

植物における形質発現と表現型可塑性にみられる集団分化

河野昭一（京都大学理学部・東北大学遺伝生態研究センター）

石栗義雄（東北大学遺伝生態研究センター）

工藤 洋・芝池博幸（京都大学理学部）

植物の形質発現にみられる特異性

植物は固着性であるので、環境要因が変化すると、同一遺伝子型であっても、調節遺伝子や成長物質の働きで、栄養器官や繁殖器官の形質が極めて幅広い形質発現を示す。これは、一般に表現型可塑性（Bradshaw, 1965）と呼ばれているが、この機構が植物の集団分化に果たす役割に関しては、まだその本質がよくわかっていない。この中には、いわゆる量的形質の発現や、異形発生的（heteroblastic）な形質発現など、さまざまな機構が含まれている。植物に特有なこのような形質発現機構の解明は、進化生物学上の重要な研究課題の一つである。

植物（ここでは維管束植物に限定する）の形質発現は、動物とは幾つかの根本的な相違点が認められる。(1)植物体は固着性で移動できない、(2)分裂組織はシュート先端部に局在し、いわゆる分節構造（module）を形成する（その1型がいわゆるクローン植物である）、(3)多様な性発現様式と交配システムをもつ、(4)独立栄養（ごく一部を除き）である、(5)生長ならびに形質発現が幅広い可塑性、または可変性（plasticity）に富む、などの諸性質が挙げられる（河野 1974）。

表1 形質発現に関するさまざまな概念

1. Woltereck, 1909	・ 反応規格 reaction norm
2. Schmalhausen, 1949	・ 自律的発生 autonomous development （= developmental canalization） ・ 環境依存的発生 dependent development ・ 自律調節的発生 autonomous regulative development
3. Bradshaw, 1965	・ 表現型可塑性 phenotypic plasticity (a) 形質特異的である (b) 特定環境要因に対応している (c) 方向性がある (d) 遺伝子の制御を受ける （異型接合によるものでない） (e) 選択圧の影響を受ける
4. Levins, 1968	・ 発生スイッチと表現型多型 developmental switch と polyphenism （= autonomous regulative development）

植物が形質発現に際して示すこのようなユニークな性質に関しては、早くから生物学者が深い関心を抱き、とくに Schmalhausen（1949）は彼の古典的な著作の中で、植物の保有する形質発現上の特異性の本質をよく把握している。生物は通常、環境要因が変化するにもかかわらず同一の表現型を発現するが、その現象は形質発現の誘導（canalization）と呼ばれている。Schmalhausen（1949）は、同様な現象を自律的発生（autonomous development）と呼んで、後述するような、環境要因の変化に対応して発現形質がさまざまに変化する場合と明確に区別した。ある1つの遺伝子型が種々の環境条件下において発現する表現型の全ては、その遺伝子型の反応規格（reaction norm）と呼ばれるが、この概念は古く、Woltereck（1909）によって提唱されたものである。Schmalhausen（1949）は、これを一時変異（modification）と異常変異（morphosis）に区別している。前者は、普通、規則的に繰り返される環境変化に反応して発現される表現型であって概して適応的で、個体は通常生存可能である。これに対し、後者は普通は、ごくまれに生じる異常な環境変化に反応して現れる表現型で、適応的であることはきわめてまれであり、こうした個体はその一生を全う出来ない場合が多い。しかし、ある形質に現れる反応規格の幅は、遺伝子型によって異なっている場合が通常である。

形質発現にみられる可変性をさらに詳しく調べてみると、次の2つのタイプが認められる（Schmalhausen, 1949）。

(1) 表現型が環境条件の変化に対応して連続的に変化する場合（環境依存的発生 dependent development）。たとえば、光の強さの増大に応じて葉面積が減少するような場合（その逆もある）が正にこれに相当し、環境要因の影響が表現型に現われる様相は、曲がった鏡の光に当り反射されるかのように一定範囲内において連続的に変化する（図1）。このように、発現形質が環境要因の変化に応じてプラスからマイナスへ、またその逆にマイナスからプラスへと連続的に変化するような場合と、一度個体の発生過程で環境要因の刺激を受けて発現されると、その形質はそれ以降変化しない場合とが区別されている（図2）。

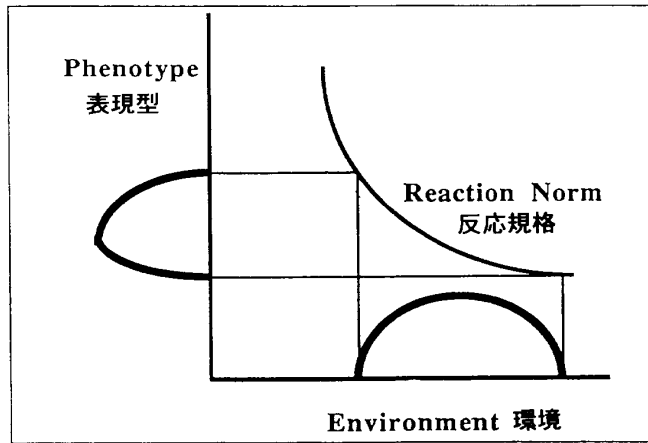
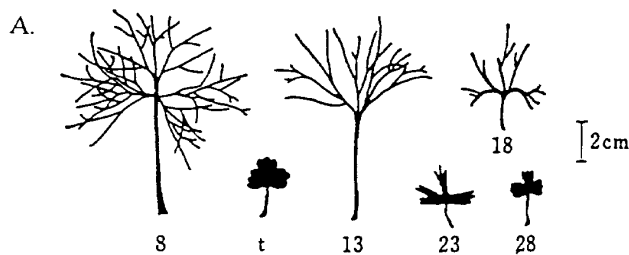
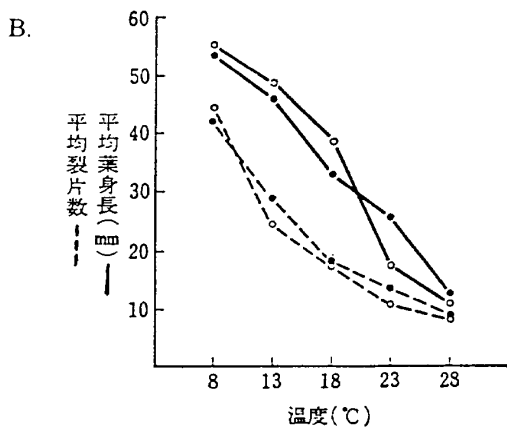


図1. 反応規格は、環境要因の変動に応じて発現を変化させる (Griffiths et al., 1986).



数字は水温 (°C) を示す。



○: 第1回目試験, ●: 第2回目試験,
破線は裂片数, 実線は葉身長をそれぞれ示す。

図2. A. 異なる水中温度条件下で栽培した *Ranunculus flabellaris* の葉の形態変異 (Johnson, 1967).
B. 水中温度条件に対する *Ranunculus flabellaris* の平均葉身長と裂片数 (Johnson, 1967).

(2) 表現型の発現は、発生過程において環境要因の閾値の変化に応じて、他の質的に異なった状態へと切り変えられる場合 (自律調節的発生 autonomous regulative development) で、要するに、ある環境要因の変動する場合に応じて2つ、もしくはそれ以上の質的に異なった一組の表現型へと確率的に切り変えられる機構である (図3)。第1の場合は、形態学者の

Goebel (1900) の言うホモプラスティックな発生 (homoblastic development) に相当するし、第2の場合はヘテロプラスティックな発生 (heteroblastic development) に相当する。

また、Levins (1968) の言う発生スイッチ (developmental switch) とは、ある環境シグナルに反応して2つ、もしくはそれ以上の質的な表現型へと切り換え発現される場合を指し、Schmalhausen (1949) のいう自律調節的発生に相当する。

確かに、多くの場合、環境要因を移植実験や人工環境装置などを使って人為的に操作することによっても、植物体のさまざまな部分 (より厳密には形質) とその機能に“何がしかの程度”の変化を引き起こすことが可能である。この場合、異なった遺伝子型は異なった反応 (または発現) を示す。このような反応を個体レベルでみた場合、簡単に变化する形質と、ほとんど可塑的变化を示さない形質とがある。同一個体の異なる器官でも反応のタイプとその幅は異なる。しかし、一般に栄養器官はより大きな可塑的变化を示し、しばしばその個体の生存に直接的に関連し、適応的である場合が多い。また、繁殖器官である花の形質の変化の度合いは一般に低い、とりわけ花器の基本的な構造に変化が起こることはほとんどない。一方、大きさ、色彩、部分の数 (花卉や心皮) などの量的形質は、しばしば大きな可塑性を示す (Bradshaw, 1965)。

Bradshaw (1965) は、このような形質発現にみられる可変性をとくに表現型可塑性 (phenotypic plasticity) と呼んだ。表現型可塑性は、(a) 形質特

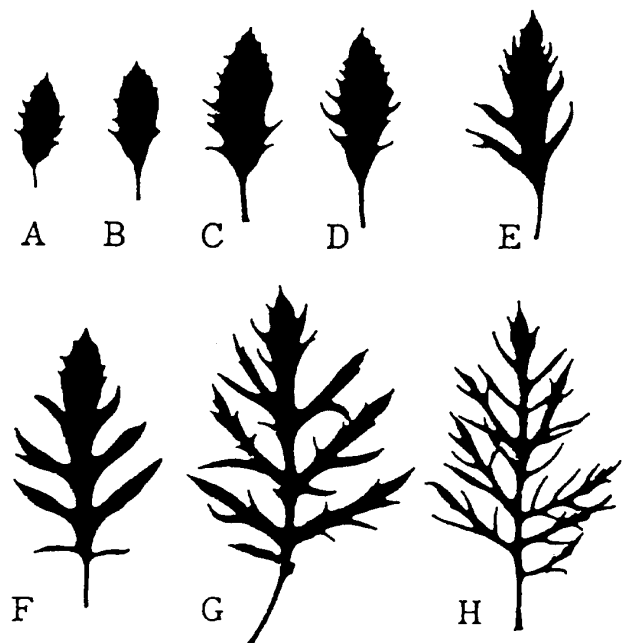


図3. *Synnema triflorum* の発育段階による沈水葉の形態変化 (Sculthorpe, 1967).
幼葉段階 (A) から成熟段階 (H) までを示す。

異的であり、(b) その発現は特定環境要因と対応しており、(c) また、その発現には方向性がある。(d) 発現は、遺伝子(異型接合では)の制御を受け、(e) また、選択圧を受けて、変化する。

植物がある環境に対してほぼ完全とも言える形態的適応を保有しているという事実は、同時に機能的適応も併せ備えていることを意味するが、これら両者は相補的であることが一般的である。しかし、Bradshaw (1965) はある特定の遺伝子型によって発現される表現型可塑性は、必ずしもその全てが適応的であるとは限らない、と述べている。しかし、個々の遺伝子型は選択が働いた帰結としてある特定個体に保有されているのが一般的であるから、発現される表現型可塑性自体も選択圧が働くなかで変化する可能性を含んでいるのは当然であろう。

これまで、表現型可塑性には形態的形質、生理的形質 (Bradshaw, 1965; Clough et al., 1979; 河野・高須 1972), 生化学的形質 (Hochachka & Somero, 1984) など、さまざまなレベルにわたっていることが明らかにされてきた。それらを制御している遺伝子系の働きの本質の解明も、近年における分子遺伝学の急速な進歩によ

って、間近であることがうかがわれる。

表現型可塑性の測定法と遺伝相関の重要性

さて、ここで少し具体的に表現型可塑性の解析方法についてふれておくことにしたい。

一般にある形質の示す変異量は分散で表わすことができる。しかし、個体の表現型にみられる分散(V_P)は、その個体が保有する遺伝分散(V_G)と環境分散(V_E)の和とみなされる。ここではある特定の遺伝子型と生育する環境要因との相互関係を取りあげることになるので、遺伝的効果と環境効果間の共分散 $V_{G \times E}$ ($COV_{G \times E}$) を含めて、その関係は $V_P = V_G + V_E + 2V_{G \times E}$ で表わすことができる。図4には、表現型に現われる遺伝分散と環境分散の関係がいくつかのモデル的な事例で表わされている。このような図型は反応規格ダイアグラム (norm of reaction diagram) と呼ばれ、植物個体が保有する遺伝子型と生育環境間の相互作用を解析する場合に必要なパラメーターを設定する上で有益である。

現実には、自然界では数多くの遺伝子型が存在する。一般に、有性繁殖する植物ほど、遺伝的変異は大きいと考

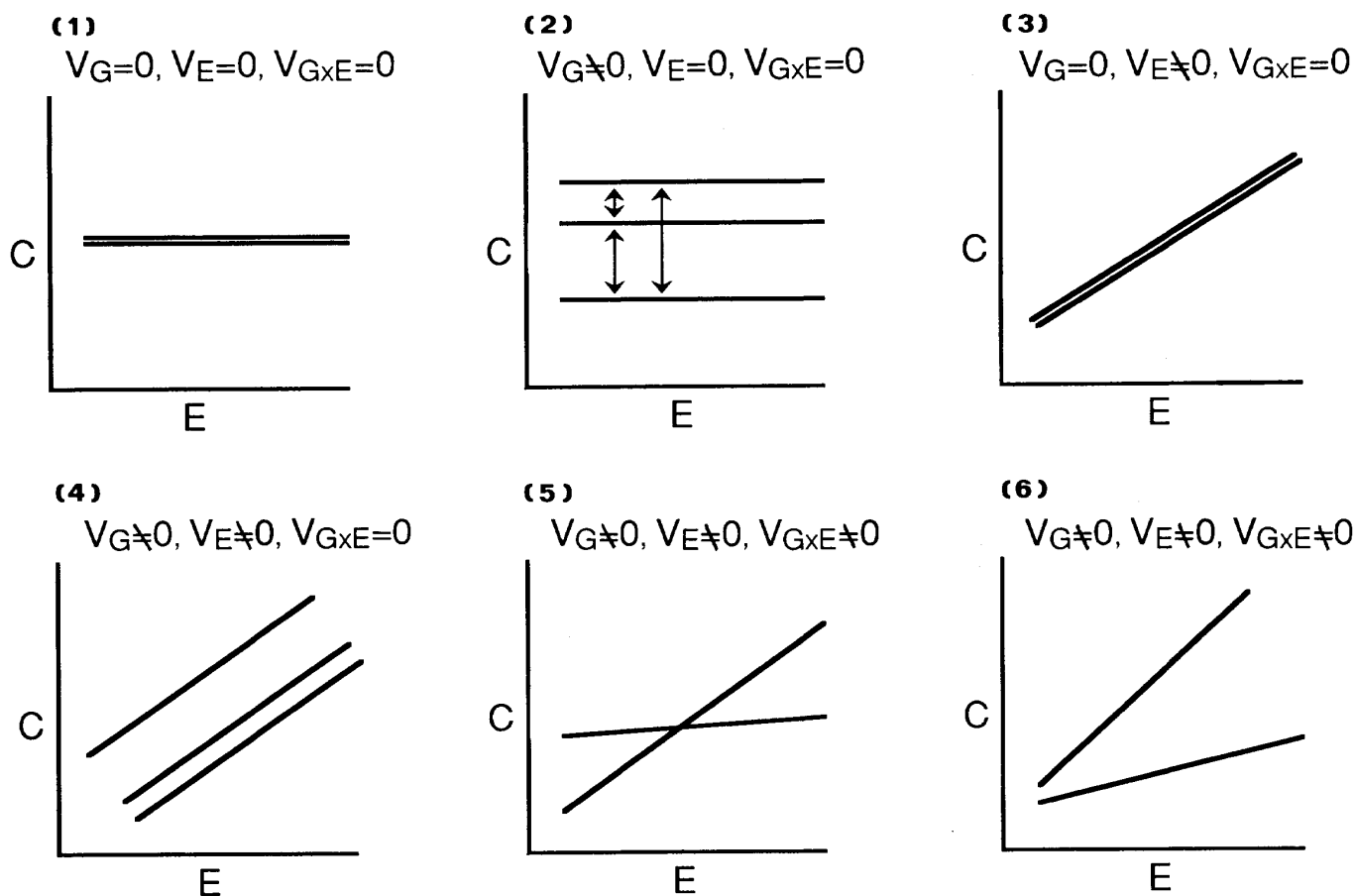


図4. 反応規格ダイアグラム (二元分散分析の場合). C: 形質 E: 環境

- (1) 遺伝分散 (V_G), 環境分散 (V_E) 共に 0. $V_{G \times E}$ の交互作用 0. (2) V_G は有意. V_E および $V_{G \times E}$ は有意差なし. (3) V_E は有意. V_G および $V_{G \times E}$ は有意差なし. (4) V_G, V_E は共に有意. $V_{G \times E}$ は有意差なし. (5), (6) $V_G, V_E, V_{G \times E}$ は共に有意. 2つの遺伝子型には、環境の変化に対して反応性に差異が認められる。

えられるが、これらの異なる遺伝子型が示す反応規格は、遺伝子型と環境の相互作用 ($G \times E$) を反映し、きわめて複雑な様相を示すことが多い。

このような視点で計画され、実施されたのが、後節で述べるタネツケバナ (*Cardamine flexuosa* With.) やカタバミ (*Oxalis corniculata* L.) を用いた一連の栽培実験 (野外植物集団にみられる表現型可塑性と集団間分化) で、これらの一年草、多年草の保有する表現型可塑性とその集団分化の様相が正確に把握されている。

次に、ここで取り上げなければならない点は、成長に直接かわりのある葉、茎、根のような栄養器官だけでなく、次世代の担い手である繁殖体と関連した形質に発現される表現型可塑性である。従来、種子や果実などの繁殖体 (propagule) にみられる変異性は、他の器官の形質に比べて低いとみなされて来たが、密度ストレスが働いたり、繁殖器官の前半から後半に到る過程での光合成産物の供給量の低下や、繁殖体が形成される部位 (母性効果 maternal effect, または部位効果 position effect) などによっても、しばしば極めて大きな差異が生み出されることが明らかにされている。

15世代以上にわたって自殖が繰り返されたイネの1品種のアキヒカリ (*Oryza sativa* cv. Akihikari) を用いた密度実験の結果 (Kawano et al., 1989), 種子1粒重と個体当りに生産された種子数, 1種子当りの繁殖投資に見いだされた著しい変異の存在は、遺伝分散 (V_G) がほぼ0の場合でも、環境ストレスによって引き起こされる環境分散 (V_E) がいかに大きなものであるかを極めて明瞭に示している ($V_P = V_E$)。さらに、さまざまな密度ストレスがかかる下で発現される形質間の表現型分散 (V_P) の相関は、各形質間に調和を維持する何らかの調節機構が1つ1つの遺伝子型ごとにいかに働いているかを如実に示している。たとえば、1個体当りに形成される種子数と個体の生体重との間には、明瞭な正の直線的回帰が認められるが、個体当り生産種子数 (P_N) と種子1粒のサイズ(または重さ) (P_W), 種子1粒の生産コスト (R_A) の間には、ある種の平衡的統合 (balanced integration) とでも呼ぶべき調節機構が個体内で働いていることを示唆している (図5)。このような機構を、1つの遺伝子型が異なる環境条件下において、形質間のネットワークの方向と幅において示す“統合格格” (norm of integration または integration norm) と呼ぶことにする (河野・工藤 未発表)。要するに“統合格格”は、個体の構造と機能のあらゆるレベルで見られる個体発生過程のさまざまな出来事の総和を反映したものである。仮に、個体当りに生産される繁殖体数 (P_N), 個々の繁殖体サイズ (P_W) の増大と繁殖体の生産コスト (R_A) に対して同時に生ずる適応度 fitness を増大させる進化的安定戦略 ESS

を想定すると、これら3つのパラメーター (P_N, P_W, R_A) の共変動は一つのユニークな面上で起こるが、その変化の起き方はその植物にとって繁殖体生産の制約 constraint がいかなるものであるかを示している。今、もし、この種にとってこれらの繁殖体生産のパラメーターに進化的変化が起こるとすれば、それは正にある球面体の曲面を突き破るような方向への変化が起こることを意味している (Kawano & Hara, 未発表)。現実には、このような出来事が同一種内の自然集団レベルで起こっている事例はあまり数多く知られていないが、ごく最近、カタバミの種内集団レベルで発見された個体当たり生産種子数と種子サイズにトレード・オフ trade-off の関係が存在するという事実は、一つの具体例であると言えよう (Shibaike, Ishiguri & Kawano, 未発表)。この場合、重要なもう一つの問題は、このような繁殖形質の分化に関連して、栄養器官など他の形質にいかなる連動した進化的変化が生じているか、という点である。

野外植物集団にみられる表現型可塑性の分化

Bradshaw (1965) の古典的総説が書かれて以来、生態学, 集団遺伝学, 发育生理学を統合する形で植物の表現型可塑性の進化や、その生態的・進化的役割の実体に迫ろうとする多くの試みがなされてきた (Schlichting, 1986; Sultan, 1987) が、植物の表現型可塑性について解明されなければならない問題は非常に多岐にわたっている。その代表的なものを以下に列挙してみると、

- (1) 野外植物集団に、表現型可塑性の遺伝的変異がどの程度存在するか。
- (2) 集団間に表現型可塑性の分化をもたらしている要因 (自然選択, 遺伝的浮動など) は何か。
- (3) 表現型可塑性の生態的な役割は何か。
- (4) 表現型可塑性の発現メカニズム (遺伝的, 発生的制御の分子生物学的, 生理学的基礎) はどのようなものか。
- (5) 異なる形質の表現型可塑性はどのように相互に関連し合っているか。また、個体発生の中でどのように統合されて発現されているか。
- (6) 表現型可塑性の制限要因 (環境的, 発生的, 構造的) にはどのようなものがあるか。

これらの諸問題に答えるために、我々は制御環境下における栽培実験の手法を用いて、野外植物集団の表現型可塑性の分化に関する一連の研究を進めている。その中で得られたいくつかの具体的成果を以下に述べることにしたい。

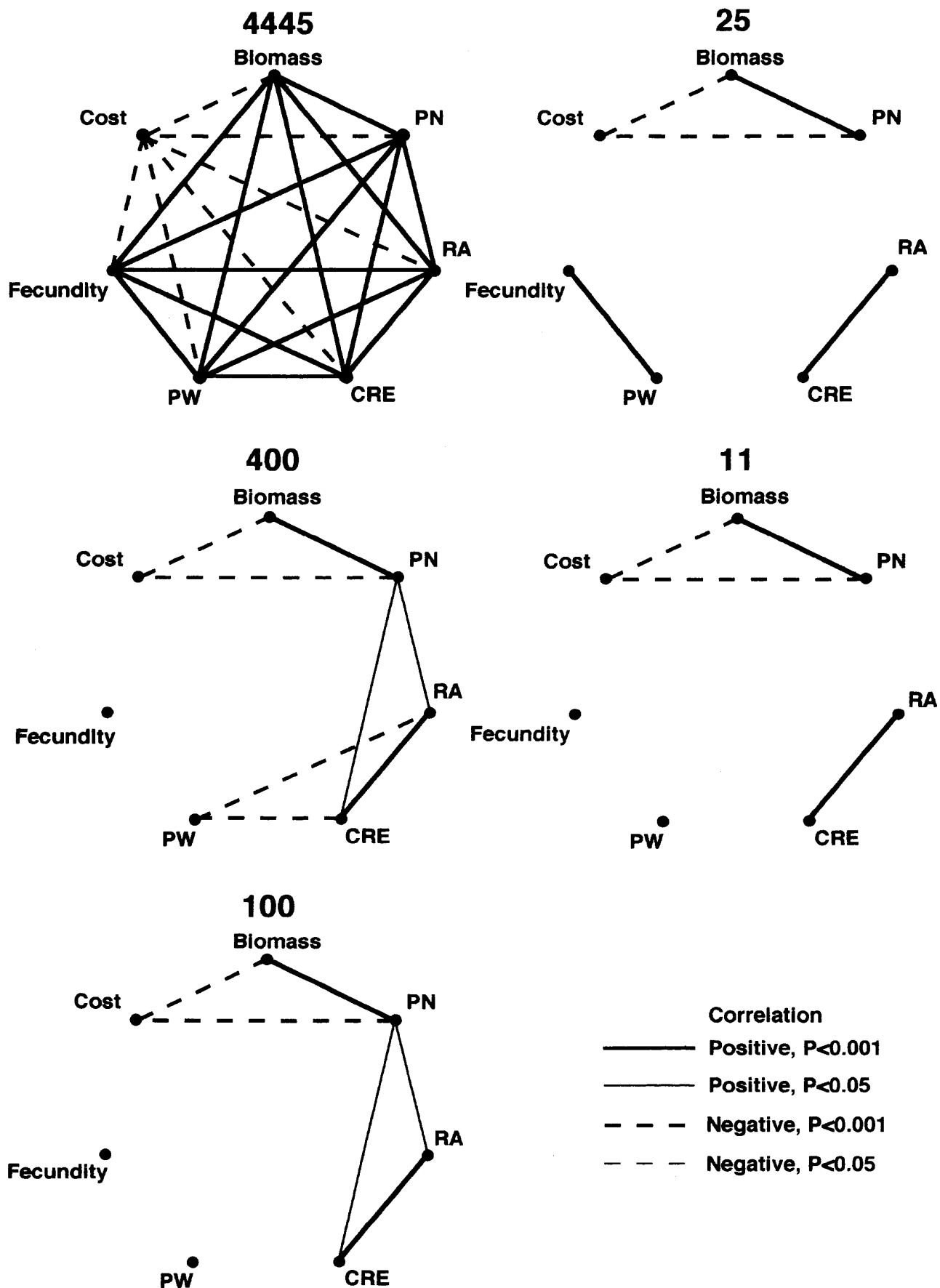


図5. イネの1品種アキヒカリの純系(15世代にわたる自殖系)を用いた密度実験の結果, 7つの生活史形質に認められた表現型可塑性 ($V_P = V_E, V_G = 0$ の場合) にみられる相関 (Kawano, 未発表).

Biomass: 1個体の乾物重 PN: 個体当り種子数 RA: 繁殖器官全体へのエネルギー投資 CRE: 種子へのエネルギー投資 PW: 種子1個の重さ(サイズ) Fecundity: 種子稔性 Cost: 種子1個への繁殖投資.

図中の数字は, 1 m²当りの個体密度を示す.

(1) タネツケバナの表現型可塑性と集団分化

タネツケバナはアブラナ科の一年草で、北半球の温帯圏に広く分布するコスモポリタンの雑草である。花卉の長さが3～4 mm程度の小さな花は主に自殖を行い、やがて種子を20～40個つける長角果となる。個体あたりの種子生産数は数百から数万に達する。成熟した種子は、果実が弾けることにより機械的に散布されるが、その範囲は通常約1.5 m以内である (Kimata, 1983)。タネツケバナは水田だけでなく、湿った畑や果樹園などにも生育している。水田では稲作の終わりごろに発芽し、ロゼットで越冬して春先に開花するという典型的な冬緑性一年草の生活環を示すが、夏の間に冠水することのない畑や果樹園では6月初め頃から発芽する個体が現れ、その中には夏から秋のうちに一部開花結実するものもある。この開花フェノロジーをよく観察すると、季節によって個体の形質発現に非常に興味深い違いがみられる。春には、全ての個体がその大きさに関わらず一斉に開花する。これらの個体は数多くの分枝を伸長させて開花結実するとともに、個体全体が老化して最終的には枯死する。一方、夏から秋にかけて開花するのは集団の中の一部の個体に限られ、開花は主茎と数本の分枝でのみみられる。開花結実後、個体全体の老化は起こらず、同じ個体は翌春また開花するというきわめて特異的な生活史特性を示す。正に、多回繁殖型一年草 (polycarpic annual) の出現である (Kudoh et al., 1993; Kudoh et al., in press)。

(i) 日長および低温処理に対する可塑性の集団間分化

タネツケバナの季節による形質発現の違いは、日長と冬の低温により調節されていることがわかっている。タネツケバナの開花は長日条件または低温処理により促進され、両方の条件を与えると最も早く開花する。しかし、短日条件下でも開花は遅くなるが、開花することができる (Ishiguri et al., 未発表)。つまり、タネツケバナは日長と低温に反応した表現型可塑性により、野外における環境の季節変化の中で形質発現を調節しているのである。

このような日長と低温処理に対する表現型可塑性について、野外集団間にどの程度の変異が存在するかを知るために、以下のような栽培実験を行った。地理的に異なる3水田集団 (富山水田集団 [TP], 京都水田集団 [KP], 大阪水田集団 [OP]) と大阪水田集団に隣接する果樹園集団 [OG] から種子を集めた。4集団の種子を温室で発芽させポットに移植後、以下の4つの異なる条件下で栽培した。(1)低温処理後長日 [C-L], (2)低温処理なし長日 [NC-L], (3)低温処理後短日 [C-S], (4)低温処理なし短日 [NC-S]。低温処理は

暗黒下5℃で30日間行なった。日長条件は環境制御装置を用いて調節し、長日条件は16時間日長、短日条件は8時間日長で、ともに温度は20/15℃ (昼/夜) である。

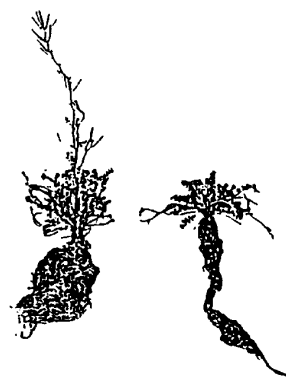
いくつかの形質で全ての集団に共通した方向の反応がみられた。それは、(1)低温処理または長日条件は開花を促進し、C-Lで最も開花が早くなること。(2)長日・低温により主茎の節数は減少し、節間伸長と分枝が促進され、花序数・果実数はともに増加することである。以上のように、反応の方向性が共通しているにも関わらず、その反応の程度は集団によって大きく異なった。図6は各集団各条件下での開花結実後の草型を示しており、各集団の低温処理と日長に対する可塑性が大きく異なっていることが示されている。TPはどの条件下においても比較的早く開花し旺盛な分枝を示したのに対し、OPはNC-Sでは極端に開花が遅くなり、主茎の節数が増加して多くのロゼット葉が形成され、分枝はほとんど起こらなかった。KPは中間的な反応性を示した。

測定した23形質のうち、全ての形質が低温および日長に対する表現型可塑性を示し、その大半で反応性自体に集団間で差異がみられた。つまり、多くの形質の表現型可塑性において集団間に遺伝的な差異が生じていることが明らかとなった。図7に、そのうちの4形質が示されている。集団間の可塑性の異なり方は形質によって違っていた。たとえば、開花までの日数 (days to flowering) では反応の方向性は全ての集団で共通であるが、反応の幅が集団間で大きく異なっている。植物体の高さ (plant height) では、3水田集団間(OP, KP, TP)で反応のパターンと量の両方で集団間に分化が生じている。しかし、隣接する水田集団と果樹園集団を比べると反応のパターンと量はともに同じであるが、どの条件でも果樹園集団の方が高くなっている。

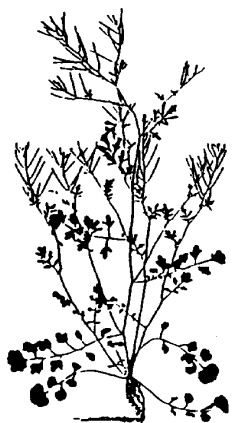
このような形質による表現型可塑性の集団間分化の起き方の違いは、形質に対する自然選択のかかり方の違い (どのような条件下で発現された形質値にどの方向で、どの程度の強さの選択がかかったか) と、これらの形質の持つ異なる遺伝的・発生的制御の両方を反映していると考えられる。したがって、可塑性の集団間分化を解析する上で、その分化が反応のパターンで起こっているのか、あるいは反応量で起こっているのかを区別することは重要である (Schlichting, 1986)。

形質の表現型可塑性における集団間の差異の程度を、反応のパターンと量に分けて数値化することが可能である (詳しくはSchlichting, 1986 参照)。測定した形質の多くで、反応のパターン、量ともにOPとOG間が最も似ており、その次にOPとKP間やKPとTP間が似ていた。この関係はそれぞれの集団の所在地間の地理的な関係と一致している。つまり、低温処理と日長に

OP



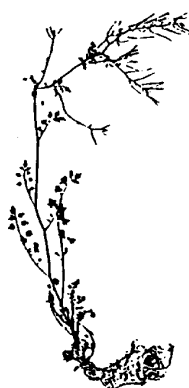
KP



TP



OG



C-L

NC-L

C-S

NC-S

図6 . 異なる条件下で生育させたタネツケバナ4集団の草型 (Kudoh et al., in press).

対する可塑性の集団間分化は、生育地の耕作条件の違いよりも地理的な違いを反映している。これは、この実験で可塑性を調べた環境要因である日長と低温の野外における変動様式が、主に地理的に大きく異なっていることと関係しているかも知れない。今後、耕作条件によって変動様式が大きく異なるような環境要因に対する表現型可塑性について、集団間分化を解析する必要がある。

(ii) 日長反応性の地理的変異

タネツケバナの日長反応性が地理的に離れた集団間で大きく異なることが明らかになったが、その地理的変異パターンと生育地の環境条件との関係を明らかにするために、より多くの集団を用いて栽培実験を行った。本州中部の18集団より各10個体ずつ種子を集め、18集団×10家系×7反復で栽培した。日長性の違いが最もよく現れる短日条件下で実験を行い、開花までの日数を測定した。

短日条件下における開花までの日数は、特徴的な地理的変異パターンを示し、同緯度では太平洋側の方が日本海側よりも長く、北緯37度以北では緯度が高くなるにつれて長くなる傾向があった。つまり日本海側より太平洋側の集団が、また、より高緯度の集団の日長反応性が強い。全分散のうち集団間分散は66%で、集団内家系間分散は18%であった。この事実、この形質が選択に反応しやすいことと、集団間に遺伝的分化が生じていることを示している。各地の気象データとの関係を調べたところ、冬の降水量との間に有意な相関がみられ、冬期に乾燥にさらされる地域では日長反応性の高い個体（短日条件下では開花しにくい個体）から集団が形成されている。これらの事実は、冬期の環境条件が選択圧となり日長反応性の上で集団間分化が起こっていることを示唆している。冬期の環境条件がきびしい（乾燥、凍結など）地域では、夏から秋の短日条件下で開花が抑制され、大きなロゼットを形成することのできる日長反応性

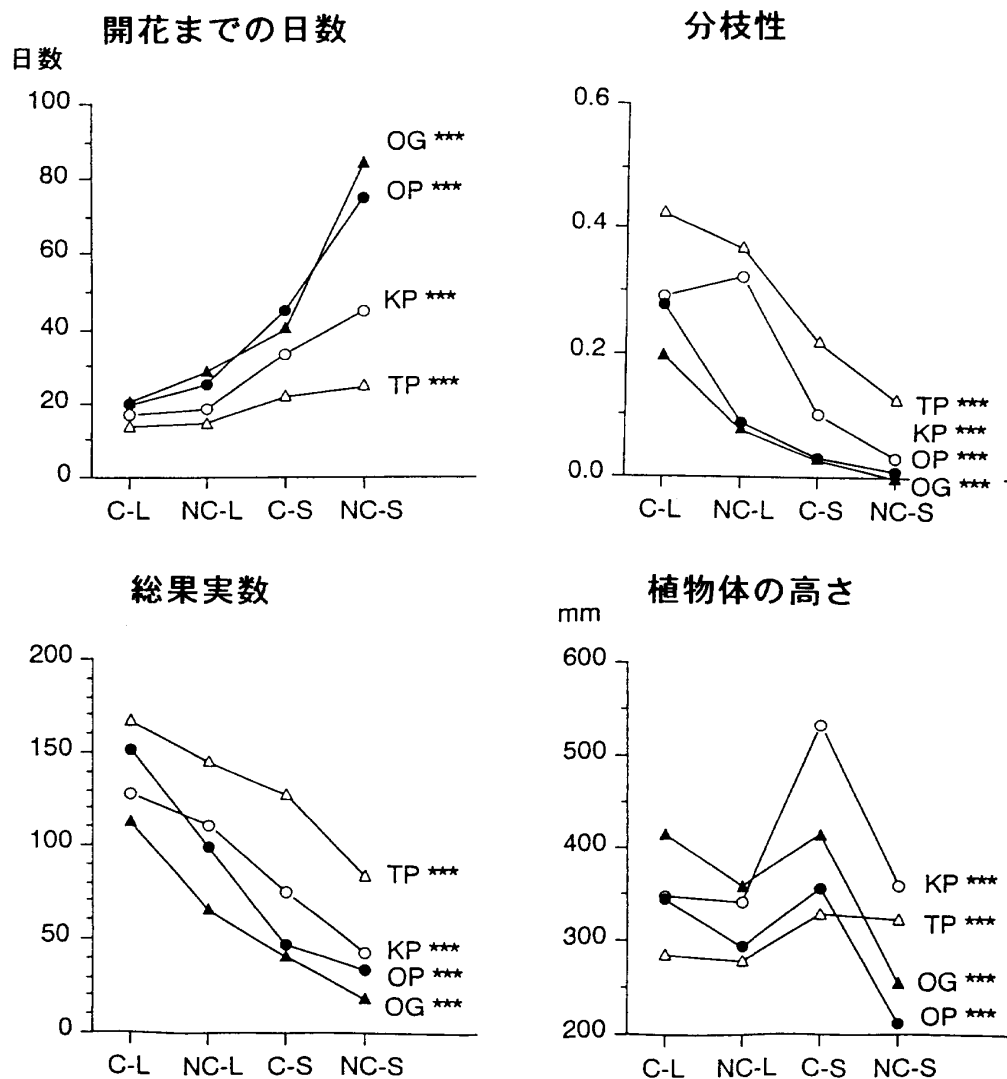


図7. タネツケバナ4集団の開花までの日数, 分枝性, 総果実数, 植物体の高さにおける反応性 (Kudoh et al., in press). *** $P < 0.001$.

の強い個体が生き残りやすいと考えられる。この点に関しては、相互移植実験を行い、個体の死亡率と死亡要因を追跡調査することで確かめる必要がある。

これまでの実験で、日長と低温という季節的に変動する環境要因に対する表現型可塑性には、さまざまな形質で集団間に遺伝的分化が生じていることが明らかになってきた。また、開花までの日数に関しては、その分化の主要因として選択が働いている可能性が高いことが明らかになった。しかし、他の形質の分化の要因や形質間の可塑性がどのように関連しあって分化を引き起こしているか、については今後の研究課題である。

(2)カタバミの表現型可塑性と集団分化

カタバミは、カタバミ科の多年草で、熱帯から温帯にかけて広く分布する。細長いほふく枝は地上をはい、石を乗り越えたり植物の根元を迂回しながら広がっていく。ところどころの節から垂直方向や斜上方向の地上茎を伸ばす。さらに、節から不定根を出して地面にもしっかり定着する。黄色い花の直径は数mmから1cm前後で、花期は5月から9月である。さく果は熟すと自ら裂開し、多くの種子を弾き飛ばす。

カタバミ科には異型花柱性（heterostyly）を示す種があり、個体によって雌ずいと雄ずいの長さが異なり、柱頭の表面構造や花粉の数なども異なることが知られている。これまでの研究から日本のカタバミには、柱頭と葯の高さが等しい等花柱花型（homo-style）と、柱頭が葯より長く突出する長花柱花型（long-style）の二つの花型があることが明らかにされた。カタバミは自家和合性であるが、このような花の構造の違いは種子生産に影響を及ぼしている。等花柱花は柱頭と葯が近接しているので自家受粉が容易で、その結果、多くの種子を稔実させる。長花柱花は柱頭と葯が離れているので自家受粉は起こりにくく、等花柱花より種子生産数は低い。これらの花型は、それぞれ異なる環境の生育地にみられる。芝地や路傍など、攪乱の強い開放的な場所でみられるのは例外なく等花柱花個体である。一方、長花柱花個体は比較的攪乱の程度の低い所でみられ、海岸沿いのマツ林の林床でしばしばみつかると。このようにカタバミは花型に対応して光環境や人為的攪乱の程度の異なる幅広い環境に生育している（Shibaike et al., 未発表）。

(i) 光条件と栄養条件に対する表現型可塑性の集団間分化

カタバミのようにほふく枝を生じ、分枝によっても無性的に殖える可能性のある植物はクローン植物と呼ばれている。クローン植物の草型は、光合成を通して物質生

産を行なう部位としてのラメットと、ラメットを配置するための地下茎やほふく枝（スパーサー）とが一つの単位（モジュール）となった繰り返し構造により構成される。カタバミはほふく枝によって水平的にも垂直的にも広がる草型を持つことから、しばしば個体の部位によって異なる環境にさらされる。このような場合、栄養や光強度などの環境からの刺激に対応して、モジュールの数やモジュール間の距離を調節し、多様な環境に応じたラメットの効果的な配置を可能にすると考えられる。

カタバミのもつこれらの特徴を利用して、(1)栄養と光強度の変化に対してどのような環境特異性を持った可塑性を示すか、(2)可塑的反応のパターンや量は花型の異なる集団間で分化しているか、などの諸点を明らかにするために、以下のような実験を行った。

実験に用いた集団は、等花柱花集団として京都大学構内芝生（KU）、奈良県五条紀ノ川河川敷（GJ）、長花柱花集団として和歌山県潮岬二次林林床（SM）、和歌山県瀬戸マツ林林床（ST）、福井県高浜マツ林林床（TH）の5集団である。培養土とパーミキュライトの混合比を変えることにより3段階（3：1、1：1、1：3）の栄養条件を、遮光することにより2段階（100%、20%）の光強度条件を設定した。ここでは個体サイズ、地上部／地下部比、花序数、ほふく枝節間長の4形質について注目してみよう。個体サイズは、栄養および光条件の低下にともない全ての集団で低下した。このように栄養および光強度の低下は生長速度の低下を引き起こす要因となっている（図8）。地上部／地下部比は、同化産物を地上部と地下部にどのような割合で分配しているかを示す指標である。地上部／地下部比は栄養の変化に反応しなかったが、光強度の低下によって全ての集団で大きくなった（図8）。

これらの結果から、カタバミは、(1)栄養条件に対して地下部と地上部への分配率を変化させず生長速度のみ変化させていること、(2)光強度条件に対しては分配率と個体サイズの両方を変化させ、生長速度だけでなく地上部が相対的に増大するような草型の変化をも引き起こしていることがわかる。このようにカタバミは利用できる資源の種類によって異なる可塑的反応を示すことが明かとなった。植物個体が示す反応を、生長速度の変化と分配率の変化とに区別することは、可塑的反応の生理的メカニズムを考える上で重要である。

花序数は栄養、光強度の低下にともない全ての集団で減少した。花序数はどの条件下でも等花柱花集団が長花柱花集団よりも多い傾向があるが、集団間の可塑的反応のパターンや量に違いはみられない（図8）。ほふく枝の節間長は栄養条件の変化に反応しなかったが、光強度の低下によって全ての集団で長くなった。とくに長花柱花集団では、等花柱花集団よりもその伸長が促進され

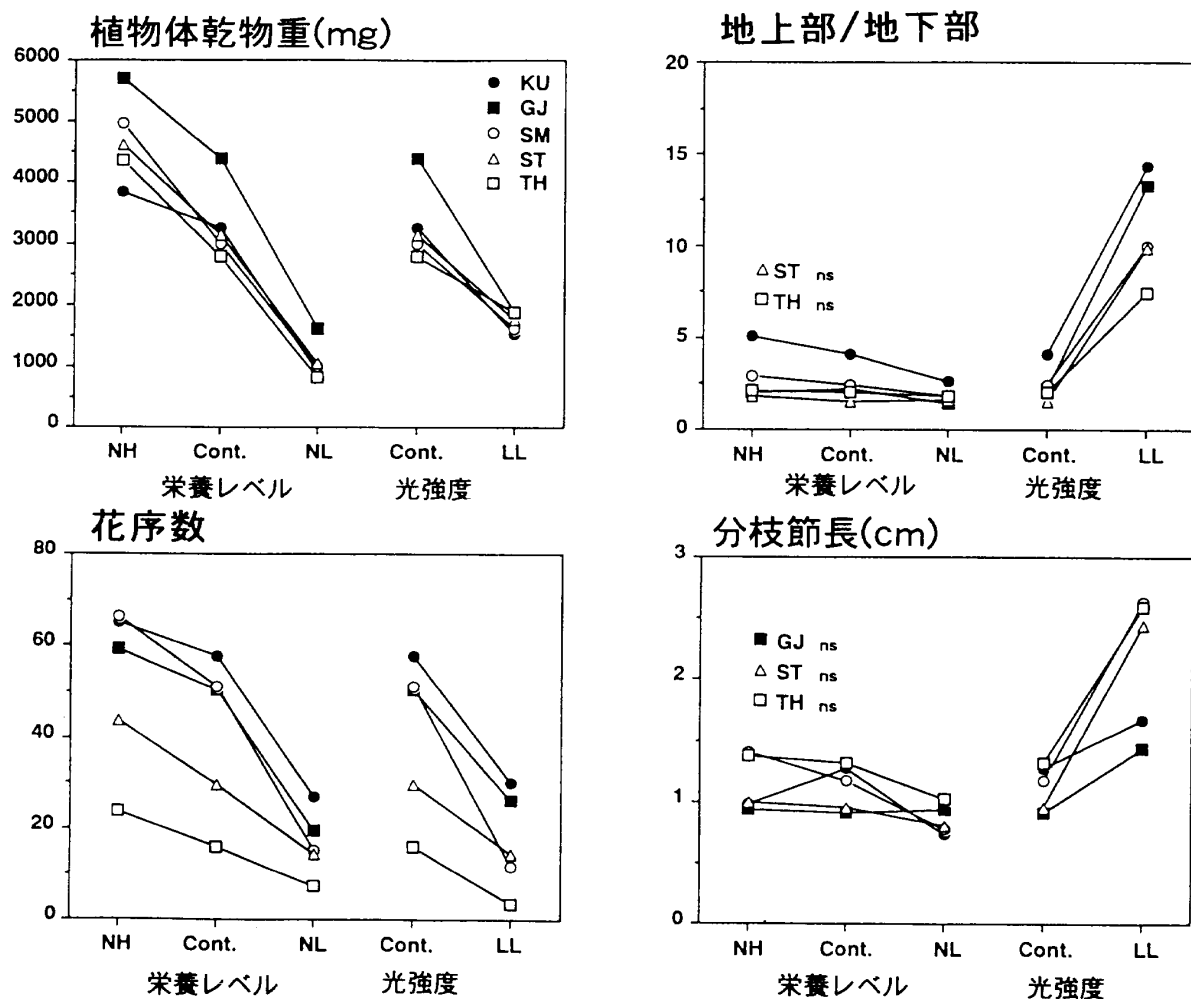


図8. カタバミ5集団の栄養、光条件に対する反応性 (Shibaike et al., 未発表).

た。つまり、ほふく枝節間長の光強度に対する可塑性に、花型の異なる集団間で分化が生じているのである。可塑的反応のパターンは共通であるが、その量に差異が生じている (図8)。

(ii) ほふく枝節間長の可塑性における集団間分化の生態的意義

一般的に、植物は開放的な光環境下では旺盛に分枝し、節間長を短くするが、被陰された光環境下では地上茎やほふく枝の頂芽優勢が促進され、節間長が長くなる傾向がある。このような傾向に関して、種間で可塑的反応のパターンや量が異なることが多くの研究で明らかにされている (Hutchings & Mogie, 1990)。

カタバミはほふく枝の節間長を伸長させることによって劣悪な光環境を回避するが、長花柱花個体ではその反応性が大きいことにより、より多くのラメットを好適な光環境下に配置することができる。この性質は、長花柱花個体が比較的攪乱の程度の弱い環境に生育する時に、とくに以下の2点において重要である。(1)モザイク状に複数の種が共存する場合、その株の周辺で光強度が極端

に低下するような環境を回避できる。(2)上層部がマツなどで覆われ平均光強度が低い環境において、ラメットごとに葉面積が増大することによる自己被陰の程度を低下させることができる。等花柱花集団と長花柱花集団の間にみられるほふく枝節間長の光強度に対する可塑性の分化は、生育地における光強度の空間的変動様式が異なることにより選択が働いてきたことを示唆している。したがって、生育地での栄養や光環境の時空的な変動様式を定量的に測定することや、モザイク環境下での栽培実験を行なうことが、このような生活史形質の分化のメカニズムを探る上で極めて重要である。

むすびにかえて

タネツケバナにおいては季節的に変動する環境要因に対する可塑性の集団間分化、カタバミでは空間的に変動する環境要因に対する可塑性の集団間分化の例を紹介した。どちらの場合でも、集団レベルでみた可塑性の分化は、環境の時間的あるいは空間的変動パターンと密接に関連して起こっていることを明瞭に示している。

今後、さらに表現型可塑性の進化生態的な役割を考える上で、次のような諸点に留意して研究する必要があるであろう。

(1) 環境要因の時間的、空間的変動パターン(変動の大きさ、周期、予測性など)と、その変動が及ぼす選択の方向と強さが、どのように相互に関連し合っているか。

(2) 可塑的形質発現を引き起こす環境要因は、発現形質の遺伝的制御系(遺伝子)の選択と適応度の分化にどのようにかかわっているか。

(3) 適応度に関連した形質の選択にかかわる環境要因と、環境変動のレセプターと発生遺伝的制御系の分化が、植物の生活史諸形質の分化とどのように関連し合っているか。

上記のような点を具体的に明かにすることが、表現型可塑性の進化機構を解明する上で、さらに重要となるであろう。

いずれにせよ、今後の研究において植物にごく普遍的に見られる表現型可塑の生態的役割の具体的な評価や、その分化をもたらしている要因と選択圧、その発現の遺伝的メカニズムや発生的制御がどのようなものであるかを、さらに数多くの植物群に関して具体的に解明していかなければならない。

謝 辞

この論説に集約されたタネツケバナおよびカタバミに関する研究成果は東北大学遺伝生態研究センター計画研究No.912103によって行なわれたものである。環境制御施設、温室の実験に終始御助力頂いた武蔵昭一氏、東海林英夫氏に心からお礼申し上げる。また、実験データの解釈に際し東北大学理学部の平塚明氏との論議が有益であった。ここに感謝の意を表したい。

引用文献

- Bradshaw, A. G. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115-155.
- Clough, J. M., J. A. Teeri & R. S. Alberte 1979. Photosynthetic adaptation of *Solanum dulcamara* L. to sun and shade environments. I. A comparison of sun and shade populations. *Oecologia (Berl.)* 38: 13-22.
- Goebel, K. 1900. *Organography of Plants*. Oxford Univ. Press.
- Griffiths, A.J.F., J. H. Miller, D. T. Suzuki & R. C. Lewontin 1986. *An Introduction to Genetic Analysis*. W. H. Freeman, N. Y.
- Hochachka, P. W. & G. N. Somero 1984. *Biochemical Adaptation*. Princeton Univ. Press, N. J.
- Hutchings, M. J. & M. Mogie 1990. The spatial structure of clonal plants: control and consequences. In: J. van Groenendael & H. de Kroon (eds.), *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*, p. 57-76. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Johnson, M. P. 1967. Temperature dependent leaf morphogenesis in *Ranunculus flabellaris*. *Nature* 214: 1354-1355.
- Kawano, S., S. Hayashi, H. Arai, M. Yamamoto, H. Takasu & T. Oritani 1989. Regulatory mechanisms of reproductive effort in plants III. Plasticity in reproductive energy allocation and propagule output of two grass species, *Oryza sativa* cv. Akihikari and *Coix mayuen* and the evolutionary-ecological implication. *Plant Species Biol.* 4: 75-99.
- 河野昭一 1974. 種の分化と適応—植物の進化生物学 三省堂
- 河野昭一・高須英樹 1972. アキノキリンソウの実験分類学的研究 日本植物分類学会報 2: 105-114.
- Kimata, M. 1983. Comparative studies on the reproductive systems of *Cardamine flexuosa*, *C. impatiens*, *C. scutata* and *C. lyrata*, Cruciferae. *Bot. Mag. Tokyo* 96: 229-312.
- Kudoh, H., Y. Ishiguri & S. Kawano 1993. Phenotypic variation in life history traits and phenology of field populations of *Cardamine flexuosa* and *C. fallax* (Cruciferae) in Honshu, Japan. *Plant Species Biol.* 8: 7-20.
- Kudoh, H., Y. Ishiguri & S. Kawano 1993. Phenotypic plasticity in *Cardamine flexuosa* and *C. fallax*: Variation among populations in plastic response to chilling treatments and photoperiods. *Functional Ecology* (in press).
- Levins, R. 1986. *Evolution in Changing Environments*. Princeton Univ. Press, N. J.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.
- Schmalhausen, I. I. 1949. *Factors of Evolution*. McGraw-Hill, N. Y.
- Sculthorpe, C. D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London.

Sultan, S. E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biol.* 21 : 127-178.

Woltereck, R. 1909. Weitere experimentelle

Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verh. Deutsch. Zool. Gesell.* 1909 : 110-172