

ばらつきから見えること：キンポウゲ科の花被片数を例に

北沢美帆

大阪大学全学教育推進機構

〒560-0043 大阪府豊中市待兼山町 1-16

Miho S. Kitazawa

Findings from the variation: Ranunculaceae tepal numbers as an example

Keywords: *Anemone*, Development, Floral organ number, Ranunculaceae, Variation

Center for Education in Liberal Arts and Sciences, Osaka University

1-16 Machikaneyama-cho, Toyonaka, Osaka 560-0043, Japan

DOI: 10.24480/bsj-review.10a5.00152

1. 背景

1-1. 生物形態のばらつき

生物の形態には、様々なばらつきが存在する。ばらつきが生まれる要因を小さいスケールから順に考えると、まず遺伝子発現のゆらぎが考えられる。遺伝子発現のゆらぎは細胞の分裂パターンや成長に影響し、最終的には私たちの目に見えるスケール、例えば器官の形やパターンのばらつきに反映される。ばらつきは要因の内外に分けて考えることもできる。生命活動の様々なシステムの内側から生まれるばらつきもあれば、環境によって外的に与えられるノイズも存在する。個体内のばらつきだけでなく、個体差や地域ごとの特性など、より大きなスケールでのばらつきも存在する。このスケールのばらつきにも、遺伝に依拠するものもあれば、環境によるものもある。

こうしたばらつきは、観察や実験の結果の理解を妨げるものとして認識されることがある。ある変異体が呈する表現型が一定であれば議論は簡単だが、ばらつきが大きければ途端に難しくなる。実験室環境ならまだしも、野外集団では遺伝的に不均一であるうえに、様々な微細環境の変動がノイズとなり、ばらつきの原因の解明は簡単ではない。しかしそれが生物のリアルであり、生物学者である以上無視はできない。それでは逆に、ばらつきの存在をポジティブに捉えることはできないだろうか。ばらつきが何らかの生物学的過程を経て生まれている以上、ばらつきから生物に関する情報を引き出すこともできるのではないか。

1-2. ばらつきの形

ばらつきを目に見える形で表す方法の一つが、ヒストグラム（度数分布）である。直感的な例として、ヒトの身長を考えてみよう。横軸に身長を（例えば1cm刻みで）取り、縦軸にその身長を持つヒトの数を並べたものを想像してほしい。20歳の日本人女性の平均身長は160cmだ、というとき、日本人女性がすべて160cmであると考えた人はいないであろう。平均的な身長の人数が最も多いが、大きい方にも小さい方にもだいたい均等にばらつく、と考えるのがふつうだ。こうした左右対称な分布として、もっとも著名な分布は正規分布であ

M. S. Kitazawa-1

る。生物の特徴を数値化して議論するときには、正規分布を想定しているケースが多い。

自然界にはその他にも様々なばらつきがある。生物の形態のばらつきについては、19世紀の終わりごろから様々な検討がなされてきた。その中で、メンデルの法則の再発見者として有名な Hugo De Vries という学者は、植物の器官数のばらつきに三つのタイプを見いだした (De Vries 1894, 1895, 1899)。対称な分布、非対称な分布、そして複数のピークを持つ分布である。このような分布はどのように生まれるのだろうか？

植物の器官数の分布を理論的に説明しようとする試みは、De Vries と同時代に始まっている。例えば Karl Pearson という著名な統計学者は、*Ranunculus bulbosus* の花弁数分布に対して確率分布の当てはめを試みた (Pearson 1895)。ただ、Pearson はとある確率分布の例として花弁数のばらつきを挙げたに過ぎない。

ばらつきの起源についてより生物学的な説明を与えた例として、Bachmann と Chambers (1978) による研究が挙げられる。彼らはキク科 *Microseris* 属の植物の綿毛の本数に注目した。この属の植物では、綿毛の本数がだいたい5から10の間に分布する。まれに5未満と10より大きいものがあるが、これを排除して度数分布を描いてみると、ポアソン分布によく似ている。彼らはこの事例について、ポアソン分布を生み出すような発生過程まで考えた。綿毛は萼片の変形した器官だと考えられており、一つの花につき通常5個つくられる綿毛原基から発生する。各綿毛原基は通常1個の綿毛に分化するが、低確率で分裂すると仮定する。すると生じる分布はポアソン分布と予想され、実測値にもよく合う。

Microseris の綿毛の例のように、特定の発生過程によるばらつきが分布の形に反映されるなら、分布の形から発生過程を推定することもできるのではないか。そうすれば、ばらつきから生物の発生過程に関する情報を引き出すことができるのではないか？

2. 花器官数のばらつきの特性

私たちが注目しているのは、キンポウゲ科の花器官数のばらつきである (Kitazawa & Fujimoto 2014)。花器官、特に花被片 (花弁・萼片) の数は、多くの植物においては種ごとに一定である。単子葉植物においては3、真正双子葉植物では5または4というように、系統群ごとにだまかに決まっていることも知られている。しかしキンポウゲ科においては、花被片の数が大きくばらつく (図1)。

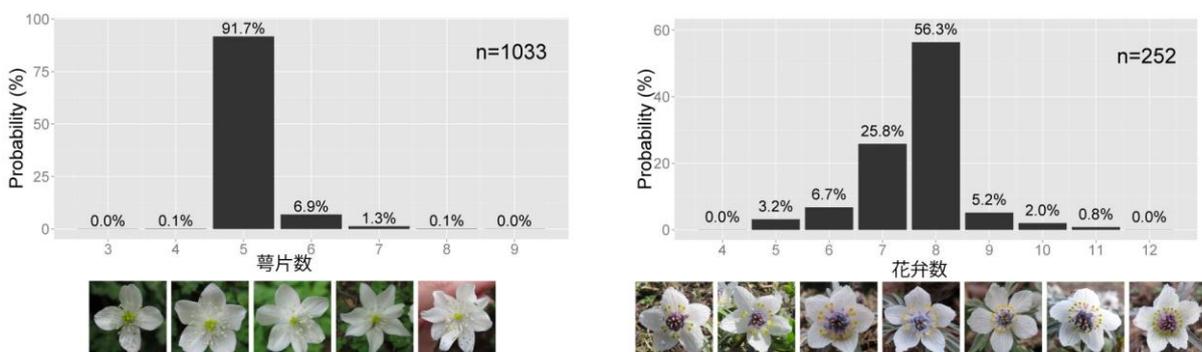


図1. ニリンソウの萼片数 (左; 白い花弁状器官) とセツブンソウの花弁数 (右; 黄色い蜜腺が目立つ器官) の分布 (Kitazawa & Fujimoto 2014 より)。

キンポウゲ科の花器官数のばらつきの程度は、同種であっても個体群ごとに異なる。場合によっては、最頻値となる花器官数が、個体群によって異なることもあった。キンポウゲ科においては、花器官数は種ごとに決まっているのではなく、完全にばらばらなのだろうか。それとも基準になる数があるのだろうか？

これに答えるヒントは、分布の形をじっくり見ることで見つかった。最頻値の値とばらつきの大きさに関係があったのだ。例えばウマノアシガタの花弁数の場合、5弁花が最も多い個体群での5弁花の頻度は8割を超えるが、6弁花が最も多い個体群での6弁花の頻度は4割程度であった。ばらつきの大きさを標準偏差で見ると、前者の方が圧倒的に小さい。標準偏差を平均の関数として見てみると、平均が3, 5, 8といった特定の値にあるときのみ、ばらつきが小さくなることがわかった(図2)。図に示しているのは標準偏差のみだが、分布の鋭さを表す尖度 *kurtosis* も、同様に平均が特定の値にあるときのみ高い値をとる(鋭いピークと広い裾野を持つ)ことがわかった。

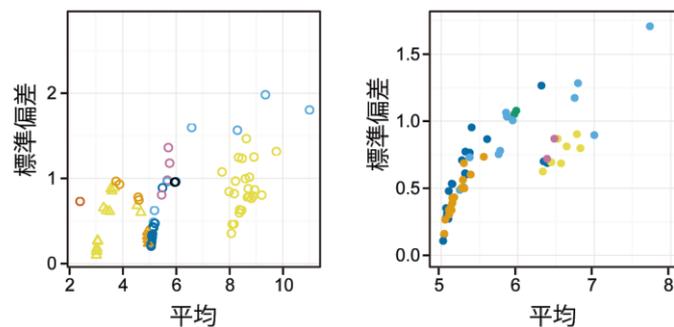


図2. キンポウゲ属(左)とイチリンソウ属(右)のばらつきの統計量(Kitazawa & Fujimoto 2016より; De Vries 1894, 大野 1991のデータを含む)。色は種を表す。キンポウゲ属は○が花弁数, △が萼片数。イチリンソウ属はすべて花被片数。

この結果は何を表すのだろうか？もし、種ごとの「典型」が決まっておらず、どんな数でも取り得るのであれば、例えば最頻値が6の時に標準偏差が0に近いことがあっても良い。しかし、図2を見ると最頻値が6でばらつきが小さい(平均も6付近となる)状況は、観察されていないことがわかる。ここから、器官数は好き勝手にばらつけるのではなく、種ごとに何らかの形で決まる「典型的な数」があると考えられる(図3)。

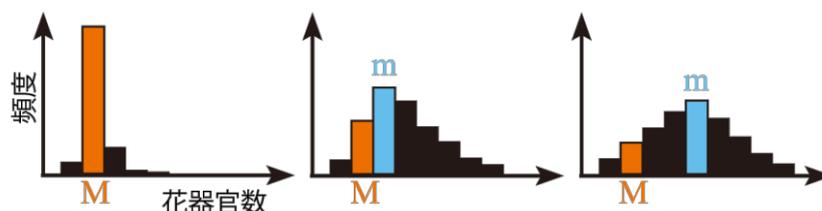


図3. 種ごとの「典型的な数」Mがある。見かけ上の最頻値 m が M と異なるときは、その個体群における器官数のばらつきが大きい(Kitazawa & Fujimoto 2016より)。

では、この「典型」とは何なのだろうか。形態を決めるのは発生過程だから、発生過程にその要因を探すべきだろう。一つのアイディアは、BachmannとChambers(1978)による説明である。彼らは綿毛原基が5個あり、そこから1個乃至2個の綿毛が形成されると考えた。この場合、綿毛原基の数が「典型」だと考えられる。

一方、キンポウゲ科の花を見ていると、複数の花器官の中間形態をもつような花器官が頻繁にみられる。このような花器官の存在は、ABCモデルと呼ばれる分子モデル(図4A,B; Coen & Meyerowitz 1991)で説明可能である。ABCモデルは、花器官のアイデンティティが花の発生過程においてどのように決まるかを説明するモデルである。植物の花は、中心から心皮、雄蕊、花被片(あるいは花弁と萼片)という3乃至4種類の花器官が同心円状に並んだ構造をとる。ここで複数の原基が一つの同心円に並んだ構造をwhorlと呼び、一つのwhorlの中の花器官は、通常同じアイデンティティを持つ。すべての花器官は相同器官と考えられ、花芽分裂組織の縁にできるドーム状の花器官原基から分化する。花器官原基の発生運命は発生当初決まっていなかったが、ABC三つのクラスの遺伝子(現在ではより多くの遺伝子が発見され、3よりも多くのクラスが提案されているが、ここでは簡単のため最初に発見された3クラスに留める)により花の領域が四つに分けられ、花器官原基は領域ごとに異なるアイデンティティを付与される(図4A,B)。

このモデルはキンギョソウとシロイヌナズナの変異体の研究に基づいて提案されたが、今日では、いくらか調整すれば被子植物全体に適用可能だと考えられている。一部の植物では、遺伝子発現領域、すなわち花器官アイデンティティの境界があいまいだと指摘されており(Soltis et al. 2007)、キンポウゲ科でも境界の揺らぎ(図4C)が花器官数のばらつきの主因と考えられている(Wang et al. 2016)。

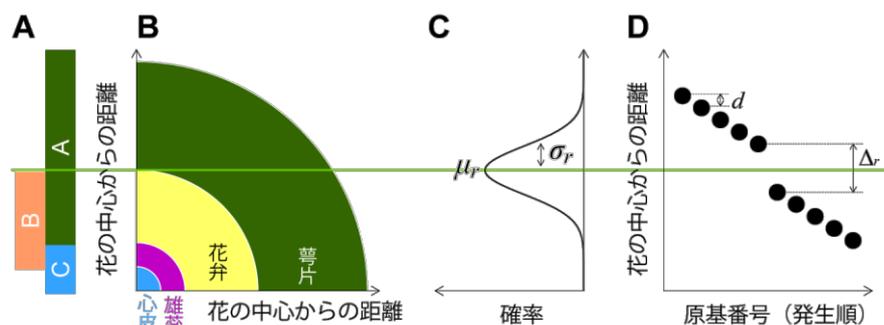


図4. 花器官数のばらつきの発生モデル (Kitazawa & Fujimoto 2014 より)。A,B. ABCモデル。ABCクラス遺伝子の同心円状の発現(A)が花芽を四領域に分割する(B; 花芽の1/4のみを示す)。C. 遺伝子発現境界の揺らぎに関する仮定。ある遺伝子(ここではBクラス遺伝子)の発現境界が平均 μ_r 、標準偏差 σ_r の正規分布でゆらぐと仮定する。D. 花器官原基の位置に関する仮定。早く発生した花器官原基ほど花の中心から遠くであり、一定数の原基(この図では5個)が発生すると、 Δ_r の距離的ギャップを置いて次の原基が発生する。

図2,3で示したばらつきの特性を表すには、境界の揺らぎだけでは不十分である。「典型

的な数」を与える要素がないからだ。ABC クラス遺伝子の境界の揺らぎの他にキンポウゲ科の花発生で知られていることとして、求心的な発生、すなわち外側の花被片ほど早く発生すること、さらに発生初期では原基が一つずつ発生することが挙げられる (Ren et al. 2010)。原基が一つずつ発生し、外側に押し出されることで、それぞれの原基と花の中心との距離がばらつくことになる。これは花器官数のばらつきを増加させるが (Wang et al. 2016)、やはり「典型的な数」を与えることにはつながらない。

一方、様々な文献で花発生の電顕写真を眺めていると、原基が一つずつ発生するキンポウゲ科でも、曖昧ながら whorl (中心から等距離にある花器官群または花器官原基群) 状の構造がみられる。厳密な whorl を持つ輪生 (whorled) の配置の場合、一つの whorl を構成する複数の原基は一斉に発生する。しかし、花発生においては、連続的な原基発生から整った whorl 状の器官配置に遷移することがある。キンポウゲ科の花発生では多くの場合、何となく whorl 状の配置は見えるものの、発生が進んでも完全な whorl にはならず、発生の順番が花被片の重なりという形で維持される。この中途半端な whorl 状の原基配置が「典型的な数」とばらつきを共存させているのではないか。

私たちは、この中途半端な whorl に基づいて、キンポウゲ科の花器官数のばらつきを説明するモデルを作成した (図 4D)。whorl の定義は「中心から等距離にある花器官原基群」だが、ここで想定するのは中途半端な whorl なので完全に等距離ではなく、古く発生した原基ほど中心から若干遠い位置にあると考えた。同時に whorl としての区切りを与えるため、一定数個の原基 (図では 5 個) の内側に Δ_r の距離的ギャップがあると仮定した。この配置を仮定したうえで、ABC モデルに従って遺伝子発現境界の揺らぎ (正規分布と仮定) を加味し、どのような分布が得られるか計算した (図 5)。

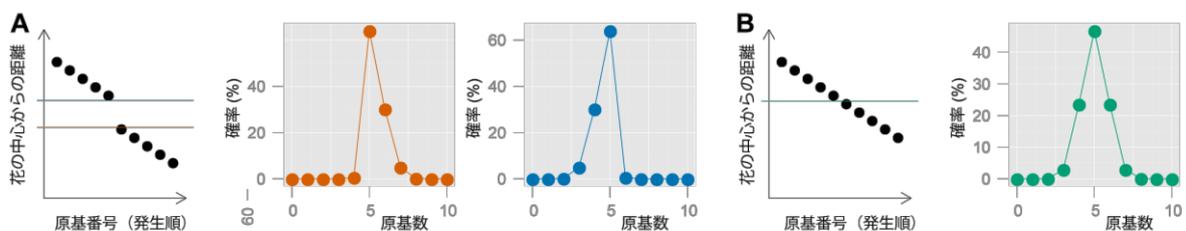


図 5. 花器官数のばらつきの発生モデルの結果 (Kitazawa & Fujimoto 2014 より)。

計算の結果、中途半端な whorl を仮定すると、花器官数のばらつきに見られる左右非対称な分布が得られる (図 5A) 一方で、whorl 状の配置を仮定しないと対称な分布しか得られないことがわかった (図 5B)。分布の鋭さ (尖度) は、 μ_r が whorl 間のギャップにある限り Δ_r により制御される。 μ_r が whorl 間のギャップにない場合、分布は正規分布に近づく。このモデルを用いることで、図 3 に示した分布の形の変化を説明することができる。

ではそもそもこの中途半端な whorl はどうやってできるのか、という疑問が起こるのだが、それについてのアイディアは Kitazawa & Fujimoto (2015) を参照されたい。

3. ばらつきと進化のシナリオ

本稿では、花器官のばらつきの発生的起源として Bachmann と Chambers によって提案された原基の分裂、私たちの提案する ABC モデルと中途半端な whorl, 以上 2 点の仮説を紹介した。花発生の知見からすると、おそらくどちらも起こり得ることだろう。見る対象によっていずれが主因であるか異なる可能性もあるが、どちらのモデルが実測値をよりよく説明するかによって、主たる発生源を推測することも可能だろう。もちろん、考えられる原因がこれで尽きたわけではないが、実際に観察されている現象から無理なく導き出せ、ばらつきの発生源を説明できるモデルとして、これらのモデルには価値があると考えられる。

ばらつきの特性は、進化ともかかわり得る。ここまで見てきたばらつきと、進化に直接結びつく遺伝的なばらつきとの関係は明らかではない。しかし全くの無関係ではないだろう。ばらつきが何らかの発生過程に依拠する以上、ばらつきは発生過程の特性によって縛られる。発生過程に縛りがあれば、生物のかたちは無制限に揺らぐわけにはいかず、進化の方向性をも縛るものとなる。発生過程で揺らぎ得る方向は、進化の方向とも何らかの関わりをもつのではないだろうか。

花器官の数について言えば、被子植物の二大系統群、真正双子葉植物と単子葉植物の間で基本数が異なるという謎がある。ナデシコやサクラなど真正双子葉植物では 5 が基本で 4 がそれに次いで多いが、ユリやアヤメなど単子葉植物では 3 がほとんどだ (Smyth 2018)。両者の姉妹群であるマグノリア類に三数性がみられることや、花の祖先形態を再構成する試み (Sauquet 2017) から、三数性が祖先形態だという考えも提示されている。三数性が祖先的だとして、真正双子葉植物の 4 や 5 はどのように現れたのか? 他の数がほとんど見られないのはなぜか? ばらつきを通して発生過程の縛りを探ることが、そういった疑問に答える鍵となるかもしれない。

謝辞

本総説を執筆する機会をくださった日本植物学会・電子出版物編集委員の方々、ならびに執筆のきっかけとなるシンポジウムを主として企画してくださった川出健介博士に感謝いたします。本総説の中心となる研究は、JSPS 科研費 (JP12J01243) の助成のもと、大阪大学大学院理学研究科生物科学専攻の藤本仰一博士との共同研究により行われました。この場を借りて御礼申し上げます。

引用文献

- Bachmann, K., & Chambers, K. 1978. Pappus part number in annual species of *Microseris* (Compositae, Cichoriaceae). *Plant Syst. Evol.* 129(1-2): 119–134.
- Coen, E., & Meyerowitz, E.M. 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* 353: 31–37.
- De Vries, H. 1894. Ueber halbe Galton-Curven als Zeichen discontinuierlicher Variation. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 12: 197–207.
- De Vries, H. 1895. Eine zweigipige Variationskurve. *Devel. Genes Evol.* 2(1): 52–64.
- De Vries, H. 1899. Ueber Curvenselection bei *Chrysanthemum segetum*. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 17: 84–98.

- Kitazawa, M.S. & Fujimoto, K. 2014. A developmental basis for stochasticity in floral organ numbers. *Front. Plant Sci.* 85(4): 3530.
- Kitazawa, M.S. & Fujimoto, K. 2015. A dynamical phyllotaxis model to determine floral organ number. *PLoS Comp. Biol.* 11(5): e1004145.
- Kitazawa, M.S. & Fujimoto, K. 2016. Relationship between the species-representative phenotype and intraspecific variation in Ranunculaceae floral organ and Asteraceae flower numbers. *Ann. Bot.* 117(5): 925–935.
- 大野正男. 1991. ニリンソウ. 河野昭一・田中肇 (編) フィールドウォッチング3. 早春の季節を歩く. pp. 60–63. 北隆館. 東京.
- Pearson, K. 1895. Contributions to the Mathematical Theory of Evolution. II. Skew Variation in Homogeneous Material. *Phil. Trans. Roy. Soc. London. A.* 186: 343-414
- Ren, Y., Chang, H-L., & Endress, P.K. 2010. Floral development in Anemoneae (Ranunculaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 162(1): 77–100.
- Sauquet, H. et al. 2017. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nat. Commun.* 8, 16047 doi: 10.1038/ncomms16047.
- Smyth, D.R. 2018. Evolution and genetic control of the floral ground plan. *New Phytol.* 220(1): 70–86 doi:10.1111/nph.15282
- Soltis, D.E., Chanderbali, A.S., Kim, S., Buzgo, M., Soltis, P.S. 2007. The ABC Model and its Applicability to Basal Angiosperms, *Ann. Bot.* 100(2): 155–163
- Wang, P., Liao, H., Zhang, W., Yu, X., Zhang, R., Shan, H., ... & Kong, H. (2016). Flexibility in the structure of spiral flowers and its underlying mechanisms. *Nat. Plants*, 2(1), 15188.