

コ克蘭の形態形質の適応的意義について

生物班: 荒川陽帆

要旨

ラン科は、28000種以上の種が記載され、顕花植物の中で最も大きな科の1つである。ラン科植物は熱帯地域の林冠環境を中心に、世界各地の林床や草原、湿地帯、乾燥地帯を含む様々な環境に適応し、また、その環境に合わせて多種多様な形質や生活史を進化させた。本研究で扱ったコ克蘭は、進化の過程で生育環境の大幅なシフトを経験し、また、主に自動自家受粉によって受粉を行う繁殖スタイルを確立した種である。その進化に伴う形態形質の変化や、その適応的意義について、自生地の調査と組織学的解析から考察した。祖先形質であると考えられる形態形質がある程度維持されていることと、それがコ克蘭の属するクモキリソウ節の進化の至近要因に関係している可能性があること、また、自動自家受粉によって繁殖する生活史に適応的な形態形質を進化させたことが示唆された。

1. はじめに

ラン科(Orchidaceae)は、763属28,000種以上が記載されており、顕花植物の中で最も多様な科の1つである(Christenhusz and Byng, 2016)。この科の種は世界中の熱帯地域に特に豊富に存在し(Chase, 2005)、また、ラン科のうち少なくとも70%が林冠環境に適応放散した着生植物である(Benzing, 1990)。

ラン科植物は、その特殊な菌根共生系によって特徴づけられる。陸上植物のほとんどは根で菌類との共生を行うが、一般的な菌根共生は、植物から菌類へ光合成産物を供給し、共生菌から植物へ無機養分を供給するという相利共生の関係であるのに対し、ラン科植物は、菌糸を根の表皮細胞内に丸め込み消化する、寄生的な関係である。この仕組みでは、菌糸ごと消化することで菌類から炭素源を得ることができるため、主に温帯地域で、ラン科植物が暗い林床環境へ適応することを可能にした。また、すべてのラン科植物は胚乳を持たず、微細な種子を大量につくる戦略をとるため、発芽のための養分を完全に共生菌に依存する。そのため、ラン科植物が生育するためには必然的に共生菌の存在が必要となる。また、ラン科植物の共生菌は、ランの種類ごとに特異的である。新規の菌類との共生能を獲得した系統が、共生菌のニッチ選好性の違いによって集団から地理的に生殖隔離され、種分化につながるとして、共生菌の特異性というラン科植物の生理形質が、ラン科植物の多様化に貢献したと考えられている。これまで、主に土壤菌類を対象にした、環境による菌類相の違いについての研究が行われてきたが、樹種によって樹皮の菌類相が異なることが示され(Lorenzo Pecoraro et al. 2021)、これは、ラン科植物の多様性の中心である熱帯地域の林冠環境においても、菌根共生系がラン科植物の多様化に貢献したという解釈が成り立つことを支持するものと考え、熱帯地域の樹種についても同様の研究が行われることを期待する。

ラン科植物の林冠環境への適応に伴い、様々な解剖学的・生理学的な形質を進化させたことが知られる。着生植物にとって最大の選択圧として働くのは水分制限である(David H. Benzing 1987, Laube, S., Zott, G., 2003)。その適応のために、セッコク亜科では、クチクラ層の発達や気孔の減少、水分貯蔵器官、海綿状の組織(ベラーメン層)で覆われた根、付着根、CAM型光合成などを発達させた(ShibaoZhang, et al. 2018, Shi-Jian Yang et al. 2016)。

また、ラン科植物は花形質が高度に特殊化されているものが多く、ラン科植物の花はふつつ左右対称であり、花柄子房が180°ねじれて、下側に送粉昆虫の足場として機能する唇弁を、上側に雄蕊と雌蕊が癒合した蕊柱を発達させる。大量の胚珠に受精するために、花粉塊も発達する。

今回の実験では、ラン科セッコク亜科クモキリソウ属クモキリソウ節のコクランを扱った。セッコク亜科は、ラン科の中で最大の亜科である。共有原始形質では地生だが、亜科の種の約91%は着生植物である(Atwood, 1986)。クモキリソウ属も主に着生植物であるが、クモキリソウ節は、東アジアの暖温帯に分布する、共有原始形質が地生の系統である。クモキリソウ節に分岐後に、二次的に着生植物となった種が独立に2種存在する。コクランは、福島県以南の暖温帯の常緑広葉樹林の林床に分布し、自動自家受粉を行う。

今回の研究では、コクランの形質の適応的意義や、クモキリソウ節の生息地の可塑的な変化について、コクランの組織学的形態形質の観察、野外での自生地の調査を行なった。

2. 研究手法

2021年11月～2022年5月にかけて自生地での野外調査を行い、コクランの形態観察、生育環境を記録した。

3. 結果

生育環境

常緑照葉樹林・竹林・杉の植林地・アカマツの一次林での生育を確認した。半日陰～暗所で、基質の湿度が保たれる場所での生育数が多く、大型になる傾向があった。林床が最も暗かった杉林での周囲の植生は主にトウゲシバ・フユイチゴ・アオキ・大葉シダ綱・蘚苔類のみであり、生育密度も少なかったが、コクランは群落を形成し、旺盛に生育していた。一方、アカマツ林下で、日当たりがよく基質が乾燥しやすく、周囲の植生はが豊かな環境でもごく少数の生育を確認した。これは、このアカマツ林における土壌、乾燥、光などの環境条件下でも生育可能であることを示すとともに、コクランの実現ニッチは種間相互作用による制限を受けていることも示唆している。

地生のクモキリソウ属の中では珍しく偽球茎を形成する。偽球茎は円柱形で、基部からビニール質の半透明の薄い鞘が形成され、偽球茎に密着して覆う。偽球茎の頂上から葉が2～3枚形成される。

5～6月に偽球茎の下部から短い根茎を伸ばし、新たな偽球茎を形成する。一定以上に成長した個体は偽球茎の頂上から5～7月に1つ総状花序を形成する。花は、側花弁は幅0.5mm程、側萼片は幅3mm程で、花柄子房が180°ねじれて唇弁が下側になる。唇弁の幅は4.5mm程である。花弁や萼片が極端に退化した地味な花(花被サイズの小さな花)を咲かせ、花序あたりの花数(花序サイズ)は最大15個がまばらにつき、花序全体も目立ちにくい。また、自動自家受粉を行うことが知られている。

根は偽球茎の基部から形成され、10～20cm程伸長し、根の分岐は見られない。基質中の根は白く、根毛に覆われ、ベラーメン層の有無は未確認。基質外の根は葉緑体を持つ同化根、根毛は無く、ベラーメン層と思われる組織を持ち、吸水性がある。根の形質には表現系の可塑性が認められた。

4. 考察

コクランの花形質について、コクランが動物送粉のみによって受粉を達成すると考えた場合、コクランは視覚的に目立ちにくい花序を形成するため、送粉者誘引効果が花被サイズのみ依存するとすると、この形態形質は送粉者誘引に不利であると考えられる。これは、コクランの生育地である暗い林床における、他種の花との送粉者をめぐる競争が少ない、かつ、送粉者が訪れる頻度が少ない、かつ、光量の不足による資源制限を受けるといった環境条件への適応であると考えられる、すなわち送粉者の訪問が少ないため花被サイズへの資源投資から得られる利益が少ないことから、送粉者の誘引効果を高めるよりもむしろ花被サイズを小さくすることで、結実しなかったときの資源の損失を抑えつつ、多年生であることを活かして運良く送粉者が訪問するのを待つ、という戦略をとるのではないかと考えることができる。しかし、この場合、花序サイズが最大15個であり、運良く訪れた送粉者がそれらすべてを受粉するとは考えにくく、結実率の低下を招くことが予想される。結実しなかった花は、繁殖器官へ投資した資源の損失である

ため、花被サイズの小ささの至近要因を資源制限であると仮定すると、送粉者誘引効果の低下のために、かえって資源の損失が大きくなりそうに思えるので、コ克蘭の花形質は、膜翅目などの一般的な送粉昆虫の数の少なさによる送粉者制限と、資源制限への適応であるとは説明しづらい。花序サイズを小さくして花被サイズを上げる、カタクリ型の形態のほうが結実率が高く適応的だろう、と思われる。

つまり、コ克蘭が虫媒であると仮定すると、花被サイズが小さい割に花序サイズが大きいという形態形質の適応的意義を推測することができなかった。

これらを、コ克蘭は自動自家受粉を行うという前提のもと考えると、送粉者誘引効果を考えなくてよい。花被サイズや、結実率などの資源分配戦略を議論する必要がない。よって、コ克蘭は自動自家受粉への適応形質を進化させたことがわかった。コ克蘭の受粉機構については詳細な研究がなされていないが(末次, Twitter 2020/02/28)、今回の調査結果は自動自家受粉を主に行うという説と矛盾しない。

花序につく花の数は最大で約15個になるが、結実率はどの程度であるのか興味深い。自動自家受粉の成功率によって果実への資源投資量は変動することになるが、仮に結実率が100%であり、15個の果実をつけるとしたら、それを毎年繰り返すだけの資源を確保できるのだろうか？暗い林床環境に生育するコ克蘭の、光合成や、菌根共生によって得る資源量やその比率がどの程度であるのか、どの季節に菌根共生が活発化するのか、植物体内に存在する窒素、炭素量とその比率がどのように季節変動するのか、それによって得た資源をどのように繁殖器官に分配するのか等が気になるところである。

コ克蘭は主に自動自家受粉を行うため、送粉者の誘引に適さないであろう花序を形成するが、動物送粉による他家受粉を行うことはないのだろうか。自動自家受粉を発達させても、他家受粉の機構を併用することには、遺伝的多様性を保つという点で大きな適応的意義がある。実際に、自動自家受粉が可能な他のラン科植物の多くは他家受粉も併用している。コ克蘭は、花弁や側萼片は退化しているものの、送粉昆虫の足場である唇弁は比較的大きさが保たれているため、自動自家受粉と他家受粉を併用している可能性が高いと考えられる。コ克蘭の花に送粉者が訪れ、花粉を運ぶのかどうかの調査が必要である。

コ克蘭の形態観察では、偽球茎や同化根等、着生植物的な祖先形質と思われる組織学的形質がいくつか残存していることがわかった。クモキリソウ節内での生育環境のシフトに伴う形態形質の変化を調べるため、他のクモキリソウ節の種についても詳細な組織学的解析が期待される。そして、その研究で、他の地生クモキリソウ節植物にも着生植物的な形質が認められ、その相同性が示された場合、クモキリソウ節は、着生植物としての形質を保持していたために、着生環境への二次的な適応のハードルを下げた、と推測することができる。セッコク亜科には他にも生育環境の副次的なシフトが起こった系統が存在するが、それらの進化の至近要因の理解が深まり、また、地生に適応したタイミングで、着生機能が維持されていたことになるが、地生環境への適応の際に着生機構が前適応的に、適応的意義のある形態形質として転用されていたのかどうかなど、着生機構の維持の究極要因についての議論も可能となる。

このような、陸生、着生の生息地のシフトをについて、形態形質の変化との相関だけでなく、ゲノム進化の過程や、それらの適応進化の時空的な過程の解明が進み、進化生態学的な文脈が理解されるよう、今後の研究を期待する。

5. 参考文献ならびに参考Webページ

Kenji Suetsugu, 2019, Rain-triggered self-pollination in *Liparis kumokiri*, an orchid that blooms during the rainy season

石井 博, 2008, 花の進化を花序の機能から読み解く

石井 博, 2006, ポリネーターの定花性

工藤 岳,2008,送粉系生態学のこれまでの経過と最近の動向

E. PORCHER,R. LANDE,2005,The evolution of self-fertilization and inbreeding depression under pollen discounting and pollen limitation

John T. Atwood,1986,THE SIZE OF THE ORCHIDACEAE AND THE SYSTEMATIC DISTRIBUTION OF EPIPHYTIC ORCHIDS

David H. Benzing,1987,Vascular Epiphytism: Taxonomic Participation and Adaptive Diversity

Laube, S., Zotz, G., 2003. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte?

M.J.M. Christenhusz, J.W. Byng,2016, The number of known plant species in the world and its annual increase

ShibaoZhang,YingjieYang, JiaweiLi,JiaoQin,WeiZhang,WeiHuang,HongHu,.2018,Physiological diversity of orchids

Lorenzo Pecoraro, Hanne N. Rasmussen, Sofia I. F. Gomes, Xiao Wang, Vincent S. F. T. Merckx, Lei Cai & Finn N. Rasmussen.2021. Fungal diversity driven by bark features affects phorophyte preference in epiphytic orchids from southern China

堤 千絵 2008.Phylogeny and evolution of epiphytes in Davalliaceae (Polypodiales) and Liparis (Orchidaceae

Shi-Jian Yang Mei Sun, Qiu-Yun Yang, Ren-Yi Ma, Jiao-Lin Zhang, Shi-Bao Zhang,2016.Two strategies by epiphytic orchids for maintaining water balance: thick cuticles in leaves and water storage in pseudobulbs

Guo-Qiang Zhang, Ke-Wei Liu, Zhen Li, Rolf Lohaus, Yu-Yun Hsiao, Shan-Ce Niu, Jie-Yu Wang, Yao-Cheng Lin, Qing Xu, Li-Jun Chen, Kouki Yoshida, Sumire Fujiwara, Zhi-Wen Wang, Yong-Qiang Zhang, Nobutaka Mitsuda, Meina Wang, Guo-Hui Liu, Lorenzo Pecoraro, Hui-Xia Huang, Xin-Ju Xiao, Min Lin, Xin-Yi Wu, Wan-Lin Wu, You-Yi Chen, Song-Bin Chang, Shingo Sakamoto, Masaru Ohme-Takagi, Masafumi Yagi, Si-Jin Zeng, Ching-Yu Shen, Chuan-Ming Yeh, Yi-Bo Luo, Wen-Chieh Tsai, Yves Van de Peer & Zhong-Jian Liu,2017,The Apostasia genome and the evolution of orchids