

食虫植物は普通の植物から どう進化したのか

長谷部 光泰

食虫植物は多様である。世界に18属が知られているがそれらの系統関係はよくわからなかった。遺伝子を用いた系統解析の結果、これらは七つの群に属することがわかってきた。落とし穴型捕虫葉をもつウツボカズラ属、挟み込み型のハエトリグサ属とムジナモ属、粘着型のモウセンゴケ属は、みな粘着型捕虫葉をもつ共通祖先から進化してきたらしいことがわかってきた。ウツボカズラ属と同じ落とし穴型捕虫葉をもつ、サラセニア科、フクロユキノシタ科はそれぞれ独立に進化してきたこともわかってきた。捕虫葉形態が大きく異なるタヌキモ属、ゲンリセア属、ムシトリスミレ属は他の食虫植物とは独立に進化し、互いに近縁であることもわかってきた。新しくわかった系統関係に基づいて、食虫植物の捕虫葉が普通の植物の葉からどのように進化してきたのかについて問題点を議論し、今後を展望してみる。

はじめに

花屋の店先に並んだハエトリグサに心躍らせた経験はだれにもあると思う。植物園の花形はなんといっても大きな袋をつけたウツボカズラである。花形といっても食虫植物の目を引く部分、すなわち、虫を食べる部分は花ではなく葉である。植物園に勤務していたころ、お客さんにそう説明するたびに、「はあ、そうなんですか」とげげんな顔をされた。たしかに、一見とても葉には見えない。しかし、これは後で見るように確かに葉なのである。しかし、

葉がどう変わるとあんな形になってしまうのか、実はまだよくわかっていないのである。本稿では食虫植物の虫を捕らえる葉、すなわち、捕虫葉の形態について、どんな点がわかっていて、どんな問題点が残っているのかを整理してみたい。

一方、花のように綺麗な葉と対照的に、食虫植物の花は地味なものが多い。かつ、その形も特殊化しているか特徴がない場合が多い。食虫植物研究の歴史は古く、多くの研究が行われてきた。進化論の生みの親であるダーウィンも1875年に『食虫植物』という本を一冊書いたくらいである。しかし、その花形態の単純さあるいは特殊性から、食虫植物がどんな植物と近縁なのかはわかっていなかった。ところが、この10年ほどの間に遺伝子を直接比較することにより類縁関係がほぼ明らかになった。葉の形態進化の詳細に踏み込む前に、世界中にどのような食虫植物があり、それらがどんな植物に近縁なのかを整理してみよう。

1. 食虫植物は何回も進化した

日本の大学と欧米の大学の大きな違いの一つにサバティカルというシステムがある。欧米の大学では5年から10年ごとに半年から1年間、通常の職務を離れ、研究分野を包括的に見渡して本を書いたり、新技術を習ったり、自分と異なった分野の研究をして境界領域の研究を模索したりすることができる。発見から百年間以上謎だった食虫植物の類縁関係は、実はサバティカルによって解き明かされたものなの

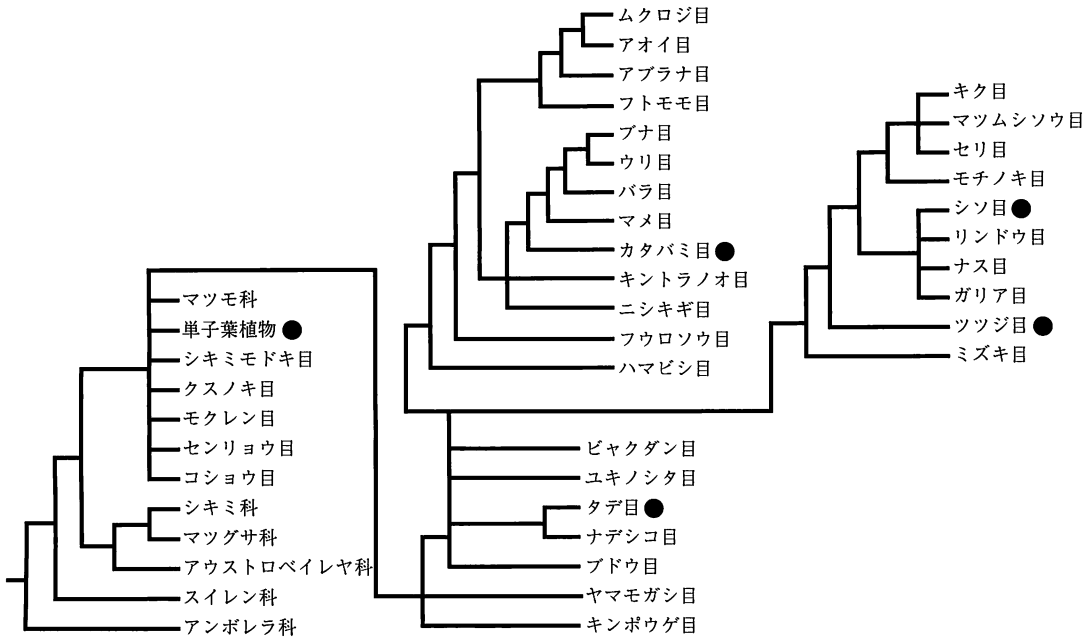


図1 被子植物の類縁関係。目は属や科をまとめた単位。食虫植物の含まれる目に黒丸がつけてある。

だ。Lebanon Valley 短大の Williams 教授は白髪老齢の紳士である。古典的な植物生理学者として長年食虫植物がどのような仕組みで捕虫するのかを研究してきた。1990 年代初め、米国科学財団は遺伝

子比較による植物の系統解析研究を採択した。そして、多くの分類学者の協力によって 1993 年ころまでに花の咲く植物の類縁関係の大枠が明らかになった。その研究の最中、Williams 博士は遺伝子系統解析研究の本拠地だったノースカロライナ大学の Mark Chase 助教授の研究室でサバティカルを行なったのだ。統計学とコンピューターに堪能な大学院生の Albert 君とともに慣れない遺伝子研究を行なったのである。Williams 博士の食虫植物に関する知見と Chase 研究室の分子系統学という学問分野の融合によって、ほんの 1 年ほどでほとんどすべての食虫植物の類縁が明らかになった¹⁾ (図 1)。

食虫植物には 18 属が知られているが (表 1)、これらは図 1 に示すように五つの目に分かれることがわかった。しかも、シンシ目の三つの科はそれぞれ独立に非食虫植物から食虫植物へと進化してきたこと、タデ目ではいったん食虫性を失って再び獲得したこと (後述、図 4) もわかってきた。ということは食虫植物の進化は少なくとも 8 回独立に起こったこと

表 1 食虫植物の分類

シンシ目	タヌキモ科	タヌキモ属 ゲンリセア属 ムシトリスミレ属
	ツノゴマ科	イビケラ属
	ビブリス科	ビブリス属
ツツジ目	サラセニア科	サラセニア属 ヘリアンフォラ属 ダーリングトニア属
	ロリデュラ科	ロリデュラ属
カタバミ目	セファロタス科	セファロタス属
タデ目	ウツボカズラ科	ウツボカズラ属
	モウセンゴケ科	モウセンゴケ属 ハエトリグサ属 ムジナモ属
	(ドロソフィルム科)	ドロソフィルム属
	ジオンコフィルム科	トリフィオフィルム属
イネ目	パイナップル科	ブロッキニア属 カトプシス属

になる。

2. モウセンゴケの仲間の捕虫葉

植物の体は根、茎、葉からできている。茎の先端には分裂組織があり、たえず葉を作り続ける。モウセンゴケ属植物の茎は一般に短く、タンポポのようにロゼットを形成する（口絵2頁参照）。1枚の葉は他の植物と同じように葉身と葉柄からできていて葉身の上に毛が生えているように見える（図2 a）。したがって、モウセンゴケ属植物の虫を捕らえる部分は確かに葉である。同じように観察すると、他の食虫植物でも虫を捕らえる部分は葉であることがわかる（タヌキモ科には例外もある）。モウセンゴケ属植物の葉は、普通の植物の葉といくつか違った点がある。普通の被子植物の葉は平面的な構造として形成され、通常は折りたたまれることなく形成される（図2 c）。これはトマトなど複葉を作る植物でも同じである。ところがモウセンゴケ属植物の若い葉は、握り拳こぶしのように立体的な構造をしている（図2

b）。葉身の構造も変わっている。被子植物の葉は通常、表と裏があり、表側に柵状組織さく、裏側に海绵状組織うんができる。そして気孔は裏側に多い。ところが、モウセンゴケ属植物の葉には柵状組織が形成されず、気孔は表裏両面にできる。さらに、葉の上に見える毛（触毛と呼ぶ）も変わっている。植物によく見られる毛には単細胞と多細胞のものがある。モウセンゴケの触毛は多細胞で、他の植物の毛には見られないほど複雑な構造をしている（図2 d）。触毛の最外層には表皮細胞があり、その内側に柔組織様の細胞、そして中心には道管が通っている。構造だけみたらまるで一枚の葉のような構造である。こんな毛は普通の植物には見られない。

モウセンゴケ属の葉と毛が普通の被子植物と違うことは多くの研究者が認めることである。でも、どうして違うのかは皆目謎である。ただ、ヒントになるかもしれない研究がある²⁾。トマトの葉で *KNOX* と呼ばれる遺伝子を過剰に働かせてやると、葉が向軸側に折りたたまれ、まるでワラビの若葉の

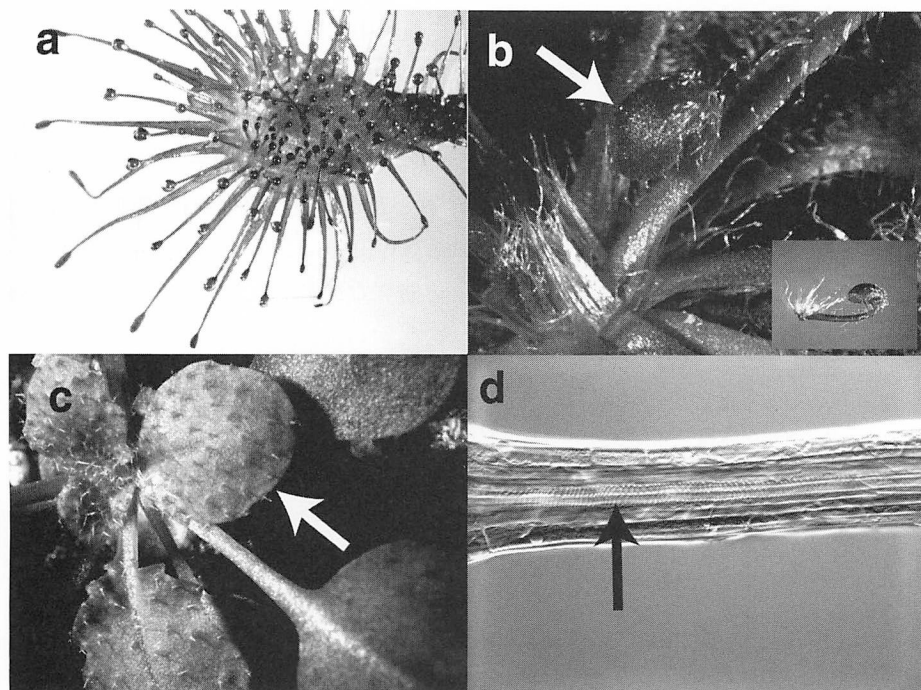


図2 トウカイコモウセンゴケの葉。(a)葉身に多数の触毛が生えている。(b)若い葉(矢印)は向軸側に巻き込んで伸びてくる。拡大図は若い一枚の葉を示す。(c)巻き込まずに伸びるシロイヌナズナの若い葉(矢印)。(d)触毛の拡大図。矢印は中心を通るらせん模様のある道管を示す。

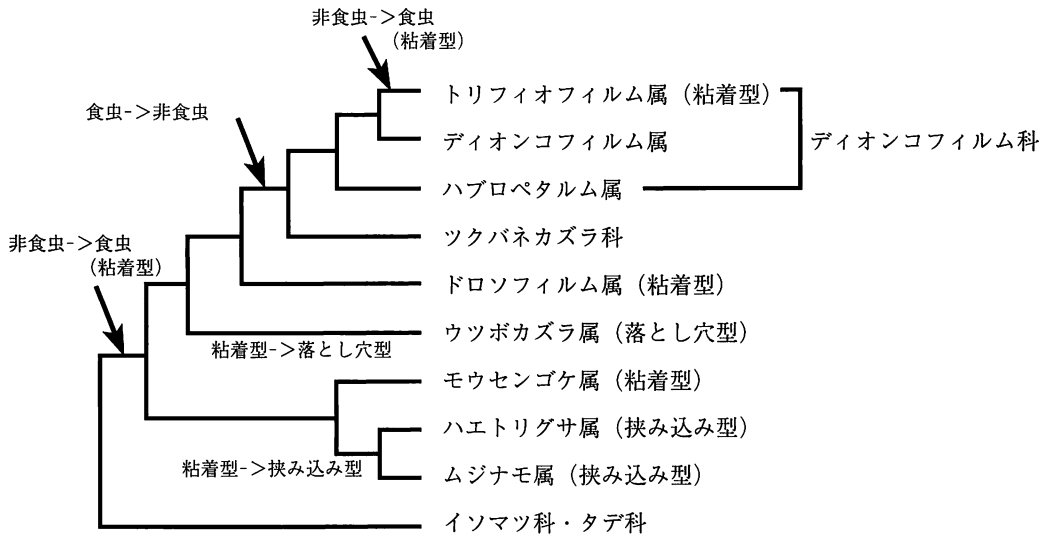


図4 タデ目に属する食虫植物の系統。食虫植物には属名の後ろのカッコ内に捕虫様式を記してある。

センゴケ型の捕虫葉から進化してきたのだろうか。ハエトリグサの葉の辺縁には維管束をもつ刺状突起が並んでいる。この突起は葉が閉じたときに虫が逃げない役割をしている。一方、葉身上には中央の葉脈を挟んで3対の小さな感覚毛が並び、刺激を葉に伝達して捕虫運動を引き起こす（上田の項参照）。モウセンゴケの触毛は葉の表面全体にはえているが、外縁部と中央側では形態や性質が異なっている。外縁触毛は中央触毛に比べ大きい。外縁触毛は刺激を他の触毛や葉身に伝達できないが、中央触毛はできる。このことから、モウセンゴケ類の外縁触毛と中央触毛がそれぞれ、ハエトリグサの刺状突起と感覚毛と相同ではないかと考えられてきたが、確たる証拠はない。先述したモウセンゴケの触毛がどのように進化したのかとあわせ、遺伝子レベルでの研究が待たれる。また、ハエトリグサの速い運動がどのようにして進化しえたのかもまったくの謎であり、今後、突然変異体などを用いた研究が期待される。

4. ウツボカズラの仲間の捕虫葉

ウツボカズラの仲間は^{つぼ}壺状の葉を作るが、図4の

系統樹より、モウセンゴケの仲間のように粘着性の祖先から進化してきたと考えられる。モウセンゴケ属植物は葉身、葉柄、そして葉の基部部分（葉基）からなり、いわゆる普通の葉をもっている。一方、ウツボカズラ属植物は、葉状部分先端からつるが伸び、その先に袋が着く（口絵4頁参照）。形態学的、発生学的研究から、一般的に葉のような部分は葉基、つるが葉柄、袋は葉身に対応するものであると考えられている。袋状の葉身の発生初期の状態がハスやフキのような^{なて}楕状葉のそれに似ていることから、楕状掌状葉が変形したものと解釈されている⁴⁾。同じような壺状の捕虫葉を作るサラセニア属、フクロユキノシタ属、タヌキモ属についても楕状掌状葉から進化したのではないかと考えられている。これらの属はみな別の系統に属するので（図1、表1）、それぞれ独立に落とし穴型捕虫葉を進化させたことになる。たしかに発生過程を観察するとそれぞれの捕虫葉の出来方は異なっている。とくに、袋のふたの出来方は個々の属で大きく異なっている。楕状掌状葉からの進化は発生過程の外見的な類似からの推定であり、形態形成にかかわる遺伝子マーカーを用い

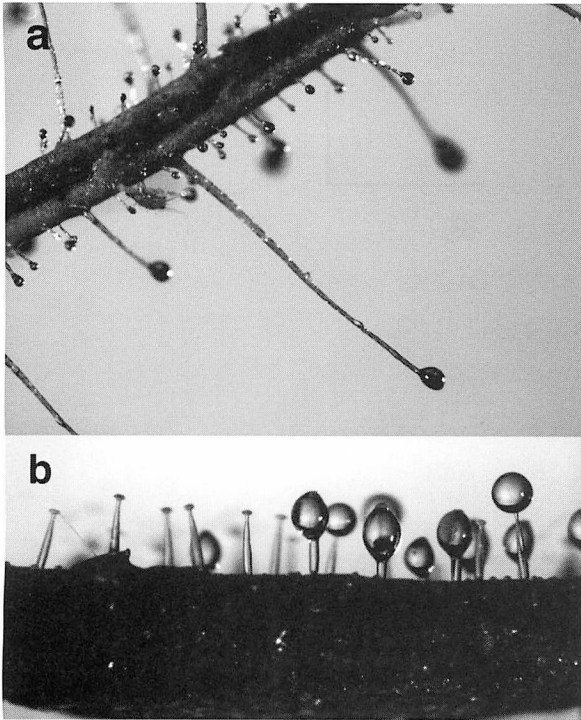


図3 ロリデュラ(a)とムシトリスミレ(b)の仲間の捕虫葉の毛。

ように巻き込まれる。そして、小葉がより細かく形成されるようになるのである。葉がもっと細かくなったとしたらどうだろう。つまり、触毛はとて小さくなった小葉なのかもしれない。これなら折りたたまれてできる葉と、葉のような構造をした触毛がうまく説明できる。もちろんこれはかなり大胆な作業仮説であり、多くの異論があるだろう。しかし、普通の被子植物の葉で明らかになった形態形成にかかわる遺伝子群をモウセンゴケ属植物で調べる、そのことにより、この奇妙な葉がどのように進化したかの謎がとけるかもしれないという点では共感いただけるのではないだろうか。ドロソフィルム属、トリフィオフィラム属はモウセンゴケ属と近縁で同じように維管束のある触毛をもっている。

ムシトリスミレ属、イビケラ属、ヒブリス属、ロリデュラ属はモウセンゴケ属と同じように粘着式の捕虫葉を形成する。しかし、葉の表面の毛は普通の

植物に見られる分泌毛とよく似ており(図3)、モウセンゴケ属のような複雑な進化の産物ではなさそうである。

3. ハエトリグサの葉

ハエトリグサ属とモウセンゴケ属は花形態、花粉形態、そして染色体数の類似から近縁であると考えられてきた。だが、両者の捕虫様式はハエトリグサ属が挟み込み型、モウセンゴケ属が粘着型と大きく異なっており(口絵3頁参照)疑問が呈されることもあった。しかし、遺伝子を用いた研究からも両者が姉妹群であることがはっきりした³⁾(図4)。

そして、モウセンゴケ属と同じ粘着型捕虫葉をもつドロソフィルム属、トリフィオフィラム属、一方、ハエトリグサ属と同じ挟み込み型捕虫葉をもつムジナモ属の系統関係も明らかになった。ウツボカズラ属は落とし穴型捕虫葉をもち、モウセンゴケ属ともハエトリグサ属とは捕虫様式が大きく異なる。それなのに、両者に近縁であることもわかった。これらの食虫植物に最も近縁な非食虫植物はイソマツ科やタデ科である。しかし、これらの非食虫植物からどのようにして食虫植物が進化できたのかは、中間的な種もなく、今後の課題である。図4の系統関係に基づいて最も節約的に考えてみる。すると、挟み込み型捕虫葉をもつハエトリグサ属とムジナモ属の共通祖先は粘着型の捕虫葉をもっていたと推定できる。ツクバネカズラ科、ディオニコフィルム属、ハプロペタルム属は非食虫植物である。このことから、ツクバネカズラ科、ディオニコフィルム科、そしてドロソフィルム属の共通祖先は粘着型の捕虫葉をもっていた。そして、ドロソフィルム属が分岐したあとでいったん捕虫葉を失い、再びトリフィオフィラム属が進化するときに粘着性の捕虫葉を再度獲得した可能性が高い。さらに、ウツボカズラ属の祖先もモウセンゴケ型の捕虫葉をもっていたことになる。

さて、ハエトリグサ型の捕虫葉はどのようにモウ

●特集 I : 食虫植物●

特集にあたって

長谷部光泰

食虫植物は誰も^{だれ}が知っているなんとも奇妙な生物である。しかし、どんな植物からどのように進化してきたのか、どのように種分化するのか、どんな分子メカニズムによって運動しているのか、消化液にはどんな消化酵素が含まれているのかなどなど多くの謎^{なぞ}が残されている。近年、分子生物学を始めとした新しい技術を用いて食虫植物の謎にアプローチできるようになってきた。本特集では食虫植物研究の現状をまとめ、将来の展望を語る。

まず、近藤勝彦先生 (27~31 頁参照) に食虫植物の概説と食虫植物研究の歴史と現状についてまとめたいただいた。

次に、長谷部光泰 (32~37 頁参照) は食虫植物がどんな植物に近縁でどのように進化してきたのかを概説した。意外にも、食虫植物は見ての通り特殊な形をしているために、それらの類縁関係はよくわかっていなかった。この 10 年ほどの間に遺伝子の塩基配列を直接比較する方法 (分子系統学的手法) により、すべての食虫植物の類縁が明らかになったので紹介する。また、系統関係に基づいて捕虫葉がどのように進化してきたのかについて推論した。

植物の進化の大きな特徴の一つとして頻りに倍数体が形成されることがある。新しい種ができるときにも倍数体化に伴う生殖的隔離が大きいかかわっている。星良和先生 (38~43 頁参照) は、モウセンゴケ属の進化における倍数体進化の役割、さらに、モウセンゴケ属で顕著な染色体サイズ変化の役割についての最新の知見を概説、他の植物との相違点、類似点について議論していただいた。また、双子葉植物ではモウセンゴケ属だけに見られる特異な染色体の特徴についても考察いただいた。

生物は競争とそれに伴う自然選択の結果として時間と空間を住み分けて生活史を営んでいる。個々の種が生活史をどのように進化させてきたかは進化学の大きな研究分野である。中野真理子・木下栄一郎・植田邦彦先生方 (44~49 頁参照) には生活史の進化という観点からトウカイコモウセンゴケの種形成過程を探っていたいただいた。モウセンゴケとコモウセンゴケの交雑由来のトウカイコモウセンゴケは、集団ごとに環境にあわせて両親の特性をさまざまに種々選択し集団分化しつつあり、まさに進化の途上にある植物といえる。

食虫植物には大いに多様化している群と遺存的な少数の種を含む群がある。前者の代表がウツボカズラ属で世界に 100 種近くが知られている。これらの種がどのように進化してきたのかについて、生物地理学的観点を含め倉田薫子・瀬戸口浩彰両先生 (50~54 頁参照) に概説いただいた。同一種内での形態変化や遺伝子の変化は新しい種が形成される準備段階といえる。ニューカレドニアに分布する *Nepenthes vieillardii* の島内での種内多様性から、ウツボカズラがどのように進化しつつあるのかについて探究していただいた。

ハエトリグサの捕虫葉は 1 回目の刺激のあと数十秒以内に 2 回目の刺激が加わると閉じる。これは偶然にものが当たったときには閉じず、確実に虫を捕らえる機構として知られている。上田実先生 (55~60 頁参照) にはこの記憶ともいべき現象を司る化学物質探索の最前線を紹介していただいた。

食虫植物の消化酵素については古くから多くの研究があるものの、タンパク質自体を精製し、遺伝子を特定した研究はこれまでになかった。世界で初めて同定されたウツボカズラの消化酵素の驚くべき特性を発見者である高橋健治先生 (61~66 頁参照) に紹介いただく。

本特集では食虫植物研究の最前線を紹介したが、同時に食虫植物という研究材料がまだまだ新発見の宝庫であることをご理解いただけるだろう。近代的な視点から新しい技術を用いて、この魅力的な植物の謎が少しでも明らかになることを願いたい。

(はせばみつやす、自然科学研究機構 基礎生物学研究所)