

表現型の可塑性

はじめに

可塑性は、生物全般において大きな問題である。特に植物においては大変重要な問題である。一般に環境条件は時間的にも空間的にも不均一であるにもかかわらず、固着生活を送る植物は、‘与えられた’環境条件において、光・水・窒素など資源を獲得して光合成を行い、さらにはストレスを回避しなければならない。光合成産物は、生命活動の維持から成長・繁殖まで植物のあらゆる活動を支えるものであり、ストレス（捕食・強光・低温・高温など）の回避は、光合成器官、あるいは植物体そのものが傷つくことを防ぐ。従って、環境条件と植物の生態について考える際には、可塑性を含む植物の生理的特性について考慮することが欠かせない。

今回は、DeWitt et al. (1998)の‘Cost and limits of phenotypic plasticity’を中心として、表現型の可塑性に関する問題について議論する。

可塑性 (phenotypic plasticity)

生物が様々な環境条件下で、その環境条件に応じて表現型を変化させること。‘可塑性 plasticity’ という語自体には、適応的かどうかという概念が含まれない場合が多い。特に適応的で、積極的な可塑性である場合は、‘馴化（順化）acclimation’ という語を用いるのが普通。可塑性は行動（動物の場合）、形態から生理的特性まで、あらゆるスケールの表現型において見出される。

例；植物における光条件に対する一般的な可塑性

Givinish (1988)より抜粋

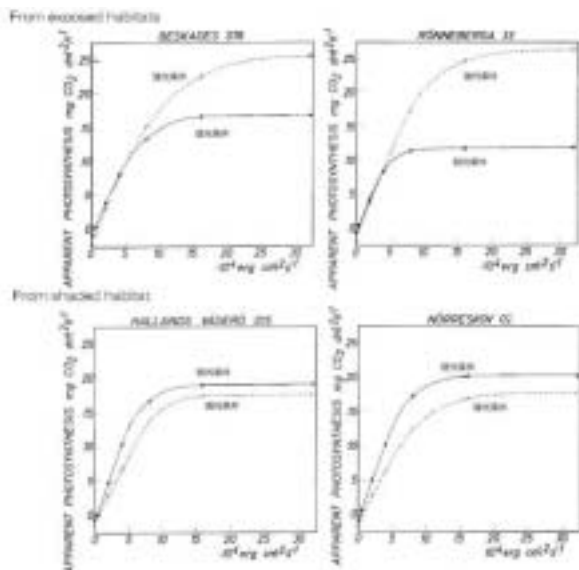
		特性	Sun	Shade
葉レベル	光合成特性	最大光合成速度	高	低
		光補償点	高	低
	生化学特性	あたりの N, Rubisbco, タンパク質量	高	低
		可溶画分のタンパク質あたりの Chl 量	低	高
	微細構造	葉緑体サイズ	小	大
	形態	葉重 / 葉面積	高	低
		葉の厚さ*	厚	薄
		気孔のサイズ	小	大
		葉の角度	直角	水平
個体レベル	葉へのバイオマス分配	小	大	

例に挙げたような植物の可塑性が、強光条件下における光障害の回避、あるいはそれぞれの置かれた光条件下における効率的な光合成を可能にするなど、植物の performance を上げることは、理論的にも、多くの実際研究例からも示されている (Bradshaw 1965 ;Bjorkman 1981; Givinish 1988;)。

しかし、必ずしもすべての植物がこのような可塑性を示すわけではない。

例；Bjorkman and Holmgren 1963

Bjorkman and Holmgren は、スウェーデンやノルウェー、デンマークの光条件の異なる 4 ハビ



タットから *Solidago vigeurea* のクローンを集めて、2光条件下で生育させた。その結果、exposed habitat 由来のクローンは光合成速度に大きな可塑性が見られたが、shaded habitat 由来のクローンは、ほとんど可塑性が無かった。

一般に、弱光条件に生育する種 / genotype は強光条件に生育する種 / genotype に比べ、あまり大きな可塑性を持たないことが知られている (Chopin III et al. 1993; Valladares et al. 2000)。Chopin III et al.はこれを stress resistance syndrome (SRS)と呼んでいる。

表現型の可塑性のコストとリミット

Trends in Ecology & Evolution 13: 77-81

DeWitt T. J., Sih A. & Wilson D. S.

表現型可塑性のコストと制限は生態学的にも進化的に見ても重要であると考えられてきたものの、いまだに可塑性のベネフィットほど理解が進んでいない。どのように可塑性にコストやリミットがかかるのかについては少なくとも 9 つの説があるが、めったにこれらが一緒に議論されることはない。もっとも一般的に議論されるコストは、可塑性に必要な感知と制御メカニズムの維持であることであり、これらにはエネルギーと物質を使うことが必要となる。しばしば考慮される可塑性のベネフィットに対するリミットは、可塑的な反応を導く環境条件の手がかりが信頼できないこともあるという点である。そのようなコストと制限は、最近になって理論上のモデルに組み込まれるようになり、おそらくもっと重要な、実際の研究にも使われるようになった。最近の、可塑性のコストと制限への興味にも関わらず、個別に論理的な研究は困難である。

可塑性は、進化の頂点とも考えられ、事実、多くの研究例からも可塑性のもたらすベネフィットが明らかになっているにもかかわらず、何が可塑性の進化の妨げになっているのか。一般的な答えとしては、十分な遺伝的な変異がなかったためというものがある。しかし、たとえ十分な遺伝的な変異があったとしても、可塑性に本来備わっているコストと可塑性の有効性のリミットのために、可塑性が進化することはないだろう。これらのコストとリミットは、最近になって生態学的にも進化的にもその重要性が注目されている。特に、可塑性のコストはよく引き合いに出される。ところが、コストに関するアイデアの幅や他の可塑性を制限しているものについては、正當に評価されておらず、これまでのところ、これらのアイデアは論文の中で紹介されないか、区別されることはない。

この論文では、可塑性を制限していると思われるものと可塑性のコストとリミットの違いについて、現在のところのアイデアを概説する。さらに、最近の経験的な制限についての実験についてもまとめ、その証拠がいまだにつかみにくい理由について議論を行う。そして、可塑性のコストを測る方法を紹介する。

可塑性のコスト vs. リミット

可塑性のベネフィット ; より良い表現型を作ることができるため、より多くの環境に合わせる
ことができる。

もしも、可塑性を制限するものがなければ、生物は '完全' で '無限な' 可塑性を実現している
ものと考えられる。この可塑性を制限するものがコストだが、ここでは両者を区別する。

コスト ; ある環境下で、同じ表現型であるにも関わらず、可塑性を持つ生物の方が、固定の (可
塑性を持たない) ものよりも低い適応度を示したときに示すことができる。

リミット ; 可塑性によって、固定の表現型と同じくらいに、適した表現型を作ることができない
場合に証明される。

例 ; 2つのワムシのクローン (可塑性あり / なし) について、表現型と適応度を比較。

ある同じ環境で、

- ✓ 両者が同じ長さの棘を持ったが、可塑性がある方が生殖能力が低い コスト
- ✓ 可塑性がある方は、ない方よりも短い棘しか作れない リミット

表現型のうちで最も悪いのは、環境条件に **mismatch** した表現型。固定の生物における **mismatch**
は、あるひとつの環境条件にスペシャライズしていることを示すが、可塑性な生物における
mismatch は可塑性のベネフィットに対するリミットを示している。コストもリミットも、完全
な可塑性に比べ、実際の可塑性の価値を減らすことにより、可塑性の進化を制限する。

可塑性の制限は、可塑性な生物の発達と固定の生物の発達との間の違いにある。

- ✓ 固定 ; ある表現型を作る仕組み (構造遺伝子、ポリメラーゼ、リボソームなど) だけがあれ
ばよい。ここでできる平均的な表現型を \bar{x} 、その変動を σ^2 とすると、

表現型を作る仕組み $\bar{x} \pm \sigma^2$

- ✓ 可塑性 ; もしも、遺伝子が直接環境条件に反応するのなら、表現型を作る仕組みのみでいい
はず。しかし、可塑性には、その作る仕組みのまえに、環境条件を何らかの手がかりを通じ
て感知し、情報化し、さらにその仕組みを制御するというプロセスが必要となる。

環境条件を調べる 情報処理 仕組みの制御 表現型を作る仕組み $\bar{x} \pm \sigma^2$

可塑性な応答の際に必要なこの付随的なステップにより、固定の生物に比べてコストやリミ
ットが生じる機会が多くなる。可塑性のコストやリミットは、最終的な表現型を作る際にも生じ
る。これまでのところ、コストとリミットについては 9 つのアイデアが示されている (Box 1 に
一覧、この後本文中で詳述)。

可塑性のコスト

維持のコスト

可塑的な随意の発達には、**知覚と仕組みの制御を維持するコスト**がかかる。

例 ; 植物におけるエチレンによる成長反応には、細胞膜上のタンパク質であるエチレンレセプターの反応が必要。 機構的なコスト / レセプタータンパク質を作る物質的なコストが発生

生産コスト

例 ; 捕食者がいる環境で、可塑性のある *Daphnia* が棘を作ったとき、棘のないものに比べて、繁殖率が下がった。

生産コスト**ではない**。固定の棘を作る個体でも同じコストがかかるため。

もし、可塑性と固定の生物がある特性に同じコストを払っている場合、これは可塑性に特有なものではないので、可塑性のコストとはしない。

生産コストは、ある反応を誘発しない環境下での、特性が作られなかった場合に節約されるコストとして測ることができる。つまり、**必要ないのに作られてしまった特性のコスト**とも言える (可塑性のエラーのコスト)。

ここでの定義では、生産コストは、表現型が同じ場合、可塑性 genotype の方が固定 genotype よりも多く払うコストとなる。次のようなケースでは可塑性の生産コストが存在する。

例 ; 可塑性ありと固定の 2 系統の動物プランクトン。固定のプランクトンは発生の段階で棘を作り、そのコストは低い。一方、可塑性のあるプランクトンは、環境条件に応じて化学物質を手がかりに、発生段階で棘を作るが、そのコストは高い。

可塑性のあるプランクトンは大きな生産コストを払っていることになる

情報収集コスト

可塑性には情報収集コストが伴う。このコストは、**環境条件についての情報を得るためにかかるコスト**。

phytochrome

分子量約 12 万の水溶性色素タンパク質。光条件に応じて赤色光吸収型 (Pr 型) と遠赤色光吸収型 (Pfr 型) との間で可逆的な変化を示す。植物体を透過したり、植物体によって反射された光には遠赤外光が多く含まれるため、遠赤外光に対する反応により、周囲の競争者の有無を知ることができる。Phytochrome は、細胞内における葉緑体の定位運動から種子の光発芽、植物体の伸長成長に大きく関わっている。この他、青色光受容タンパク質 cryptochrome (光屈性・気孔の開閉に関与) などの存在が知られる。

発達の不安定性

何人かの研究者により、**可塑性と発達の不安定性には固有の関係**があると主張される。

もしも可塑性が、不安定な発達と関係があるとすれば、適応度を下げるとコストである。

可塑性と発達の不安定性の関係については、一般的な説となっているが、実際の研究からこの二つは無関係ともされる。Scheiner et al. はこれらは一部では関係していると主張している。

遺伝的なコスト

可塑性の遺伝的なことに関してはこれまでのところほとんど明らかにされていないが、この分野の研究は増えつつある。

- (1) **linkage** (連鎖) ; 適応的な可塑性に関わる遺伝子が、他のコストをもたらす遺伝子とリンクしている場合。
- (2) **pleiotropy** (多面発現) ; 適応的な可塑性に関わる遺伝子が、直接、他のネガティブな影響にも関わる場合。
- (3) **epistasis** (上位) ; 可塑性の遺伝子が、他の遺伝子の発現を調整している場合。

可塑性のリミット

情報の信頼性のリミット

前にも述べたように、可塑性な反応には環境条件の情報が不可欠。情報収集にはコストがかかるにも関わらず、**環境条件を見積もる手がかりの信頼性の低さ**によりリミットが生じる。信頼性のない情報の元では、環境条件と表現型が適合しにくい。

時間的なズレのリミット

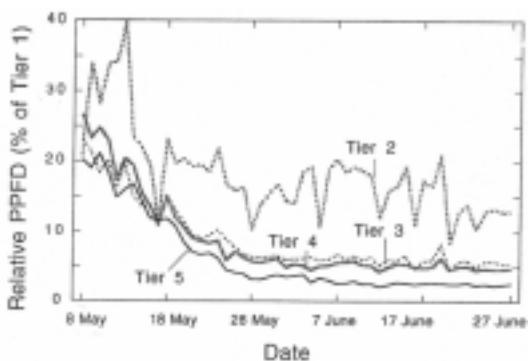
環境条件の感知と環境条件への反応の間に時間的なズレが生じて、環境と表現型が適合しにくくなりうる。

- ✓ 短いタイムスケールで自由に変わる特性 ; 行動や生理的な特性など。時間的なズレは小さい。
- ✓ やや安定した特性 ; 形態的な特性など。時間的なズレが生じやすい。

時間のズレの問題は、もし生物が、この先起こりそうな環境条件を予測できるような間接的で信頼できる手がかりを利用すれば、緩和することができる。

例 ; 動物プランクトンは、日長を手がかりに休眠することで、捕食圧が高くなる季節を避ける。

一斉展葉型落葉広葉樹における光馴化と predetermination



ブナやカエデなど一斉展葉型の落葉広葉樹においては、枝や葉 (葉肉細胞の層数) の特性は、展葉時の光条件ではなく、前年の光条件に基づいて決定される (= **predetermination**)。展葉前は木のどの部分の枝も、明るい光条件だが、展葉直後は、枝によってはかなりの弱光条件になる (左図参照)。展葉時の光条件に馴化してしまうと、その後の物質生産に悪影響が出るという ‘時間的なズレ’ の問題が生じてしまう。この問題を回避するため、このような特性を持っているものと考えられている (Kimura et al. 1998)。

このような方法で、時間のズレの問題を解決することが可能だが、その一方で、情報の信頼性に問題が生じうる。

作ることが可能な表現型の幅のリミット

‘ **jack-of-all-trades is a master of none** (何でも屋は何の名人でもない = 器用貧乏)’

例 ; (もしもより長い茎が適応的な場合、) 長い茎という表現型が固定の植物のほうが、可塑性のある植物よりも長い茎を作ることができる。

表現型上の問題

あとから付け加えられた表現型は、発生段階の初期に作られたものほどは良くない。

例 ; すでにある甲羅の上に棘を作る動物プランクトンの棘は、発生過程で、甲羅と一緒にとげを作るプランクトンのとげよりも弱い。

例 ; カタツムリ。漸次成長してゆく殻は、殻の形をどんどん変えていくが (= 可塑的)、脆いという弱点を作り出す。

コストを検知できる見込みはあるのか

ここで、可塑性のコストを探す上で根底にある3つの予想について疑問が生じる。

- (1) 可塑性は常にコストを必要とするという予想。
- (2) コストがかかるが、適応的でない可塑性もそれを本質的に存在し続けるという予想。
- (3) 進化的な時間がたっても可塑性のコストは残るという予想。

(1) 可塑性と不変性のどちらの方がコスト掛かるかは、どちらが環境に対して‘積極的’か‘受動的’な反応をするかによる。

例 ; 外温性の動物 低い代謝・少ない摂食・低温条件に対し成長や発達速度は受動的な反応。
もし、環境条件の影響が表現型を調整するのであれば、幅広い条件下での表現型の不変性は、可塑性よりもコストがかかる。このケースで不変性は、制御機構や環境の影響を調整するための構造遺伝子が必要。外温性動物は、条件が変わっても比較的安定した基礎代謝を維持するため、温度制御の可塑性が必要となる。コストがかかるかどうかは可塑性のタイプによる。

(2) 可塑性のコストは、環境条件が表現型に与える任意の影響よりもむしろ、**適応的な可塑性にだけ見出されるもの**と考えられる。コストはかかるが、適応的ではない、あるいは中立な可塑性は進化の途中で消えてしまうだろう。

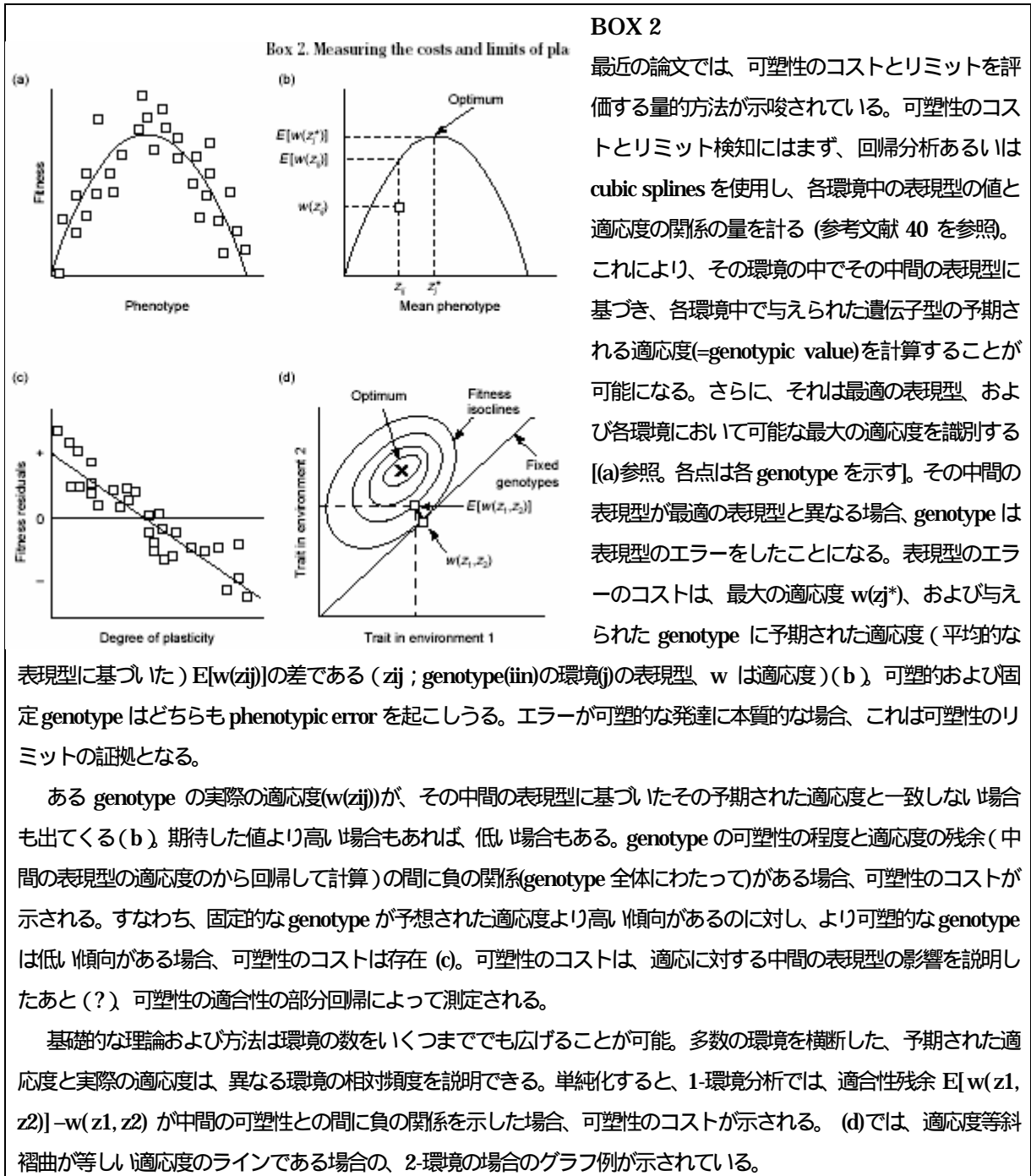
新たな問題 可塑性の多様性の問題 ;

理論的には、適応的な可塑性は個体群の中で固定する。理論上のモデルによれば、個体群内に可塑性の多様性は存在しうるし、実際の研究例でも **genotype-環境の変異**があるとされる。しかし、これらの経験的な研究では、機能面からのアプローチばかりではないため、その変異が‘適応的なもの vs. 適応的でないもの’なのか明らかではない。個体群内ではわずかな変異であっても、個体群間では大きい場合もあるため、この問題の解決には、多くの個体群を比較するしかない。

(3) 遺伝的な変異は、コストのある可塑性から、徐々に**コストがない、あるいは少ない可塑性に置き換わっていくもの**と考えられる。自然選択は進化によって、コストをなくす、または減らしていくため、実際にコストを検出するのは困難である。

可塑性のコストを測る

一般に、関係のある個体のグループ (きょうだい、クローン etc.) を 2 処理区ないしそれ以上の環境条件下で生育させて、genotype-環境の相互作用を評価する。そして各 genotype について可塑性 (通常、異なる環境間のそれらの平均の差として計算される) を計測する。その後、可塑性は成長および繁殖率のようなコストまたはリミットを示す変数 (例えば維持コストのための実験) と関連させることができる。(一般的な手法は Box 2 参照)



コストとリミットを明確に実験した最近の研究例 ;
 捕食に関して殻の形態と成長速度に可塑性を持つ淡水性のカタツムリ。捕食者はザリガニ

Costs and Limits of Phenotypic Plasticity

*Orconectes obscurus*およびsunfish *Lepomis gibbosus* (ブルーギルの類)。DeWittは可塑性のエネルギー的なコスト、発達の不安定性、そしてより固定型のgenotypeと比べて発達の幅について実験を行った。29のカタツムリの家系が1個体群から取られ、魚と一緒に / ザリガニと一緒に / 捕食者なしの3条件で育てられた。

殻を砕く魚は大きなカタツムリを好み、殻に入り込むザリガニは小さなカタツムリを選択的に捕食。カタツムリは、捕食者の捕食方法に基づいて適応的な反応を見せた。

魚と一緒に ; ゆっくり成長することで砕かれにくい殻を作る

ザリガニと一緒に ; 長く伸びた殻を作って入り込みにくくしたが、これにより卵の生産は遅延。形態的に大きな可塑性を持つカタツムリの家系は可塑性の小さいものに比べて、成長量が減るというコストが示された。

可塑性のコストとリミットを作るメカニズムについて、全体像を得るために更なる実際的な研究が必要。

今後の方向性

モデルは既に、生態学と進化の結果である可塑性上の様々な制約のいくつかについて実証してきた。これらのモデル化は引き続き有用かもしれないが、よい実験的なデータなしで、どの制約が最もありそうか、あるいは、各々がどれくらいの大きさを仮定するかなどを知ることは困難。コストを実験的に記述できれば、既存のモデルの中で使用できるデータとなり、その結果、ある実験的なシステムに関する予測を作ることができる。したがって、この問題の初期のこの段階で意味論の上で明らかにし、厳密な方法論について議論することは重要。

そのためには、可塑性のコストやリミットについての既存の研究を再検討することから始めるのが良い。先にも述べたように、そのような実験は理想的によく了解されている特性の適応的な可塑性に注目するだろう。可塑性が個体群内で定着する方向へ進んだ場合、多数の個体群間の研究により、(それらの個体群は多くの点において異なる危険、また、そこで取り上げられている違いが研究上は原因と信じられているものを必ずしも反映するとは限らないという危険を伴うが) 可塑性の制約の実験に必要な変異を得られるかもしれない。我々がレビューした、可塑性の制約に関して実験するための方法は過去と将来のデータに役立つだろう。

全体的には、可塑性の様々なコストおよびリミットの重要性や頻度に十分なイメージができるまでに、これから多くの実験的な研究が必要。

参考文献

- Bjorkman O. (1968) Further studies on differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotype of *Solidago virgaurea*. *Physiologia Plantarum* 21: 84-99.
- Bjorkman O. (1981) Responses to different quantum flux densities. In: *Physiological plant ecology I. Responses to the physical environment* (eds. O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond & H. Ziegler) pp. 57-106. Springer-Verlag, Berlin.
- Chapin III F. S., Autumn K. & Pugnaire F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist* 142: s78-s92.

Kimura K., Ishida A., Uemura A., Matsumoto Y. & Terashima I. (1998) Effects of current-year and previous-year PFDs on shoot gross morphology and leaf properties in *Fagus japonica*. *Tree Physiology* 18: 459-466.

Givnish T. J. (1988) Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92.

Valladares F., Wright S. J., Lasso E., Kitajima K. & Pearcy R. W. (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology* 81: 1925-1936.

もっと可塑性について知りたい人のための文献 主に植物のものばかりです。悪しからず。

Ackerly D. D., Dudley S. A., Sultan S. E., Schmitt J., Coleman J. S., Linder C. R., Sandquist D. R., Geber M. A., Evans A. S., Dawson T. E. & Lachowicz M. J. (2000) The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. *Bioscience* 50: 979-995.

Via S., Gomulkiewicz R., Dejong G., Scheiner S. M., Schlichting C. D. & Vantienderen P. H. (1995) Adaptive phenotypic plasticity - consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 212-217.

寺島一郎編著 (2001) 朝倉植物生理学講座 5「環境応答」 朝倉書店

渡辺昭・篠崎一雄・寺島一郎編著 (1999) 植物の環境応答 秀潤社

村岡裕由・可知直毅編著 (2003) 光と水と植物のかたち 植物生理学入門 - 文一総合出版

この他、もっと細かい植物の生理的な話に興味がある方には、東北大学の彦坂さんの HP「光合成の生理生態学講座」が分かりやすくお勧めです。

<http://hostgk3.biology.tohoku.ac.jp/Hikosaka/Photosyn-home.html>