

世界各地、1万種の解析から見てきた樹木の進化パターン —送粉共生、種子散布共生、菌根共生の相関進化—

概要

京都市大学生態学研究センターの山尾僚教授と大野美涼さん（当時：岩手大学連合農学研究科）は、世界各地の樹木の送粉様式、種子散布様式、菌根共生のタイプについて 699 種、または 10475 種からなる 2 つのデータベースを作成し、送粉共生、種子散布共生、菌根共生が互いに関わり合いながら進化している可能性を示しました。

送粉共生、種子散布共生、菌根共生は、それぞれが植物の多様化や陸上生態系の構築に重要な役割を果たしてきたことが知られているにもかかわらず、それらの進化的な関わり合いについては明らかにされていませんでした。本研究では、樹木における送粉様式（動物媒・風媒）、種子散布様式（動物散布・風散布・重力散布）、菌根共生のタイプ（AM・EcM）の関係性について、樹木の系統関係を考慮した解析を実施しました。その結果、送粉共生、種子散布共生、菌根共生は互いに関連して進化（相関進化）していることがわかりました。AM と共生する樹種は、送粉・種子散布ともに動物媒を示す種が多く、EcM と共生する樹種は、送粉は風媒、種子散布は重力または風散布を示す種が多いことが明らかになりました。また、送粉・種子散布様式ごとの分散距離の違いと、菌根共生のタイプ間における植物—土壌フィードバック効果^{*1}の違いに着目することで、3つの共生関係の相関進化の背景にある仕組みを推察しました（図1）。これらの研究成果は、樹木の多様化や森林生態系の形成過程を紐解く新たな糸口になることが期待されます。

本研究は、2024年5月10日に「*New Phytologist*」誌に掲載されました。

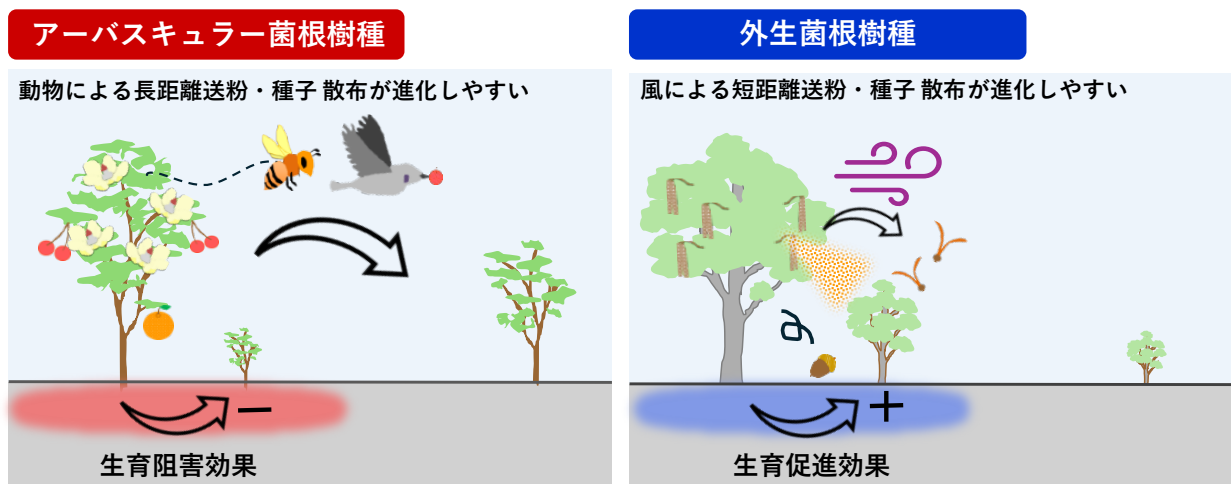


図1. 植物—土壌フィードバック効果から予測された、菌根共生のタイプごとの送粉・種子散布様式。

1. 背景

植物は約 4 億 7000 万年前に陸上に進出して以来、菌類や昆虫、大型動物など様々な生物と共生してきました。例えば、現生植物の約 9 割もの種が根で菌根菌と共生していることや、半数以上もの樹木が花粉媒介（以下、送粉）や種子散布を昆虫や大型動物に頼っていることが知られています。様々な共生関係があるなかでも、送粉共生、種子散布共生、菌根共生は、3 大共生関係とも呼ばれ、それぞれの共生関係が植物の多様化や陸上生態系の形成に重要な役割を担ってきたと考えられています。しかし、それら 3 つの共生関係が植物の進化の過程で互いにどのように関わり合いながら作用してきたのかはわかっていませんでした。

私たちは、菌根共生のタイプ（アーバスキュラー菌根菌：以下、AM、外生菌根菌：以下、EcM）間の植物—土壌フィードバック効果^{※1}の違い（Bennett et al., 2017）、そしてそれがもとになり形成されると考えられている樹木の生育密度の違いをヒントに、送粉共生、種子散布共生、菌根共生が互いに影響し合いながら進化しているという仮説を立てました（図 1）。具体的には、AM と共生する樹種（以下、AM 樹種）では、親株の周辺で負の植物—土壌フィードバック効果はたらく（病原菌や植食者が蔓延することにより、同種の芽生えの生育が阻害される）ため、種子を親株から離れた位置に散布できる動物散布が進化しやすいと考えました。それに伴い、同種個体との距離が遠くなるため、より効率的に花粉を運ぶために、花から花へ着実に花粉を運べるハチやチョウなどの送粉者を介した動物媒の送粉様式が進化しやすいと予測しました。一方で、EcM と共生する樹種（以下、EcM 樹種）では、親株の周辺で同種の芽生えの生育が促進される傾向があります。これは、EcM が樹木の芽生えを病原菌から効果的に保護するためと考えられています（正の植物—土壌フィードバック効果）。したがって、EcM 樹種では、比較的散布距離が短く、親株周辺に散布される重力や風による種子散布様式が進化しやすいと予測しました。それに伴い、同種が密集するため、風媒の送粉様式が進化しやすいと予測しました。実際、日本の森林で菌根共生のタイプを意識しながら樹木を観察してみると、送粉様式、種子散布様式、菌根共生のタイプが強く関係しているような様子が観察できます（図 2）。

アーバスキュラー菌根樹種



外生菌根樹種

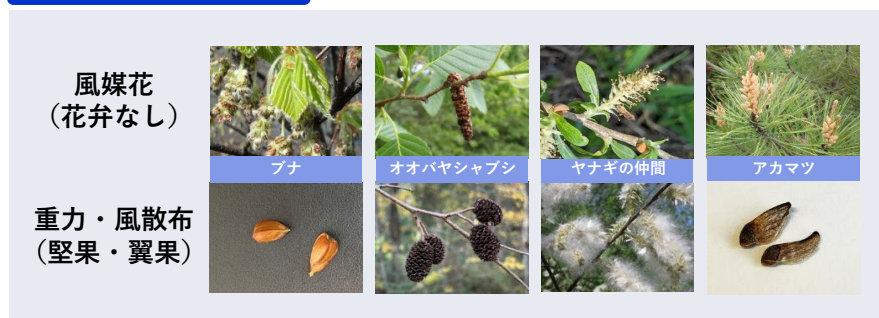


図 2. 異なる菌根共生のタイプにおける送粉、種子散布様式。日本の樹木の例。

2. 研究手法・成果

私たちは、ユーラシア、北米、南米、アフリカ、オセアニアなど世界各地に生育する樹木のうち、菌根共生のタイプ（AM または、EcM）が明らかになっている 699 種（データベース I）と、菌根共生のタイプが推定されている 10,475 種（データベース II）を対象に、送粉様式（動物媒、風媒）と種子散布様式（動物散布、風・重力散布）を花や果実の形態から推定しました。次に、これらの形質を系統樹上にマッピングし、系統関係を考慮した相関分析を行いました。その結果、菌根共生のタイプと送粉・種子散布様式は互いに強く結びついていることが分かりました（図 3）。具体的には、AM 樹種は、動物媒花と動物による種子散布様式を示す種が多く、EcM 樹種は、風媒花と風や重力による種子散布様式を示す種が多いことが明らかになりました。

さらに私たちは、系統樹から祖先形質を復元し、送粉様式、種子散布様式、菌根共生のタイプの進化の因果関係を解析しました。その結果、AM 樹種は、動物による送粉や種子散布を進化させやすく、またその逆に、動物による送粉や種子散布様式を進化させた樹種は、AM との共生を進化させやすいことが分かりました。一方、EcM 樹種は、風媒花と風や重力による種子散布様式を進化させやすく、その逆もまた同様であることが分かりました。

これらの結果から、樹木における送粉共生、種子散布共生、菌根共生は、密接に関連して進化してきたことが示唆されました。

3. 波及効果、今後の予定

今回の調査では、花や果実の形態に基づいて送粉様式と種子散布様式を推定しているため、実際の送粉様式や種子散布様式を完璧に評価できていないわけではありません。今後は、実際の送粉様式や種子散布様式を詳細に調べる研究や、異なるタイプの菌根菌を同じ樹種に接種し、花や果実の発達や、送粉と種

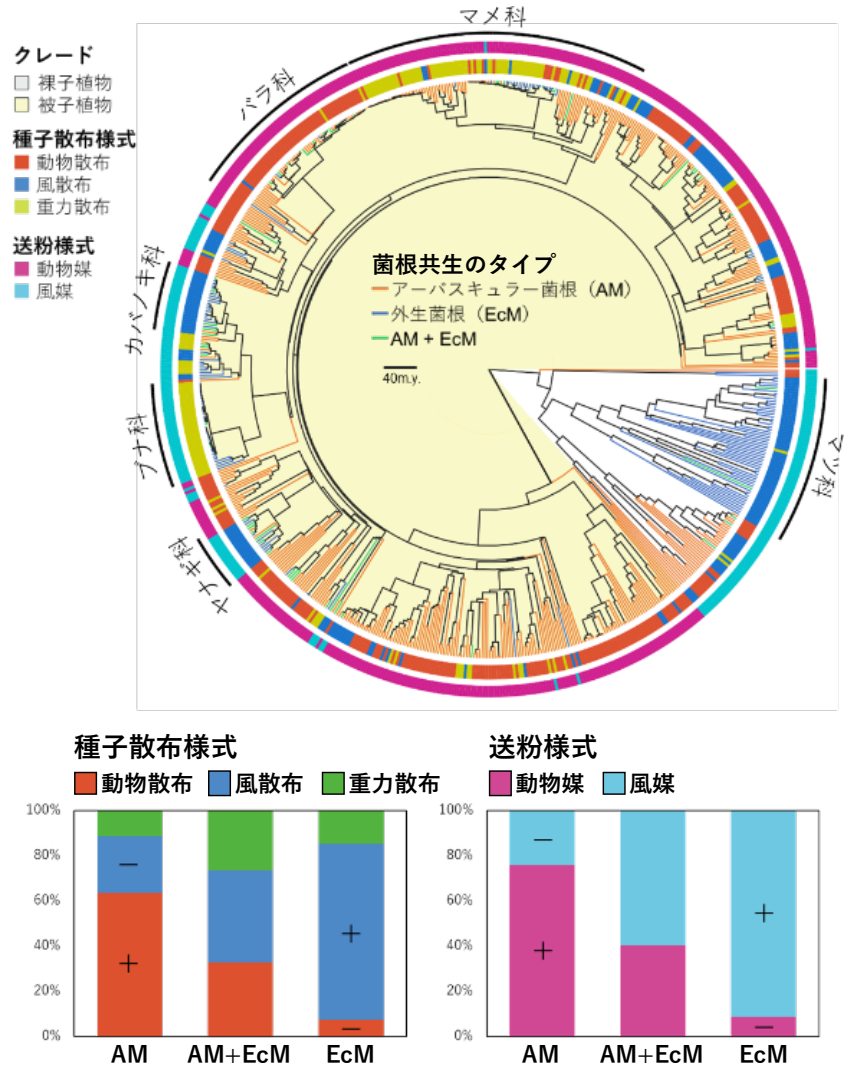


図 3. 樹木699種における菌根共生のタイプと送粉、種子散布様式の進化的関係. 下図の+と-はそれぞれ有意に割合が多い、または少ないことを示す. AM + EcMは、AMとEcMとの共生の両方の記録がある樹種を示す. Yamawo & Ohno (2024)を改変.

子散布の機能を比較するといった実験的アプローチによって、送粉共生、種子散布共生、菌根共生の関係性をより厳密に検証していく必要があります。

また、本研究により明らかになった「送粉共生、種子散布共生、菌根共生の相関進化」は、樹木や森林生態系を健全な状態に維持するためには、樹木そのものだけではなく、送粉者、種子散布者、菌根菌を含めた包括的な保全策が必要となることも示唆しています。

<用語解説>

※¹. 植物-土壌フィードバック効果

土壌に植物が根付くと、植物周辺の土壌微生物相などが変化し、その影響が植物の生存や成長に影響する（植物へフィードバックする）現象。アーバスキュラー菌根樹種では、同種の生長を抑制する負のフィードバックが、外生菌根樹種では、同種の生長を促進する正のフィードバックが働きやすい（Bennett et al., 2017）。

引用文献：Bennett, J. A., Maherali, H., Reinhart, K. O., Lekberg, Y., Hart, M. M., & Klironomos, J. (2017). Plant-soil feedbacks and mycorrhizal type influence temperate forest population dynamics. *Science*, 355(6321), 181-184.

<研究者のコメント>

この研究は、森林で樹木を観察中に抱いたちょっとした疑問と気づきをきっかけに始まりました。今回明らかになった樹木における送粉共生、種子散布共生、菌根共生の相関進化は、森林に生息する様々な生物の進化や生態にも影響を及ぼしているかもしれません。実験的な検証などを通じてその影響を明らかにしていくことで、生態系が発展してきた歴史をも紐解くことができると考えています。今後も植物や動物を観察した際の何気ない疑問に向き合いながら、研究を展開していきたいと思えます。

<論文タイトルと著者>

タイトル：Joint evolution of mutualistic interactions, pollination, seed dispersal mutualism, and mycorrhizal symbiosis in trees

樹木における送粉共生、種子散布共生、菌根共生の相関進化

著者：山尾 僚、大野美涼

掲載誌： *New Phytologist*

DOI：10.1111/nph.19783