

# 食虫植物フクロユキノシタの「不良品」は何を語るか

福島健児

ふくしま けんじ  
ヴュルツブルク大学 植物学科 I

## ● 葉の形の一定性

植物たちの葉の形は、種ごとに決まっている。サクラの葉は楕円形で、縁は少しギザギザしている。チューリップの葉は細長くて少し肉厚だ。シロツメクサ、いわゆるクローバーの葉は、3枚の葉が1箇所から放射状に伸び出しているように見えるが、実はあれ全部で1枚の葉だ。複葉とよばれる。葉のような部分のそれぞれは小葉とよぶ決まりになっている。通常は3枚。たまに見つかる4枚組のものは幸運の象徴として万人に好まれる。しかるに葉の形が変わるといのは一大事で、人類がそこに幸運を見出してしまうほどの希少性を帯びる。葉の形は、種に特有なのだ。

## ● 環境に応じた葉の作り分け

しかし、種ごとに決まっている「葉の形」は、1種類だけとは限らない。本稿の主役、食虫植物フクロユキノシタがその例だ。本種は、環境に回答して2種類の葉を作り分ける(図1左)。一つは光合成に特化したいわゆる普通葉で、もう一つが落とし穴式に獲物を捕らえる袋型捕虫葉だ。自生地では春に普通葉、夏に捕虫葉を多く作るため、季節的な環境変動へ適応する仕組みだと考えるのが自然だ。

環境に応じた器官の作り分けは、表現型可塑性とよばれる。葉の場合はさらなる専門用語で異葉

性(heterophylly)とよばれる。代表例は多くの水草にみられる異葉性で、彼らは水中と気中で全く違う形の葉を作り分ける。多くの場合は上述の複葉形成と関連していて、水中葉はより細く、そしてより多くの小葉を作る。水流を受け流す仕組みなのだろう。異葉性は多くの植物にみられるが、普通葉と袋型捕虫葉を作り分けるのは、世界中どこを探してもフクロユキノシタだけだ。

## ● 作り分けのカギは？

食虫植物の捕虫葉の進化は、常に普通葉から始まっている。となれば、これら2種類の葉を個体内で作り分けられるフクロユキノシタには、祖先と子孫が同居しているともみなせる。これを活用した個体内比較がもたらす恩恵は計り知れない。通常なら、ゲノム配列も葉の発生環境も、とにかく全てにおいて異なる複数種を慎重に比べながら進化を紐解いていく作業を、この食虫植物なら1種だけで完結できるのだ。これのみをもって、ゲノムサイズが大きい、成長が遅いといった、実験植物としての欠点を補える。

私が基礎生物学研究所・長谷部光泰研究室の大学院生だったころ、そう思い立ってフクロユキノシタを育て始めた。当時、葉の作り分けの仕組みはほとんど未知だったが、どの葉を作るかコントロールできなければ実験に支障がでる。葉の発生運命制御は喫緊の課題だった。

そこで、研究所の共通機器から人工気象器をいくつも借りてきて、いろいろな条件でフクロユキノシタを育ててみることにした。この植物は成長

が遅いため、結果を確認するまで3カ月程度かかる悠長な実験だ。光量・光質・光周期・栄養・植物ホルモンなど、とにかく思いつく限りの条件を変えて人工気象器に放り込み、3カ月待ってそのあいだに作られた葉の形をチェックする作業を繰り返した。人工気象器の故障によって温度設定が下方向に振り切れ、意図せず凍結耐性を試験することにもなった。そのチャンパーに割り当てられた不運な植物は全滅したが、翌年には新品の機械へと交換してもらえた。

そういった手探りが1年も続いた頃、ようやく傾向がつかめてきた。大事なのは温度だった。フクロユキノシタは、低温(15℃)ではほとんど普通葉、高温(25℃)ではほとんど捕虫葉を作ることがわかった。「葉の発生運命を制御する」などと仰々しく言うが、必要な手順は、設定温度の違う人工気象器に無菌培養植物を放り込むだけだ。これによって、はたらいっている遺伝子の顔ぶれを普通葉と捕虫葉で比べるような実験も可能になった。そういった実験を効率的に実施するため、多くの共同研究者とゲノム配列も決定した<sup>1</sup>。

## ● 窪んだ葉

温度による作り分け制御がうまくいってからも、私は培養条件の検討を続けた。普通葉と捕虫葉、いつ、どちらを作るかは生存戦略上重要だ。フク

ロユキノシタが温度だけに全額ベットする酔狂なギャンブラーだとは、到底考えられない。きっと他にも、異葉性の制御に使われている環境シグナルがあるはずだ。そして、一連の実験の中で、日長がまさに第二の要因だとわかった。高温かつ短日で育てたときのフクロユキノシタは、温度だけを考えれば捕虫葉を作るべきだが、意外にも普通葉に似た葉を作ったのだ。

しかし、よくよく見てみると葉の形がどうもおかしい。普通葉に似ているものの、葉の先端が窪んでいたりする(図1:奇形葉2)。まるで、できそこないの袋であるとも言わんばかりの形だ。第三の葉の出現をどう解釈するべきか、しばらく当惑していた——具体的には、5年以上。

## ● 「不良品」もいろいろ

「フクロユキノシタは、2種類の葉を作り分ける」。この食虫植物について言及している文献では、高確率で遭遇する表現だ。私自身もよくそう書くし、本稿でもすでにそう書いた。しかし、この説明は、実は厳密とはいいがたい。先述の窪んだ葉のように、この植物はときおり失敗して、普通葉とも捕虫葉ともつかない葉を作ってしまう。しかもその「不良品」にはたくさんのバリエーションがある(図1右)。ほとんど袋ができていないにフタがないもの、全く見当違いの場所にフタの



図1—フクロユキノシタの異葉性

袋型捕虫葉と普通葉を作り分ける。「不良品」の奇形葉はバリエーションに富む。右の丸印の色は図3の円グラフに対応。右は文献4より改変。

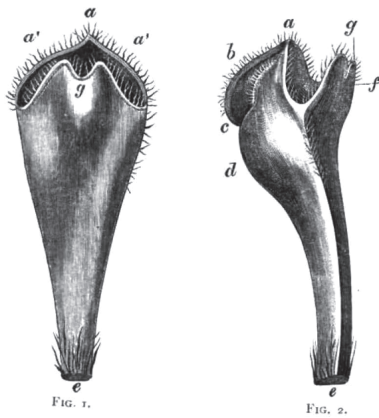


図2—Nature誌上で紹介されたフクロユキノシタの奇形葉  
図1で示した5種類のどれとも一致しない。文献2から引用。

ような組織が作られるもの、窪んだ葉にツノが2本生えたもの……そのあまりに突飛かつ変幻自在な形態の解釈について、1880年代のNature誌上で飛び火して議論が展開されたこともあった(図2)<sup>2</sup>。これは、フクロユキノシタの研究が学術誌の最高峰Natureに載った最初の例だが、現在に至るまでの最後の例でもある。直近100年程度は無風状態が続き、「不良品」が顧みられることはほとんどなくなった。

ちなみに、ここでわざわざ「不良品」と括弧書きしているのは、それらが本当の意味で不良品なのか、厳密にはわからないからだ。もしかしたら私の想像が及ばない側面で、普通葉や捕虫葉を凌

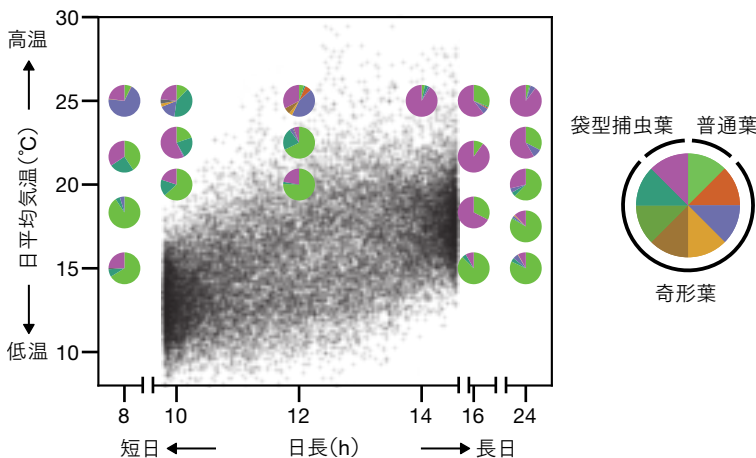


図3—葉の作り分け実験(円グラフ)と自生地の環境(散布図)の比較  
散布図の点が日ごとの観測値を示す。オーストラリア気象局が提供する過去67年ほどのデータに基づいて作図。円グラフの色は図1に対応。文献4より改変。

ぐ何らかのパフォーマンスを発揮するのかもしれない。とは留保しつつも、やはりその可能性はそう高くなさそうだというのが本音である。

## 隠れ反応基準

高温・短日で多数の窪んだ葉が作られるとわかってからしばらく、よい解釈が思い浮かばず、この問題は棚上げになっていた。博士号を取得し、出身研究室を離れて何年か経ったころ、「不良品」は隠れ反応基準(hidden reaction norm)と呼ばれる現象を観測しているのではと思い至った。隠れ反応基準とは、生物がしばしば大きな環境変化にさらされたときにのみ見せる、プログラムされていない(その時点では通常適応的でない)可塑的な応答だ<sup>3</sup>。それを原稿にしたためて、長谷部光泰教授に送ってみたところ、長谷部ラボで追加実験を請け負ってくれることになり、そこからまた研究が進展することになった<sup>4</sup>。

追加実験では、検討する条件を温度と日長にしばって、より多くの組み合わせを試した。そうすると、クリアな傾向が浮かび上がってきた。低温・高温、短日・長日をさまざまに組み合わせると、高温・短日のときにだけ、明らかに多数の「不良品」が作られ、場合によっては50%以上がそうなる(図3)。具体的には、25℃と12時間以下の日長を組み合わせると多数の「不良品」が作られる。気温と日長それぞれに関してだけみれば、こういった条件は毎年のようにフクロユキノシタの自生地で見ている。平均気温25℃以上の日は年あたり数日、日長12時間以下に至っては1年の半分もの日がその条件を満たす。しかし、これらの組み合わせとなると話は変わってくる。平均気温25℃以上かつ日長12時間以下の日は、記録が残る過去67年間で合計わずか6日であった。フクロユキノシタは、発芽からお

よそ5年で成熟する多年草だ。その世代長は約10年と推定されるので、このような条件の日は、平均して一生に一度かそれより稀なことなのだ。これでは、「不良品」ができるのも仕方ないかもしれない。あまりにも稀な条件へと対処する仕組みは、それを維持するコストに見合わない可能性があるためだ。

## ● 応答への失敗が語ること

環境応答への失敗は、重大な結末をもたらす。冬に夏毛へと換毛する動物や、乾季のひび割れた大地に芽吹こうとする植物種子は、通常、生存を許されない。しかし、ありとあらゆる環境条件が、毎年、毎月、毎日、毎時間、あるいは毎秒のように移りかわるなかで、生物はそれらに見事に応答してみせる。

応答の破綻を見せたフクロユキノシタは、生物の今後について、少しだけ示唆を与えてくれる。極端な高温や低温など、単一パラメータの極限が生物に機能不全をもたらすのは容易に想像がつく

だろう。しかしそれだけではなく、毎年やってくるようなマイルドな条件でも、その組み合わせが稀ならば、生物は同じく機能不全を起こしうるわけだ。

気温×日長×光質×湿度×風速×雨量×気圧×日射量×……さまざまな環境シグナルが作り出す組み合わせは膨大だ。そして、現在進行中の気候変動は、複数の環境シグナルがどのように共変するかを変化させている<sup>5</sup>。それによって増加するであろう「稀な組み合わせ」に、生物はどのように対応し、あるいは失敗していくだろうか。私たちは、その一端をフクロユキノシタの「不良品」に垣間見ているのかもしれない。

### 文献

- 1—K. Fukushima et al.: *Nat. Ecol. Evol.*, **1**, 0059(2017)
- 2—W. C. Williamson: *Nature*, **28**, 140(1883)
- 3—C. D. Schlichting: *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **1133**, 187(2008)
- 4—K. Fukushima et al.: *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, **288**, 20202568(2021)
- 5—S. T. Jackson et al.: *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **106**, 19685(2009)