたことであり、多くの先達の努力にも関わらず解けていない。従って、従来の手法を用いても今後これらの問題が解けるとは思えない。しかし、近年の分子生物学、分子発生遺伝学の進展はこれらの問題を解く有力な武器になるかもしれない。あいにく、食虫植物のゲノム解析は全く進んでいないが、アブラナ科のシロイヌナズナのゲノム (全遺伝子) 配列の決定はほぼ終了し、多くの形態形成の分子機構が明らかにされつつある。たとえば、シロイヌナズナの単細胞性の毛状突起形成に関わる遺伝子ネットワークの研究が進展しており、今後、これらの遺伝子が多細胞性の毛形成にも関わるのかどうか明らかになれば食虫植物の触毛進化についての足がかりになるかもしれない。また、多細胞性繊毛は気孔が変形して進化した可能性が高く、実際にエチレン処理した気孔は繊毛のように突出する。気孔形成、エチレン反応系の解析からも多細胞性繊毛進化にアプローチする切り口が生まれてくるかもしれない。シロイヌナズナの葉には分泌性の腺は存在しないが、花には蜜腺がある。蜜腺と葉の分泌毛の関係についてはまったくわからないが、これまでの研究から生物は似たような機能を持った器官で似たような遺伝子を使っていることが多いことがわかってきたので、もしかすると蜜腺に関わる遺伝子群の研究の延長線上に食虫植物の腺進化を解く鍵があるかもしれない。一方、食虫植物自体の研究を進めることも必要である。ハエトリソウ、モウセンゴケなどで捕虫葉形成に関わるような突然変異を単離し、その原因遺伝子を単離することはもっとも魅力的な実験だろう。

モウセンゴケ属内種間の系統関係

モウセンゴケ属内種間の分類には従来、生活様式、葉形態、花柱の数と形態、托葉の有無、塊茎や無性芽など特殊な器官の有無によって行われてきた。また、近年では染色体数、花粉形態、二次代謝産物、発芽様式も加えられた。そしていくつかの新しい分類体系が提唱されてきたが、モウセンゴケ属内の亜属、節の分類について一致した見解は得られていない (図6)。Williams et al. (1994) はモウセンゴケ属12種類についての遺伝子解析から系統推定を行ったが、形態的に多様な150種を含む本属の全貌を明らかにするにいたっていなかった。そこで Rivadavia et

al. (2003)ではギアナ高地で過去2回しか採集記録の無い *Meristocaulis* 節を除いた、全ての節にまたがる67種について遺伝子系統樹解析を行った。その結果、図7に示すようにモウセンゴケ属の進化の道筋がほぼ明らかになった。また、この結果は従来の分類体系のどれにも一致せず、今後さらに種数を増やしていくことにより、妥当な分類体系の構築が可能になると考えられる。

図7の系統樹より、*D. regia*と*D. arcturi*がもっとも初期に分岐した種であることがわかった。しかし、今回の解析からどちらがより初期に分岐したかははっきりとはわからなかった。*D. regia*は南アフリカにのみ野生し、花粉形態、托葉を持たないことがハエトリソウに類似していることから、伝統的に最も原始的なモウセンゴケだと推定されてきたが、Rivadavia et al. (2003)の結果はこれを支持している。一方、*D. arcturi*は*D. regia*のように祖先的形態を持っておらず、モウセンゴケ属の初期に分岐したという結果は予想外であった。*D. arcturi*はニュージーランド、タスマニアを含む南東オーストラリアに分布している。白い花を花序先端の一つだけつけることから、似た形態を持つ*D. stenopetala*や*D. uniflora*に近縁だと考えられてきたが、図7よりこのような花序形態は平行的に進化したものであったことがわかった。

以下、順次図7の系統樹の左から右にむけてモウセンゴケ属の進化について議論をすすめる。亜属、節の分類はSeine and Barthlott (1994)に従っている。図7の*D. glanduligera*から*D. stolonifera*までを含む単系統群はオーストラリアに分布し、乾燥に適応して、塊茎 (*Ergaleium*節)、太い根 (*Phycopsis*節)、1年生の生活型 (*Coelophylla*節)、無性芽 (*Bryastrum*節)を進化させている。いわゆるピグミードロセラとして知られる *Bryastrum* 節は南西オーストラリアに分布し、5枚の花弁を持つ。しかし、*D. pygmaea* は例外でオーストラリアだけでなくニュージーランドにまでわたる広い分布域を持ち、花弁が4枚である。このことから*D. pygmaea*は他のピグミードロセラとは別のグループに属するのではないかと考えられることもあった。しかし、図7から明らかなように、*D. pygmaea*は他のピグミードロセラと同じグループに属し、元来5枚の花弁を持っていた祖先種から花弁を1枚失うように進化してきたことがわかる。

塊茎性モウセンゴケからなる *Ergaleium* 亜属は葉形、立ち上がる茎の有無によって3つの節に分けられてきた。イシモチソウを含む *Ergaleium* 節は盾

型の葉を持つことで他の2節 (*Stoloniferae* 節と *Erythrorhizae* 節) から区別される。図7から、塊茎性モウセンゴケの祖先は盾型の葉を持っていたが、進化の過程で盾型以外の形の葉が進化してきたことがわかる。*Erythrorhizae* 節は他の2節と異なり花序に葉を付けず、ロゼット葉だけを形成するが、この形態はイシモチソウのようにロゼットと花序の両方に葉を付ける形態よりも後になって進化してきたことがわかった。

クルマバモウセンゴケはオーストラリア、インド、中国、日本に広く分布し、*D. sessilifolia* は南米に隔離分布している。両者の分布域は離れているものの、ごく近縁であることがわかった。両種はムジナモヤハエトリソウに類似した花粉形態を持つ。しかし、モウセンゴケ属の中で原始的な位置には属さず、この花粉形態はムジナモヤハエトリソウとは平行的に進化してきた可能性が高い。

Drosera 節として分類されてきた種は単系統ではなく系統樹上でいろいろな場所に散らばっていることがわかる。従来 *Drosera* 節として分類されてきたものの中で最も基部に位置するのは*D. hamiltonii*、アデレーモウセンゴケ、ナガバノイシモチソウである。後2種の近縁性は従来議論されたことがあったが、これらが *D. hamiltonii* と同じグループに属するというのは予想外であった。しかし、これら3種は28あるいは30という他のモウセンゴケにはまれにしか見られない染色体数を共有しており、この形質がこれらの群の単系統性を支持しているのかもしれない。

先述のように *D. arcturi*と*D. stenopetala*、*D. uniflora*の花序形態は平行的に進化したものであるが、図7より*D. stenopetala*と*D. uniflora*は姉妹群になることから、これら2種の花序形態は両者の共通祖先で進化し両種に引き継がれた形態であることがわかる。このように形態は本来系統的に近縁でない種で平行的に進化することが良くあり、そのような場合には遺伝子を用いた解析が系統推定に有効となる。

D. neocaledonica から *D. capillaris* までを含む単系統群はユーラシアとアメリカに分布する種とニューカレドニアに分布する *D. neocaledonica* を含む。モウセンゴケとナガバモウセンゴケはユーラシアと北米に広く分布しているが、それ以外は北米と南米に分布する種である。*D. kaiteurensis*、*D. felix* はギアナ高地の固有種である。近年のフロラ研究の進展に伴い、ギアナ高地の被子植物の多くは従来考えられてきたような遺存的な種ではなく、

ほとんどが近年アンデス山脈やアマゾン低地から移入したものだということがわかってきている。*D. kaitereensis*と*D. felix*が遺存的な種なのかあるいは他の地域に分布していた母種から派生した種なのかは本地域に分布するより多くの種を解析することにより明らかになるだろう。*D. filiformis*は北米のみに、*D. capillaris*は北米と南米の両方に分布している。今回の解析から、両種の系統は南米から北米へと分布を広げていった可能性が高い。ナガバモウセンゴケはモウセンゴケと*D. linearis*の雑種と推定されている。今回調べた遺伝子(葉緑体の*rbcl*遺伝子)は母親のみから遺伝し、父親からは遺伝しないことが知られている。今回調べたモウセンゴケとナガバモウセンゴケの*rbcl*遺伝子はほとんど同じものだったので、ナガバモウセンゴケの母親がモウセンゴケ、父親が*D. linearis*である可能性が高い。

*D. schwackei*から*D. graminifolia*までを含む単系統群は南米、主に中央から東ブラジルに分布する種である。*D. montana*は最も分類が混乱しているモウセンゴケの仲間である。Saint-Hilaire (1824)は*D. tomentosa*、*D. hirtella*、*D. montana*を記載した。しかし、Diels (1906, 1936)は*D. tomentosa*、*D. hirtella*を*D. montana*の変種として組み替え、新たに*D. montana* var. *schwackei*を記載した。図7からわかるように*D. hirtella*は*D. montana*とは異なった単系統群に属しておりSaint-Hilaire (1824)の分類を支持している。また、今回の解析から、*D. tomentosa*、*D. schwackei*は*D. montana*と極近縁であるというわけではないことがわかったので、別種として扱うことが適当であろう。

*D. aliciae*から*D. hilaris*までを含む単系統群はアフリカに分布する種を含む。*D. cistiflora*と*D. pauciflora*は肥大した根を持つことから従来*Ptycnostigma*節としてこの単系統群の他の種から区別されてきた。今回の解析ではこれら2種はアフリカに自生する他のモウセンゴケ類と極近縁であることがわかったが、別の節として取り扱うべきかどうかの判断はより多くの種を含めた解析結果を待つべきである。

モウセンゴケ属の生物地理

モウセンゴケ属の種は両半球に広く分布している。分布の中心はオーストラリアで約80種が分布している。アフリカは主に南アフリカに約30種が分布している。南米にも約30種が分布しいくつかの種は北米にまで分布を広げている。ユーラシアと北米には10

程度の種しか分布していないが、いくつかの種は広域に分布している。図7からわかるようにアフリカに分布する種は3つのグループにわかれた。*D. regia*、*D. indica*、および残りの種である。*D. regia*は系統樹の基部に位置し、*D. indica*を除いた残りの種はすべて系統樹の末端に位置することがわかった。一方、*D. arcturi*はオーストラリアとニュージーランドに分布し、オーストラリアに分布する他の種類は*D. regia*と*D. arcturi*の後に分岐している。このことからモウセンゴケ属の起源はアフリカかオーストラリアにある可能性が高いが、どちらかはわからない。南アメリカの種はオーストラリアの祖先種が分布を広げたものである。さらに南アメリカの祖先種が南アフリカへ分布を拡大していったことがわかる。この分布様式は大陸移動に伴う分布拡大を思い起こさせる。しかし、現生属内の種が Gondwana 大陸が移動していた白亜紀にすでに種分化していたとは考えられない。もし、そうだとするならば被子植物の起源は陸上植物の起源よりも古いことになってしまい明らかにおかしい。これまで生物地理学において Gondwana 要素として取り上げられてきた種の多くは、大陸移動とは関係なく、長距離散布によって分布を広げた可能性が高いことがわかってきている。被子植物の中で最もひどい隔離分布をするドクウツギも従来大陸移動と関連づけて分布が議論されてきたが、遺伝子解析よりこの可能性は否定されている (Yokoyama et al. 2000)。モウセンゴケ属の場合も長距離散布によって現在の分布様式が成立したのだろう。

オーストラリアと南米との種の分散はクルマバモウセンゴケと*D. sessilifolia* および *D. uniflora* と *D. stenopetala* の間でも起こったようである。先述のドクウツギの研究においてもニュージーランドの種が南米の種に最も近縁であることがわかっており、南米とオセアニアの間に植物の長距離分布に関するなんらかの要因があるのかもしれない。*D. neocaledonica*は祖先種が南米からニューカレドニアへと分布を広げた可能性が高い。オーストラリアから東南アジアを経由して東アジアへの分布はクルマバモウセンゴケ、ナガバイシモチソウ、イシモチソウで見られるが、どうしてこれらの種だけが分布を拡大できたのかは謎である。南半球に比べ、北半球に分布する種は少ない。今回解析に用いた北半球の種の祖先はどれも南半球から分布を北へと広げていったようである。

本稿でまとめたように食虫植物のおおまかな系統関係はほぼ明らかになった。今後は、系統分類学の

知見と分子生物学の技術を融合し、食虫性がいったいどのような遺伝子のどんな変化によって進化してきたのかを解明するような研究が進展していくことだろう。

参考文献（食虫植物の系統に関わる主要な文献に限った。モウセンゴケ属一般に関する論文は Rivadavia et al. 2003 の文献リスト参照）。

Albert, V.A., Williams, S.E., and Chase, M.W. 1992. Carnivorous Plants: phylogeny and structural evolution. *Science* 257: 1491-1495.

Bayer, R.J., Hufford, L., and Soltis, D.E. 1996. Phylogenetic relationships in Sarraceniaceae based on *rbcl* and ITS sequences. *Syst. Bot.* 21: 121-134.

Bremer, B., Bremer, K., Heidari, N., Erixon, P., Olmstead, R.G., Anderberg, A.A., Kallersjo, M., and Barkhordarian, E. 2002. Phylogenetics of asterids based on 3 coding and 3 non-coding chloroplast DNA markers and the utility of non-coding DNA at higher taxonomic levels. *Mol. Phylogenet. Evol.* 24: 273-300.

Cameron, K.M., Wurdack, K.J., and Jobson, R.W. 2002. Molecular evidence for the common origin of snap-traps among carnivorous plants. *Amer. J. Bot.* 89: 1503-1509.

Conran, J.G. and Dowd, J.M. 1993. The phylogenetic relationships of *Byblis* and *Roridula* (Byblidaceae-Roridulaceae) inferred from partial 18S ribosomal RNA sequences. *Plant Syst. Evol.* 188: 73-86.

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia Univ. Press. New York.

Fay, M.F., Cameron, K.M., Prance, G.T., Lledó, M.D., and Chase, M.W. 1997. Familial relationships of *Rhabdodendron* (Rhabdodendraceae): plastid *rbcl* sequences indicate a caryophyllid placement. *Kew Bull.* 52: 923-932.

長谷部光泰 (2001): 「系統樹の分かれ目で何がおきたか- “エボデボ” の誕生」アエラムック 64-67 朝日新聞社

Jobson, R.W. and Albert, V.A. 2002. Molecular rates parallel diversification contrasts between carnivorous plant sister lineages. *Cladistics* 18: 127-136.

Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F., and Donoghue, M.J. 2002. *Plant Systematics, A phylogenetic approach*, 2nd ed. Sinauer, Massachusetts.

小宮定志 (1994): 「食虫植物 その不思議を探る」食研事業出版

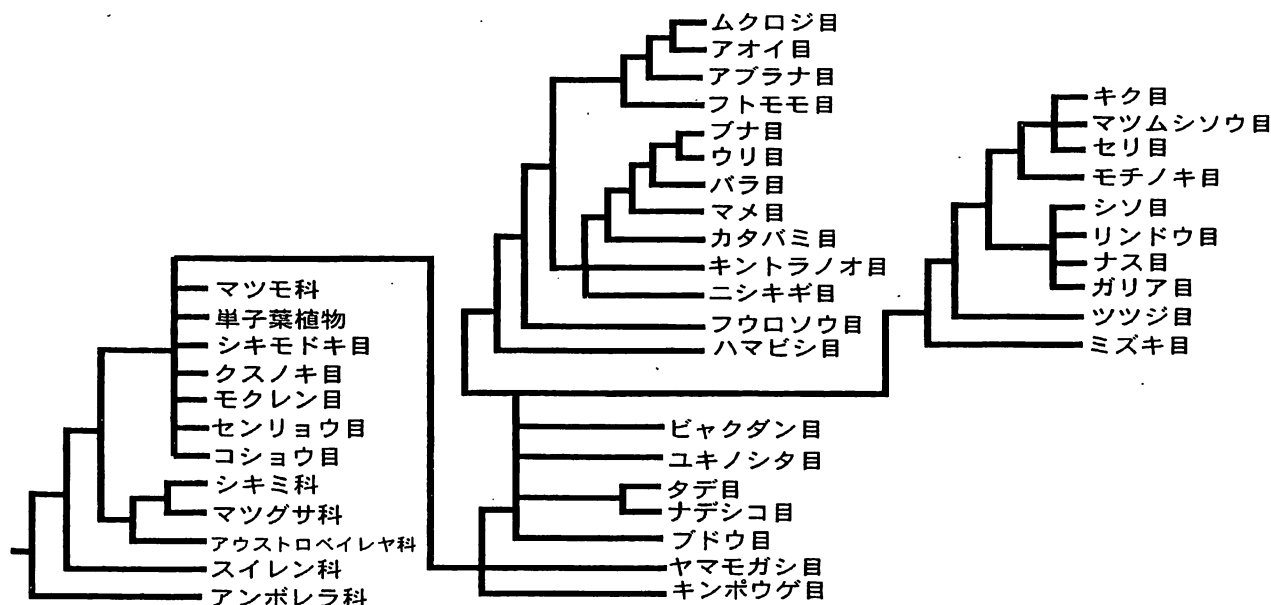


図1 代表的な被子植物の系統関係。

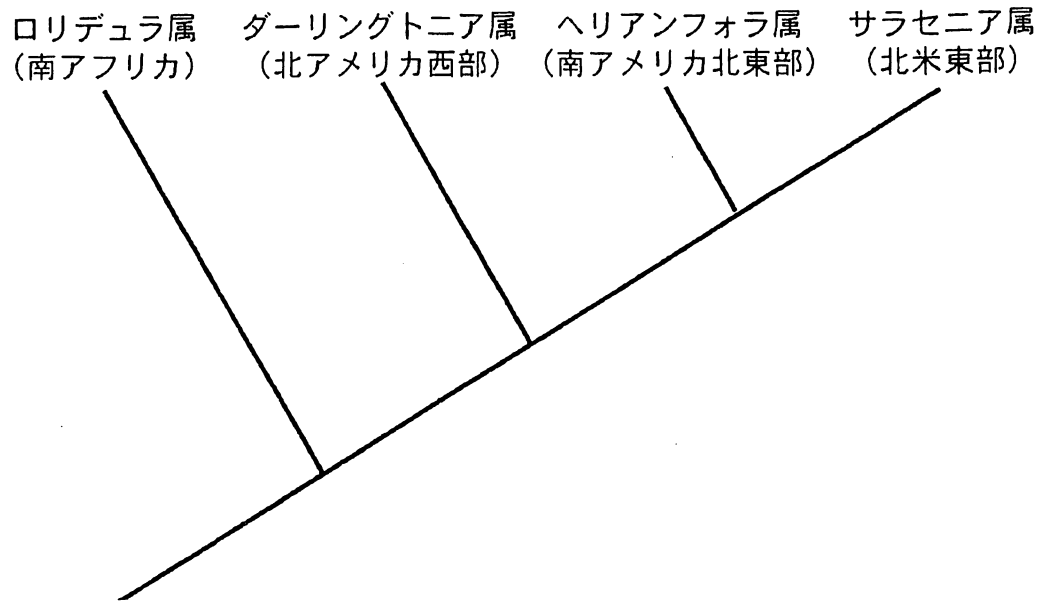


図2 ビブリス科、サラセニア科の系統関係。Bayer et al. (1996) Fig. 3 より改図。

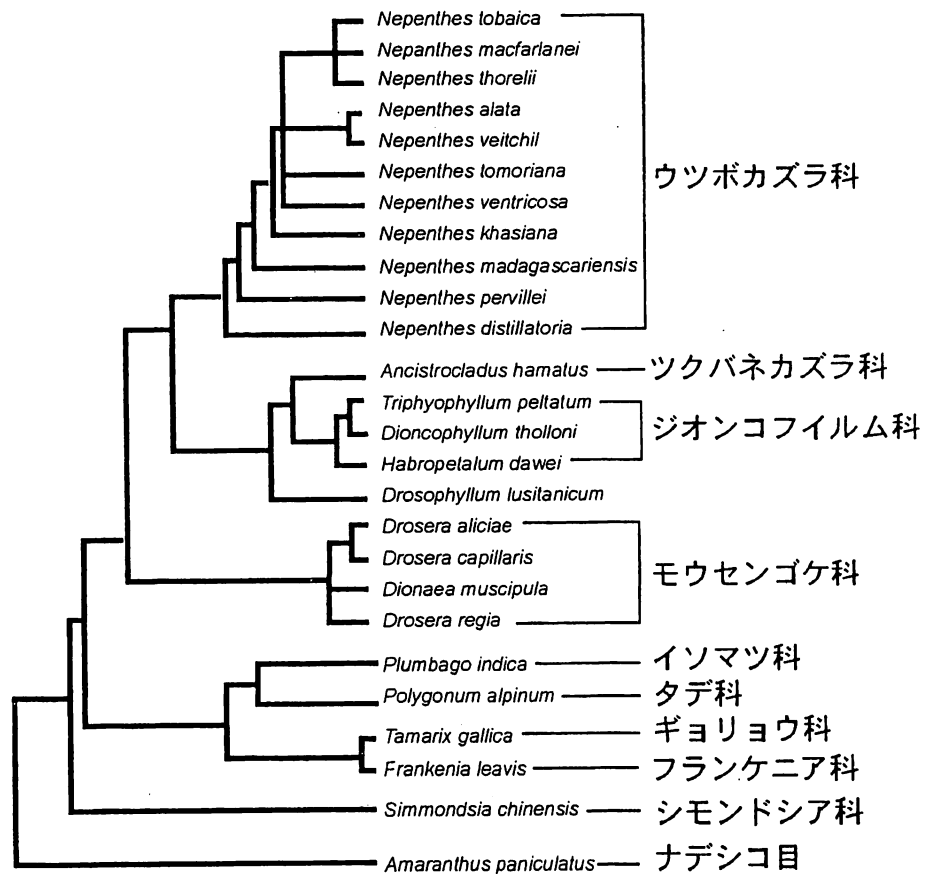


図3 モウセンゴケ科、ドロソフィルム科、ウツボカズラ科の系統関係。
Meimberg et al. (2000) Fig. 3 より改図。

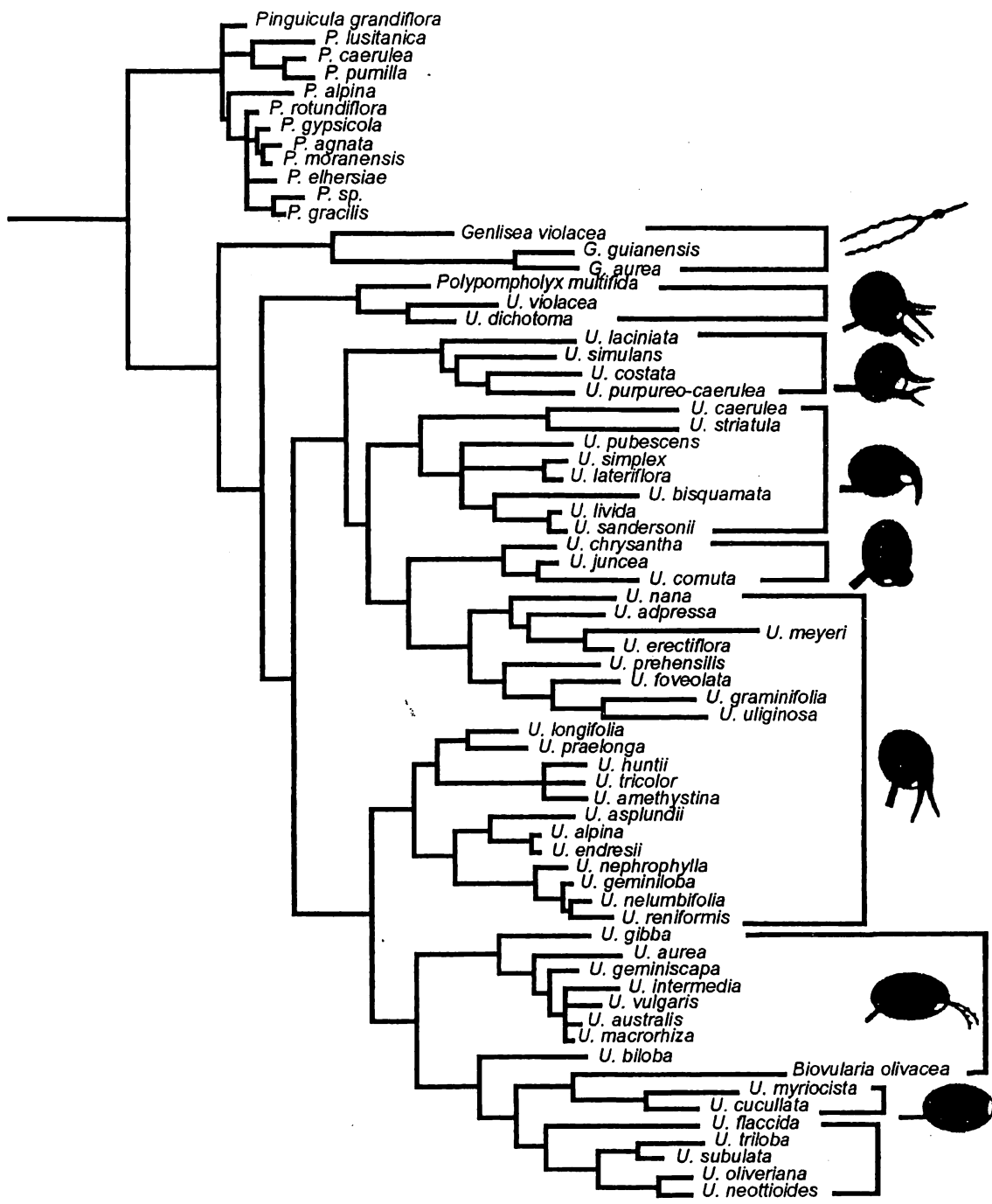


図4 タヌキモ科の系統関係。Jobson and Albert (2002) Fig. 1 より改図。

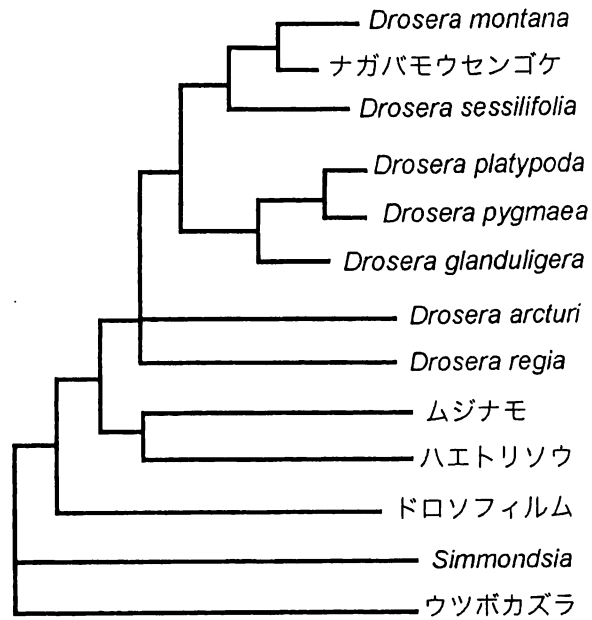


図5 ハエトリソウ、ムジナモと代表的なモウセンゴケ属の種の系統関係。
Rivadavia et al. (2003) Fig. 2 より改図。

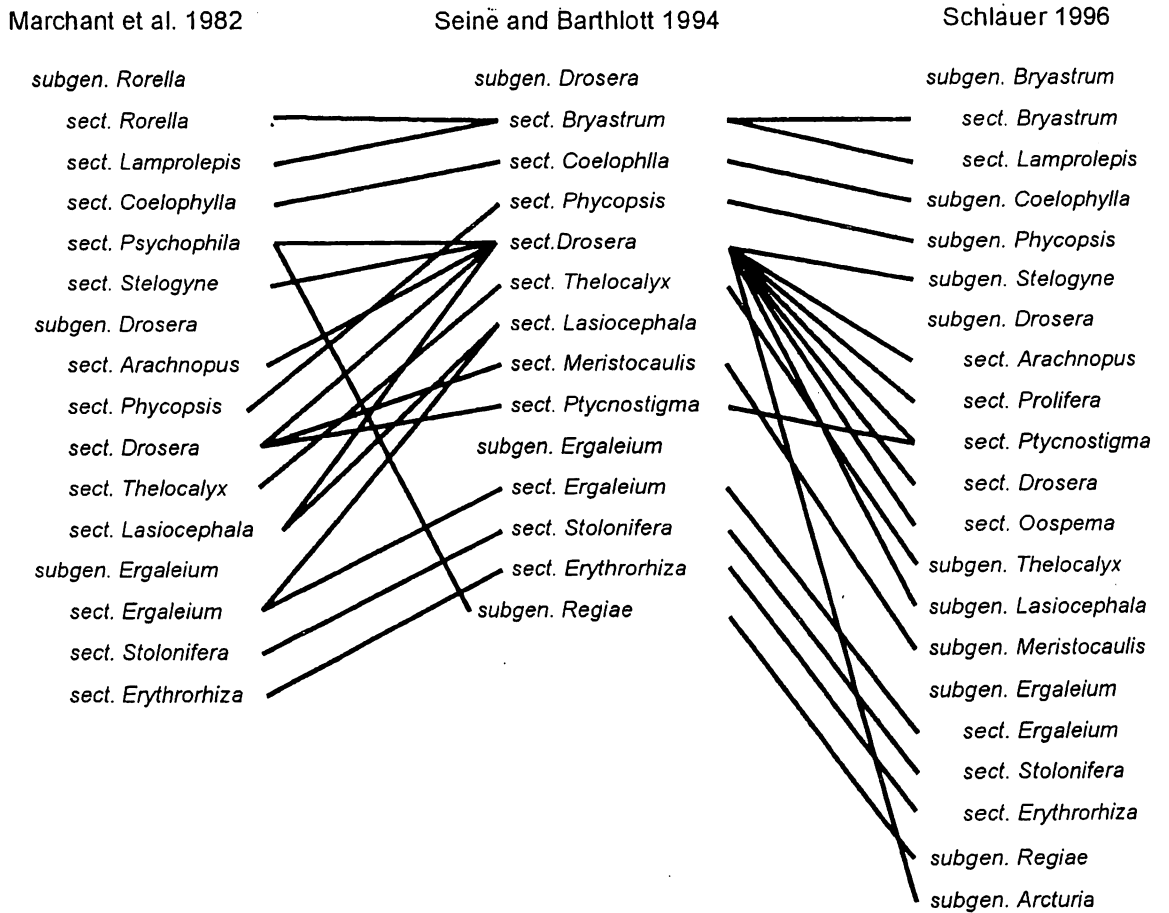


図6 モウセンゴケ属の代表的な属内分類。

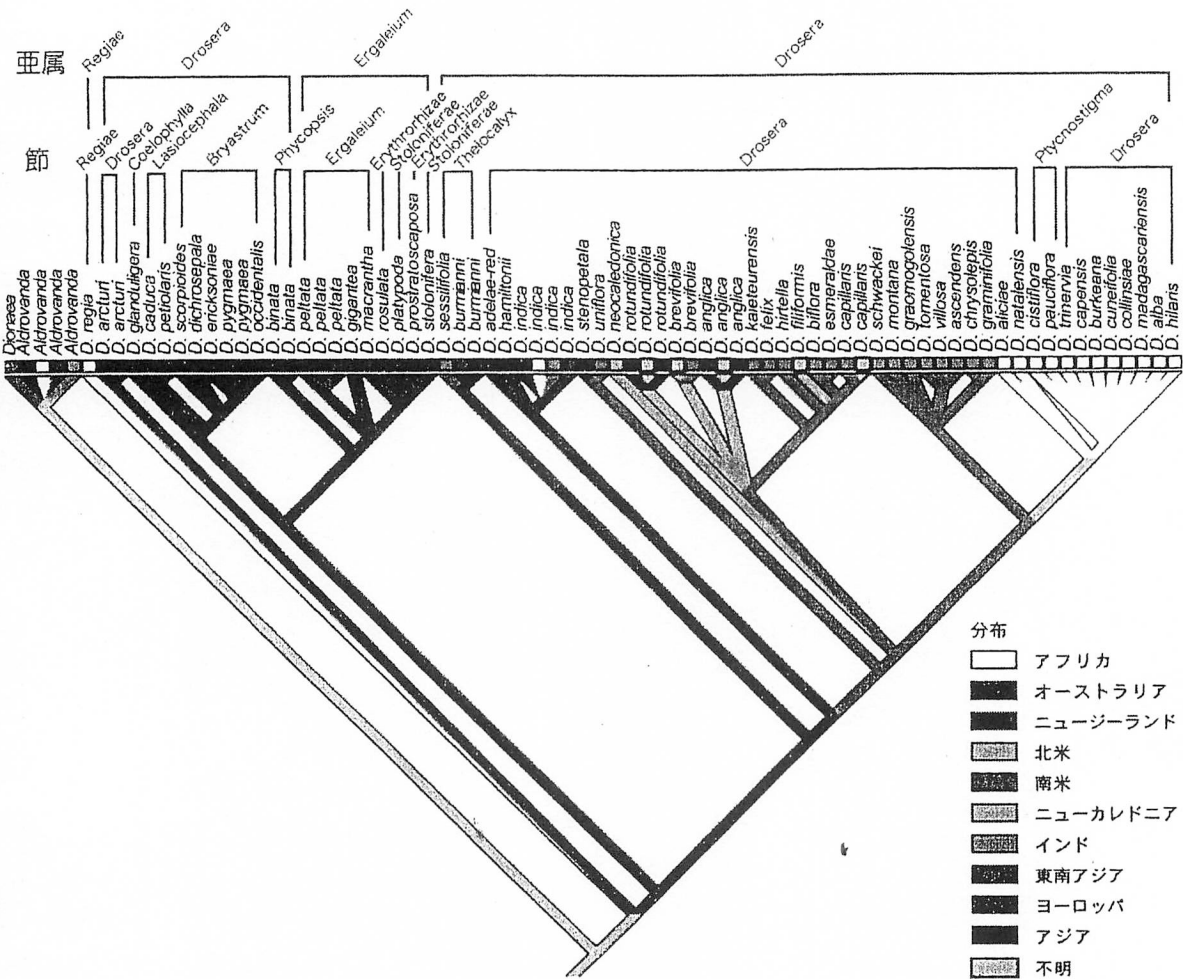


図7 モウセンゴケ属の系統関係。Rivadavia et al. (2003) Fig. 3より改図。
 葉緑体の *rbcl* 遺伝子の塩基配列情報から推定した系統樹上に各種の分布、および祖先種の推定分布域をマップした。Seine and Barthlott (1994)の節と亜属の分類を示す。

Rivadavia, L., Kondo, K., Kato, M., and Hasebe, M. 2003. Phylogeny of the sundews, *Drosera* (Droseraceae) based on chloroplast *rbcl* and nuclear 18S ribosomal DNA sequences. *Amer. J. Bot.* 90: 123-130.

Seine, R. and Barthlott, W. 1994. Some proposals on the infragenetic classification of *Drosera* (Droseraceae). *Taxon* 43: 583-589.

Takhtajan, A. 1996. Diversity and classification of flowering plants. Columbia Univ. Press. New York.

Taylor, P. 1989. The genus *Utricularia*. The Royal Botanical Gardens, Kew, London.

Williams, S.E., Albert, V.A., and Chase, M.W. 1994. Relationships of Droseraceae: a cladistic analysis of *rbcl* sequence and morphological data. *Amer. J. Bot.* 81: 1027-1037.