

植物-微生物間相互作用からみる侵略生態学

中村 直人^{1*}

Invasion ecology through the insight of plant-microbe relationships

Naoto Nakamura^{1*}

概要

外来種とは、もともとの生息地から離れた地域に人為的に導入された生物であり、その一部は侵略的外来種として在来種を脅かし、生態系に大きな影響を与える。外来種が侵略に成功する要因を解明することは侵略生態学における中心的な課題の一つである。生物の侵略には気候や土壌環境など様々な要因が関与するが、特に植物においては、微生物との相互作用が大きな役割を果たすと考えられてきた。特に近年では次世代シーケンサーを用いた微生物解析技術の進展により、外来種が原生地と侵略地間で相互作用する微生物の違いや、個々の微生物の機能を推定することが可能となっている。これらの手法により、今までに提唱されてきた侵略仮説の検証や侵略成功に関わる微生物を種レベルで特定できる可能性がある。本稿ではこれらの知見を踏まえ、微生物との相互作用を通じて外来植物の侵略成功のメカニズムに迫る研究の現状について解説する。

1. はじめに

外来種とは、本来の生息域・分布域を超え人為的に移動された生物種を指す。このうち、侵略的外来種と呼ばれるものは在来種との交雑や競争を介して生物多様性を脅かす（写真¹⁾。「なぜ特定の外来種のみが侵略に成功し、侵略地と原生地で異なる個体群動態を示すのか」という疑問は侵略生態学における中心的な課題であり、これを明らかにすることは外来種の個体群動態予測や防除手法の開拓に貢献する。外来植物の侵略には気候条件や土壌環境、あるいは植食者との相互作用など様々な要因が関連することが知られているが、近年では植物と微生物間の相互作用が侵略を促進する可能性が注目されている。



図1 東アジア原産のマンリョウ (*Ardisia crenata*) が、侵略地である米国フロリダ州において繁茂している様子。(2022年4月、著者撮影)

2. 植物の侵略における植物-微生物相互作用

すべての陸上植物は、それを取り巻く微生物と相互作用している。例えば土壌微生物群集について、植物が二次代謝産物等を通じて自身の生育に有益な微生物（菌根菌やその他の共生菌など）を根に集積することが知られている¹⁾。しかし一方で、病原菌などの有害な微生物も宿主植物の周囲に集

2024年9月20日受理.

¹〒611-0011 宇治市五ヶ庄 京都大学生存圏研究所 森林圏遺伝子統御分野

* E-mail: nakamura.naoto.i66@kyoto-u.jp

まる²⁾。すなわち、宿主植物によって変化した微生物群集が逆に植物の個体群動態に影響を与えるというフィードバック機構が存在する（植物-微生物間相互作用）³⁾。この植物-微生物間相互作用は、外来植物の原生地と侵略地での個体群動態の違いを説明する要因として、侵略生態学において長く重要視されてきた⁴⁾。特に 2010 年代以降には次世代シーケンサーによる微生物群集の解析が一般化したことにより、植物と相互作用する微生物を網羅的に検出することが可能となった。この手法を用いて、在来地-侵略地間で外来植物がどのように異なる微生物と相互作用しているか、またそれらが侵略地における外来種の生育にどのような影響を与えているかを検証することが可能となりつつある。

3. 侵略仮説と植物-微生物相互作用

外来植物による侵略を説明するための主要な仮説の一部は、原産地と侵略地間における植物-微生物相互作用の差異に焦点を当てている⁵⁾。代表的な仮説として、天敵解放仮説⁶⁾および新規共生者仮説⁷⁾が挙げられる。天敵開放仮説は、外来種の原産地でその個体群を制御している病原菌や捕食者が侵略地には存在しないことにより、侵略地において外来種のパフォーマンスが向上することを予測している。新規共生者仮説は、外来植物が侵略地において新たな相利微生物との共生関係を形成し、それが植物の防御機構や成長、ストレス耐性を強化するという仮説である⁸⁻¹⁰⁾。歴史的には、これらの仮説は滅菌土壌と非滅菌土壌を用いて植物の生育を比較する実験によって評価されてきた^{11,12)}。しかし、このアプローチにはいくつかの制約がある。第一に、土壌微生物群集をブラックボックスとして扱うため、外来種の個体群動態を制御するような微生物の特定が困難である。近年のバイオインフォマティクス技術およびデータベースの充実により、アンプリコンシーケンシングデータから Operational Taxonomic Unit（操作的分類群；OTU）の機能を推定することが可能となった。例えば FUNGuild というデータベースは、真菌の系統的な情報からその機能を推定するために利用されている¹³⁾。このようにアンプリコンシーケンスと系統学的アプローチを組み合わせることにより、原生地あるいは侵略地における微生物の役割をコミュニティ全体および OTU レベルで評価できる。第二に、植物と相互作用する微生物の地理的な比較が行われていない点が挙げられる¹⁴⁾。上記の天敵開放仮説や新規共生者仮説は外来植物と相互作用する微生物群集がその侵略地と原生地で異なることを前提としているが、それを実際に比較した研究は少ない¹⁵⁾。さらに植物と相互作用する微生物は、その環境における微生物群集だけでなく、植物の部位（例：葉、根、土壌）にも依存すると考えられる。そのため、外来種による侵略のメカニズムを解明するためには、植物の様々な部位において相互作用する微生物を原生地-侵略地間で網羅的に検出・比較することが必要である。

3.1 地下部微生物群集と外来植物のかかわり

外来植物と微生物の相互作用に関する多くの研究は、土壌微生物群集に焦点を当ててきた^{16,17)}。根および根圏における特定の微生物は、環境ストレスに対する耐性や植物病原体に対する抵抗性を強化し、その結果として植物の侵略成功を促進することが知られている¹⁸⁻²⁰⁾。特に菌根菌であるアーバスキュラー菌根菌（以下 AM 菌）に関する研究例は多く、例えば Sheng ら²¹⁾は外来草本ヒメムカシヨモギ（*Conyza canadensis*）集団を原生地（北米）と侵略地（ユーラシア）間で比較し、侵略地集団は原生地集団より豊かで多様な AM 菌群集と相互作用していることを示した。一方で、土壌病原菌群集の地理的な違いも植物の個体群動態に影響する。例えば、Irving ら²²⁾はイガヤグルマギク（*Centaurea solstitialis*）の原生地集団（ユーラシア）は、侵略地集団（北米）の集団に比べて根内病原性細菌の多様性が高いことを示した。これらの研究は、外来種と相互作用する土壌微生物の原生地-侵略地間での違いが侵略を促進しうることを示している。これらの比較解析と従来用いられてきた土壌入れ替え実験を組み合わせることにより、微生物群集の違いが具体的にどのように植物の生育に影響を与えているのかを解明することが今後の課題となる。

3.2 地上部微生物群集と外来植物

地下部微生物と同様に、地上部、特に葉の内生菌は病原体や食害に対する抵抗性の増加を通じて宿主植物のパフォーマンスを向上させることが知られている^{23),24)}。しかし、地上部の微生物と植物の相互作用は土壌微生物ほど注目されておらず、それらが植物の侵略性に与える影響についての理解は不十分である。日本原産であり北米で侵略的外来種であるマンリョウ (*Ardisia crenata*) を対象とした中村²⁵⁾らの研究では、マンリョウと相互作用する微生物が、根、葉、土壌のそれぞれについて原生地-侵略地間で大きく異なることが明らかになった。さらに Funguild を用いた微生物群集の機能推定により、日本のマンリョウ個体群が葉において侵略地よりも多くの病原菌と相互作用していることを示している (図2)。原生地個体群と相互作用する葉内病原菌としては、マンリョウに対して特異的な病原菌である *Phyllosticta ardisiicola* や、幅広い系統の宿主に病害を与える *Pestalotiopsis* 属菌が検出され、これらの病原菌の存在によって原生地におけるマンリョウ個体群が制御されている可能性を示唆した。上記の結果は天敵開放仮説により予測されるパターンと一致しており、地上部の微生物と同様に地下部の微生物も植物の侵略成功にとって重要な要因である可能性を示唆している。ただし、ナガエツルノゲイトウ (*Alternanthera philoxeroides*) の原生地 (アルゼンチン)、侵略地 (中国) 間で葉内真菌群集を比較した Pan らの研究²⁶⁾では、原生地-侵略地間で葉内病原菌の多様性に違いは見られなかった。これらの結果は、地理的な違いが葉圏微生物と宿主間の相互作用に与える影響が植物種によって異なることを示唆しており、地上部微生物が植物侵略に与える影響の理解には、これまでより多くの外来種で、またより広範に葉内微生物群集の変化パターンを調べる必要があるとなる。

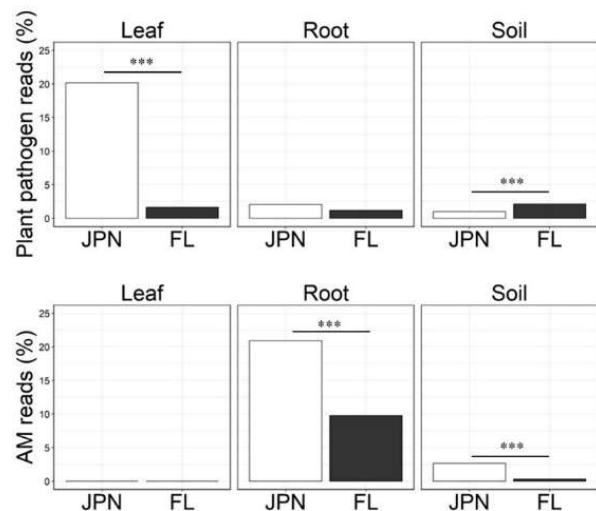


図2 マンリョウの原生地個体群 (JPN) と侵略地個体群 (FL) 間において、葉、根、根圏土壌のそれぞれにおける病原菌の割合 (上段) と AM 菌の割合 (下段)。著者原図

4. おわりに

外来種と相互作用する微生物群集の地理的な比較により、これまでは土壌移植実験等で間接的にしか検証されてこなかった植物-微生物間相互作用の存在が明らかになってきた。特に、原生地と侵略地の間における菌根菌や病原菌の組成の違いを検証することは侵略を駆動するような微生物の発見につながる重要なステップである。これらの地理的な比較実験は侵略仮説を直接検証するものではないが、侵略に寄与する微生物を属レベルや種レベルで絞り込むことができる。今後は候補として絞り込んだ共生菌や病原菌を単離・接種するような実験と組み合わせることにより、植物-微生物間相互作用の違いが外来植物の侵略成功に影響する具体的なメカニズムを明らかにすることができるだろう。

参考文献

- 1) Dai, Z. C. et al. Different growth promoting effects of endophytic bacteria on invasive and native clonal plants. *Front. Plant Sci.* 7, 1–9 (2016).
- 2) Luke Flory, S. & Clay, K. Pathogen accumulation and long-term dynamics of plant invasions. *J. Ecol.* 101, 607–613 (2013).

- 3) Binyamin, R., Nadeem, S. M., Akhtar, S., Khan, M. Y. & Anjum, R. Beneficial and pathogenic plant-microbe interactions: A review. *Soil Env.* 38, (2019).
- 4) CALLAWAY, R. M. et al. Effects of soil biota from different ranges on Robinia invasion : acquiring mutualists and escaping pathogens. *Ecology*, 92, 1027–1035 (2011).
- 5) Enders, M. et al. A conceptual map of invasion biology: Integrating hypotheses into a consensus network. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 29, 978–991 (2020).
- 6) Keane, R. M. & Crawley, M. J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* 17, 164–170 (2002).
- 7) Catford, J. A., Jansson, R. & Nilsson, C. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Divers. Distrib.* 15, 22–40 (2009).
- 8) Callaway, R. M. & Ridenour, W. M. Novel weapons: Invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Front. Ecol. Environ.* 2, 436–443 (2004).
- 9) Traveset, A. & Richardson, D. M. Mutualistic Interactions and Biological Invasions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 45, 89–113 (2014).
- 10) Aslani, F. et al. The role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant invasion trajectory. *Plant Soil* 441, 1–14 (2019).
- 11) Dawson, W. & Schrama, M. Identifying the role of soil microbes in plant invasions. *J. Ecol.* 104, 1211–1218 (2016).
- 12) Florianová, A. et al. Plant–soil interactions in the native range of two congeneric species with contrasting invasive success. *Oecologia* 201, 461–477 (2023).
- 13) Nguyen, N. H. et al. FUNGuild: An open annotation tool for parsing fungal community datasets by ecological guild. *Fungal Ecol.* 20, 241–248 (2016).
- 14) Harrison, J. G. & Griffin, E. A. The diversity and distribution of endophytes across biomes, plant phylogeny and host tissues: how far have we come and where do we go from here? *Environ. Microbiol.* 22, 2107–2123 (2020).
- 15) Pearson, D. E. et al. Combining biogeographical approaches to advance invasion ecology and methodology. *J. Ecol.* 110, 2033–2045 (2022).
- 16) Chiufo, M. C., MacDougall, A. S. & Hierro, J. L. Native and non-native ruderals experience similar plant–soil feedbacks and neighbor effects in a system where they coexist. *Oecologia* 179, 843–852 (2015).
- 17) Aldorfová, A., Knobová, P. & Münzbergová, Z. Plant–soil feedback contributes to predicting plant invasiveness of 68 alien plant species differing in invasive status. *Oikos* 129, 1257–1270 (2020).
- 18) Rodriguez, R. J., White, J. F., Arnold, A. E. & Redman, R. S. Fungal endophytes: Diversity and functional roles: Tansley review. *New Phytol.* 182, 314–330 (2009).
- 19) Jogaiah, S., Abdelrahman, M., Tran, L. S. P. & Shin-Ichi, I. Characterization of rhizosphere fungi that mediate resistance in tomato against bacterial wilt disease. *J. Exp. Bot.* 64, 3829–3842 (2013).
- 20) Kamutando, C. N. et al. Soil nutritional status and biogeography influence rhizosphere microbial communities associated with the invasive tree *Acacia dealbata*. *Sci. Rep.* 7, 1–9 (2017).
- 21) Sheng, M. et al. Acquisition and evolution of enhanced mutualism—an underappreciated mechanism for invasive success? *ISME J.* 16, 2467–2478 (2022).
- 22) Lu-Irving, P. et al. Native and Invading Yellow Starthistle (*Centaurea solstitialis*) Microbiomes Differ in Composition and Diversity of Bacteria. *mSphere* 4, (2019).
- 23) Arnold, A. E. et al. Fungal endophytes limit pathogen damage in a tropical tree. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 15649–15654 (2003).
- 24) Tanaka, A., Tapper, B. A., Popay, A., Parker, E. J. & Scott, B. A symbiosis expressed non-ribosomal peptide synthetase from a mutualistic fungal endophyte of perennial ryegrass confers protection to the symbiotum from insect herbivory. *Mol. Microbiol.* 57, 1036–1050 (2005).
- 25) Nakamura, N., Toju, H. & Kitajima, K. Leaf, root, and soil microbiomes of an invasive plant, *Ardisia crenata*, differ between its native and exotic ranges. *Front. Microbiol.* 14, 1–13 (2023).
- 26) Pan, Y. et al. Hierarchical metacommunity structure of fungal endophytes. *New Phytol.* 239, 1464–1474 (2023).

著者プロフィール



中村 直人 (Naoto Nakamura)

＜略歴＞ 2019 年京都大学農学部森林科学科卒業／2024 年京都大学大学院農学研究科博士後期課程修了（農学博士）／同年同大学生存圏研究所ミッション専攻研究員、現在に至る。＜研究テーマと抱負＞外来植物に由来する二次代謝産物と微生物群集との関係。＜趣味など＞将棋、SF、料理