

Nepenthes rajah における消化液の pH 特性

倉田薫子・矢ヶ部重隆

序文

食虫植物は、エサとなる昆虫を誘引し、消化、吸収するという一連の「捕食行動」によって定義づけられる植物群である。これらの植物は、他の植物が入り込めない著しく貧栄養である土壌への適応として、食虫習性を獲得したと考えられている。1990年代前半に全種子植物の系統関係が明らかになり、それに伴って2000年、Meimbergらによって食虫植物同士の類縁関係も示された。この結果から、多くの属で独立に非食虫植物から食虫植物へ進化してきたこと、食虫習性の獲得と喪失を複数回繰り返したグループがあることなどがわかってきた(小宮,1994)。これは周囲の環境に合わせて食虫習性を獲得した証拠となる事実である。

食虫に用いる捕虫葉には大別して粘着式、落とし穴式、ワナ式の3つのタイプがある。「粘着式」は、葉の表面から粘液を分泌し、葉の上を歩く昆虫をトリモチで絡めとるように捕獲するタイプ(モウセンゴケ、ムシトリスミレなど)、「落とし穴式」は、葉を壺状に変形させ消化液を分泌し、滑り落ちた昆虫を消化するタイプ(ウツボカズラ、サラセニアなど)、「ワナ式」は、昆虫がくると葉で挟み込んだり吸引したりして捕獲するタイプ(ハエトリグサ、タヌキモなど)である。

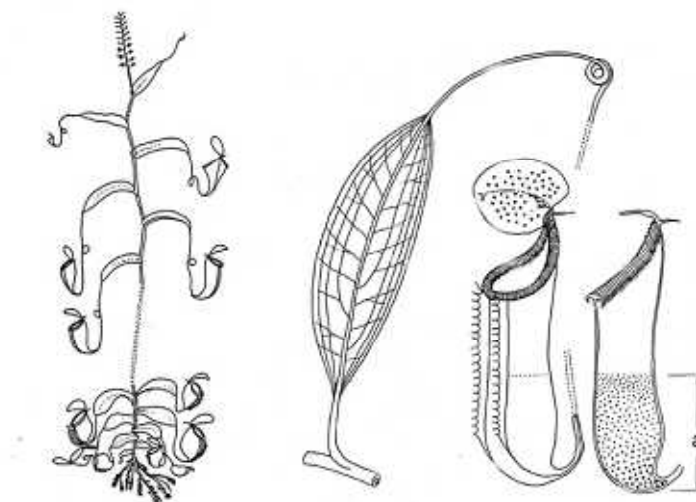


図1：*Nepenthes* の構造(倉田,1976を改変)。左は植物体全体の模式図、右は捕虫葉の構造。a:消化腺ゾーン

Genus Nepenthes (ウツボカズラ属) は、壺型の捕虫葉を持ち、中の消化液で虫を消化して必要な栄養塩類を摂取する「落とし穴式」の食虫植物である (Danser, 1928, 図 1)。現在世界に 1 科 1 属約 91 種が報告されている (図 2: Jebb & Cheek, 1997, 倉田, 2003)。「ワナ式」と異なり、一度開いた蓋が再び閉じることはない。捕虫葉の下部に見られる栄養塩を吸収する「消化腺」は、蓋が開く前には分泌腺として機能しており、ここから消化液が分泌される。この消化液は酸性で、プロテアーゼ、エステラーゼ、リパーゼなど 9 種類の消化酵素を含有している (Clarke, 1997)。近年 *Nepenthes* 属に特有の構造を持つプロテアーゼ (ネペンテシン 型, 型) が発見され、盛んに研究が行われている (高橋, 2005)。

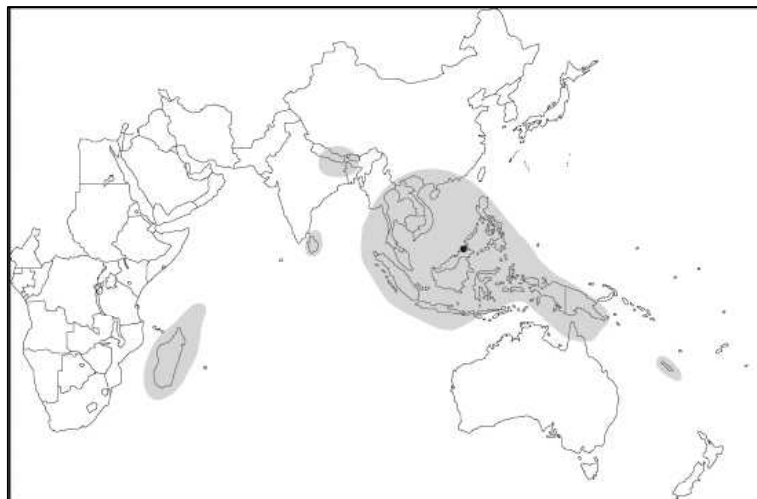


図 2: 世界の *Nepenthes* の分布 (倉田, 2006 博士論文より改変)。
グレーは *Nepenthes* 属の分布域, 黒は *N. rajah* の自生地を示す。

蓋が開いて間もない捕虫葉における消化には消化液が強く関与しているが、屋外では風雨にさらされるため分泌していた消化液は次第に薄まり、その消化能力はすぐに低下してしまう。かわりに捕虫葉内に溜まった雨水にバクテリアが繁殖し、バクテリアによって分解された栄養塩の残りをウツボカズラが吸収していると考えられている (Clarke, 1997)。室内で栽培された *Nepenthes* の栄養塩吸収機構については研究がなされている (小林ら, 2003)。しかしながら一般にはいまだ「ウツボカズラの消化液は酸性」と当然のようにいわれており、自生状態における消化液については検証すらされてこなかった。今回は自生状態での栄養塩獲得機構の解明の一助として、野外における *Nepenthes* の消化液の pH 特性について検証する。

材料と方法

材料— 材料は、ボルネオ島マレーシア・サバ州キナバル山周辺 1500 から 2650m の蛇紋岩土壤にのみ自生する *Nepenthes rajah* Hook.f. (Nepenthaceae) を用いた(図 2, 図 3). 本種はキナバル山の固有種で、ワシントン条約付属書 類指定の絶滅危惧植物である. 捕虫葉は縦 40 – 50 cm, 容積は 2 にもなる, 世界で一番大きなウツボカズラの一つとして知られている (Kurata, 1976). 過去には捕虫葉から、ネズミやコウモリの骨格が発見されたこともある. 捕虫葉は葉の変形した器官であり, *N. rajah* の場合, 芽の段階から蓋が開いて捕虫を始めるまで約 9 ヶ月間, 捕虫を始めてから枯れるまで約 10 ヶ月から 12 ヶ月程度といわれている. 今回は蓋が開く直前の雨水の影響を受けていない捕虫葉を含む 10 個の捕虫葉を用いて, pH の計測を行った.



図 3 : *Nepenthes rajah* の捕虫葉および花序 .

pH の測定— pH は自生地において Twin pH B-212 (HORIBA Co.) を用いて計測した. それぞれの捕虫葉につき 3 回ずつ測定を行い, 平均値を算出した. また蓋が開いてからのおよその目安となる消化液の粘性および色相を観察した.

結果

捕虫葉の消化液の pH, 粘性, 色相は表 1 に示した。捕虫葉の蓋が開いておらず, 外界の影響を受けていない消化液の pH は, 4.6 と酸性であった。蓋が既に開いている捕虫葉の pH は 5.5 – 8.2 となり, 必ずしも酸性ではない結果が示された。粘性は pH の低い捕虫葉で高く, pH の高い捕虫葉では低かった。色相はほとんどの捕虫葉で無色透明であったが, pH の比較的高い数個体で緑色から茶褐色に着色していた(図 4)。また粘性と色相には関連は見られなかった。



図 4. 消化液の様子

NO.	pH	粘性	色相	備考
1	4.6	高	透明	Un-opened (図 5)
2	5.5	高	透明	
3	6.8	高	透明	
4	7.1	高	透明	
5	7.6	低	透明	
6	7.6	低	緑	
7	7.7	低	緑	
8	8.0	低	透明	
9	8.0	低	透明	
10	8.2	低	緑	

表 1: サンプルの pH, 粘性, 色相

考察

蓋が開いていない捕虫葉の消化液は pH が 4.6 と, 一般に言われるように酸性であった。しかし蓋が開いてからの消化液では pH が 5.5 – 8.2 と幅が広く, 加えてほとんどの消化液は中性か, もしくはアルカリ性を示した。pH 8.0 をこえるアルカリ性を示す消化液が存在したことは特筆すべきことである。これまで, 消化液は雨水で薄まることにより中性に近くなるとは言われていたが, アルカリ性にまで pH が上昇したと

いう報告はない。消化液の粘性や色相から判断すると、蓋が開いてから時間が経つに連れて pH は上昇する傾向にあるようだ。事実、消化液の酸性成分は昆虫由来の有機酸ではなく、塩化物イオンであるという報告がある (Morrissey, 1955)。つまり蓋が開いた直後の消化液は、もともと消化液として分泌される塩化物イオンのために酸性となっているのである。



図 5. 蓋が開く前の捕虫葉。

消化液は、捕虫葉の蓋が開いたときから徐々に雨水が混入し、最終的には全て雨水に置き換わると考えられている。それに伴って消化液の粘性は徐々に低下すると考えられるが、初期の消化液と比べて pH が上昇した中性付近の消化液でも粘性は高く、雨水の影響はそれほど見受けられなかった。すなわち雨水の混入よりも強く pH を決定づける要因が存在することを意味している。一方で pH 7.6 以上の消化液の粘性は極端に下がる傾向にある。消化液に含まれる消化酵素が、このあたりの pH を境に急速に分解されるかあるいは働かなくなることがその要因かもしれない。

色相に関しては一部緑色から茶褐色の液体を貯めていた捕虫葉も見られる (図 4) が、多くは無色透明で、消化液を無色透明に保つ何らかの維持機構を備えている可能性があると考えられる。これまで消化液が酸性であるため腐らない、すなわち細菌が繁殖しないため透明を保っていると考えられていたが、これではバクテリアが共存して消化を助けているという説に矛盾する。また今回の pH 計測の結果とも矛盾することになる。消化液を無色透明に保つためには、有機物を溶解してもその消化液からすぐに植物体へ吸収することが必要であり、この作用で腐敗する原因物質が早期に取り除かれているのかもしれない。着色した消化液でも腐敗ではなく、おそらく藻類の繁殖などによる着色であると思われる。pH が極端に高かったり低かったりしなければ藻類の繁殖は容易に起こることであり、今回観察された着色した消化液も、偶然藻類が繁殖したものであると考えられる。

蓋の開いた捕虫葉の消化液の pH がアルカリ性に偏る原因の一つとして、*N. rajah* が生育する土壌に関連がある可能性が考えられる。*N. rajah* の自生するキナバル山周辺は、蛇紋岩と呼ばれる超塩基性岩が分布している。蛇紋岩は Mg や Ni などの金属を

多く含む一方で，栄養塩類は乏しい．そのためこの土壤に生育できる植物は非常に限られており，*N. rajah* の自生地にはこの土壤に適応した植物のみで構成される蛇紋岩疎林が広がっている．食虫習性をもつ植物はこの土壤に適応し，固有に生育することが多い（倉田 & 瀬戸口，2005）．仮にこの蛇紋岩（超塩基性岩）が崩落などの理由で捕虫葉の中に入れば，消化液がアルカリ性になることも十分に考えられる．実際蛇紋岩は脆くガレ場になっており，風雨の激しい時にはよく崩落するという．

野外のサンプルでは，捕虫葉の蓋が開いたあとに複数の要因が絡み合って pH を決定している．例えば雨水の混入量，雨水の pH，乾性降水物の種類と量，捕食昆虫の量，共生バクテリアの種類と個体数，昆虫以外に捕虫葉に入るリターや土砂の種類と量，捕虫葉が開いてからの年齢，藻類繁殖の有無などが挙げられる．これらの要因全てを検証するのは事実上不可能であり，これまで野外で自生するサンプルにおける消化液の pH が議論されてこなかった理由であると思われる．しかしながら実際の生活環境における事実として，「*Nepenthes* は酸性の消化液で昆虫を消化している」という一般的認識が実は誤りであったことが本研究で明らかになった．今後，他の種類の *Nepenthes* や，同種内で様々なタイプの土壤に自生する種で pH の計測を行い，何が捕虫葉の消化液の pH を決定しているのか研究したいと考えている．

参考文献

- Clarke C (1997) *Nepenthes* of Borneo. Natural Publications (Borneo), Kota Kinabalu, Malaysia.
- Danser BH (1928) The Nepenthaceae of the Netherlands Indies. *Bulletin de Jardin de Botanique, Buitenzorg, Série III*. **9**, 249-438.
- Jebb M, Cheek M (1997) A skeletal revision of *Nepenthes* (Nepenthaceae). *Blumea*, **42**, 1-106.
- 小林昭雄，福崎英一郎，安忠一（2003）ウツボカズラの栄養獲得機構，化学と生物，vol. 41, No. 2. 日本農芸化学会編．
- 小宮定志（1994）食虫植物．食研事業出版，東京．
- Kurata Sh (1976) *Nepenthes* of Mount Kinabalu. Sabah National Parks Trustees, Kota Kinabalu, Malaysia.

倉田重夫 (2003) 第4回国際食虫植物会議 [東京] (2002年6月) 以降記載されたネペンテス. 食虫植物研究会会誌, 54, 128-132.

倉田薫子・瀬戸口浩彰 (2005) ウツボカズラの捕虫葉はなぜ多様なのか? - 種内分化の要因を探る. 生物の科学 遺伝「特集: 食虫植物 (長谷部光泰企画)」裳華房, 東京.

倉田薫子 (2006) ニューカレドニアにおける *Nepenthes vieillardii* Hook.f. (Nepenthaceae) の種内分化機構, 博士学位論文.

Meimberg H, Dittrich P, Bringmann G, Schlauer J, Heubl G (2000) Molecular phylogeny of Caryophyllidae *s.l.* based on *matK* sequence with special emphasis on carnivorous taxa. *Plant Biology*, 2, 218-228.

Morrissey (1955) *Nature* 176, pp.1220.

高橋健治 (2005) ウツボカズラの消化酵素 - ネペンテシン. 生物の科学 遺伝「特集: 食虫植物 (長谷部光泰企画)」裳華房, 東京.