

植物多様性に合わせたキノコの進化

堀 千明*・岩田 菜奈

キノコに代表される木材腐朽菌は、樹木を効率的に分解することができる類い稀な性質を持っている。樹木は地表上にもっとも多い炭素源として存在しており、地球規模の炭素循環においてキノコは重要な役割を果たしている^{1,2)}。また近年、キノコの分解・変換能力を木質バイオマスからの高付加価値な成品への生産プロセスに利用することが期待されており、キノコは応用面でも興味深い生物である。木材腐朽菌は腐朽された木材の色によって白色腐朽菌と褐色腐朽菌の二つに大きく分類され、白色腐朽菌の方が種数として圧倒的に多いことが知られている。白色腐朽菌は植物細胞壁の主要成分である多糖類（セルロースやヘミセルロース）および難分解性高分子であるリグニンを分解することができるため、腐朽後の木材は白くなる。一方で、褐色腐朽菌は多糖類だけを分解し、腐朽後の木材には変性したリグニンが残り褐色となる。分解対象である樹木は針葉樹と広葉樹に大別され、これらは成分や組織構造がまったく異なることから腐朽菌による分解性にも違いがある。一般的な樹種選択性として、褐色腐朽菌は針葉樹を、白色腐朽菌は広葉樹を好んで分解するといわれてきた。本稿では、樹種選択性を手がかりとすることで最近明らかになった、樹木と木材腐朽菌の進化上の関わりについて紹介する。

Floudasらは、進化的にもっとも古い木材腐朽菌の祖先は元来保有していた多糖分解に加えて、ペルオキシダーゼを獲得することにより、リグニン分解能力を得た白色腐朽菌だと報告した³⁾。祖先誕生は2億9000万年前に起こり、その年代は石炭の蓄積が大幅に減少し始める時期と一致していた。このことから木材腐朽菌の樹木分解における重要性が示唆された。さらに、その後に白色腐朽菌はさまざまなリグニンや多糖分解酵素を獲得していき、一方で、褐色腐朽菌はそれら分解酵素を欠損することで白色腐朽菌から進化したことが明らかになった。しかし、なぜ先発の白色腐朽菌の方が種の数として多く繁栄したのか疑問が呈された。広葉樹と針葉樹はそれぞれ約20万種と約540種が存在しており、広葉樹は針葉樹に比べて多様性に富んでいることを考慮すると、好んで分解する樹種の違いが木材腐朽菌の進化に大きく影響を与えていると予想された。

そこでKrahらは、白色・褐色に加えて樹種選択性の情報を紐付けたうえで木材腐朽菌の進化系統樹に基づい

て分子時計解析を行った。この際に、これまでに米国農務省に収集されている1031種の白色腐朽菌と126種の褐色腐朽菌について検証した⁴⁾。その結果、通説通り、白色腐朽菌は広葉樹を、褐色腐朽菌は針葉樹を分解する傾向にあった。さらに、白色腐朽菌から褐色腐朽菌への分岐が起きたのは、針葉樹や広葉樹が地球上に現れた時期よりもずっと後であることが示された（針葉樹・広葉樹はそれぞれ裸子植物として3億100万年前、被子植物として2億1700万年前に進化したと報告されている）。この分岐において、どの樹種選択性を持つ白色腐朽菌から褐色腐朽菌へと遷移したのかをシミュレーションすると、広葉樹のみを分解する白色腐朽菌から広葉樹のみを分解する褐色腐朽菌へと遷移し、その後に針葉樹も分解できるように進化したと予測された。つまり、褐色腐朽菌は広葉樹分解菌として発生したが、後に広葉樹を分解することが制限される環境にさらされることとなり、針葉樹も分解する方向へと進いが促進されたと予想された。

一方で、白色腐朽菌におけるシミュレーション結果では、針葉樹を分解する白色腐朽菌が起源となり、その後に広葉樹も分解するように進化したと予測された⁴⁾。また、約1億2000万年前の真正双子葉類（現在、被子植物の種類の約4分の3を占める）の出現を契機として、白色腐朽菌の種数が爆発的に増加したことが分子時計解析により示された。すなわち、広葉樹（被子植物）の種数が増加して多様化した際に、それらの分解に適応していった白色腐朽菌は、爆発的に数を増やし繁栄したと考えられた。

以上述べてきた通り、木材腐朽菌は樹木の多様性に合わせて進化してきたことが示唆された。しかし、木材腐朽菌の樹種選択性と保有する分解酵素の関係性はまだ明らかになっていない部分が多い。したがって、白色腐朽・褐色腐朽という大別に加えて樹種選択性という視点でも木材腐朽菌を分類し、詳細な分解メカニズムを明らかにすることで、我々が多様な木質バイオマスを有効利用するためのヒントを得られることと期待される。

- 1) Tedersoo, L. *et al.*: *Science*, **346**, 6213 (2014).
- 2) Hori, C. *et al.*: *Appl. Environ. Microbiol.*, **84**, e01133 (2018).
- 3) Floudas, D. *et al.*: *Science*, **336**, 1715 (2012).
- 4) Krah, F. S. *et al.*: *BMC Evol. Biol.*, **18**, 119 (2018).