



Evolutionary Theory for

CONSTRAINED & DIRECTIONAL DIVERSITIES

Grant-in-Aid for Scientific Research on Innovative Areas

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 2 No. 2 (2018)

新学術領域研究

進化の制約と方向性

～微生物から多細胞生物までを貫く表現型進化原理の解明～



AsiaEvo
conference 2018

18-20th April
China National GeneBank
Shenzhen, China



The First AsiaEvo Conference 報告

表紙: The First AsiaEvo ConferenceのFlyerの図案。ちなみにAsiaEvoの右上にあるのは、衍(えん)という会意文字。水があふれ出ていく様から、広がるといった意味がある。神経堤細胞の「派生物」のように、派生物[衍生物(derivative)]といった時にも使う。アジア圏の進化学から大きく広がっていけばという期待が込められている。

目次

The First AsiaEvo Conference 開催にあたって	倉谷 滋	1
The First AsiaEvo Conference 開催概要	入江 直樹	3
The First AsiaEvo Conference 立ち上げの経緯	入江 直樹	5
The First AsiaEvo Conference 領域主催セッション報告		
Session 18-1B “New Answers to Classic Morphological Questions”		
開催概要	倉谷 滋	8
講演1 Tatsuya Hirasawa “Evolutionary developmental perspectives on the variability of vertebrate limb muscleconnection”		10
講演2 Zhi-Kun Gai “Transition of visceral arches from cyclostomes to gnathostomes: An intermediate stage revealed by developmental and fossil evidence”		11
講演3 Koji Tamura “Flight feather-specific morphogenesis in the avian embryo”		12
講演4 Mikiko Tanaka “Morphological novelty in the vertebrate limb created by the water-to-land transition”		13
Session 18-2B “Mapping Vertebrate Musculoskeletal Evolution on Phylogeny”		
開催概要	平沢 達矢	14
講演1 Shigeru Kuratani “Developmental bases for the acquisition of the turtle shell”		16
講演2 Zhe-Xi Luo “Evolutionary development and homoplasy in the tympanic ring of the middle ear among mammaliaforms”		17
講演3 Daisuke Koyabu “Mapping evolution of skeletogenesis on mammalian phylogeny: Constraints and variation”		18
講演4 Shuo Wang “Ontogenetic tooth reduction in dinosaurs and macroevolution of avian beaks”		19
講演5 Hiroki Higashiyama “Does facial anatomy follow the topographical relationships of facial primordia?”		20
Session 18-4D “Phenotypic Evolvability”		
開催概要	入江 直樹、金子 邦彦	21
講演1 Kunihiko Kaneko “Theory for direction and constraint in phenotypic evolution”		22

講演2	Miho Kitazawa “Constrained variation in organ arrangements of basal eudicot flowers”	23
講演3	Naoki Irie ““Cost of complexity” hypothesis supported in animal embryonic evolution?”	24
講演4	Yang Yang “Whole genome resequencing reveals population structure and genetic mechanism of body size variation in Chinese pigs”	25
Session 19-2C “Convergent Evolution as Non-Artificial Repetitive Experiments”		
開催概要	福島 健児、長谷部 光泰	26
講演1	Kenji Fukushima “Dissecting the common evolutionary route to carnivorous plants”	27
講演2	Michael Hiller “Gene loss plays a causal role in adaptive evolution in mammals”	28
講演3	Yibo Hu “Adaptive convergent evolution of two specialized bamboo feeders: giant and red pandas”	29
講演4	Yan Hao “Comparative transcriptomics of three tit species-pairs reveals convergence on high-altitude adaptation”	30
講演5	Baocheng Guo “Genetic basis of repeated evolution in sticklebacks: Insights from population genomics in <i>pungitius</i> sticklebacks”	31
Session 20-2C “Evolution of Symbiosis”		
開催概要	深津 武馬	32
講演1	Shantanu Shukla “Symbiotic contribution to the evolution of necrophagy in insects”	33
講演2	Minoru Moriyama “Gut symbiotic bacteria confer insect body pigmentation”	34
講演3	Takema Fukatsu “Symbiosis for beetle’s hardness”	35
講演4	Longfei Shu “Proto-farming and the carried microbiome in a social amoeba”	36
講演5	Guan-Yang Zhang “Extraordinary diversity and evolution of endosymbionts across weevil tree of life”	37
Asia Evo 雑感	北沢 美帆	38
The 1st AsiaEvo Conference 参加記	東山 大毅	40
AsiaEvo 参加記	森山 実	43
連載エッセイ (6) 「怪獣映画と日本人論」	倉谷 滋	45

The First AsiaEvo Conference 開催にあたって

新しい年度も始まり、みなさまご健勝のこととお慶び申し上げます。

先般、中国は深セン(Shenzhen, China)にて、記念すべき第 1 回アジア進化学会(The First AsiaEvo Conference)が開催されました(<http://www.asianevo.org/speakers.html>)。このような学会が実現したのは、初めての快挙ではないかと、私は内心驚くとともに大変満足しています。いうまでもなく、この新学術はそこに深く関わっています。詳細についてはこのニュースレターに紹介されていますのでご参照ください。

思えば、その発端は 2014 年にウィーンで開催された Euro Evo Devo Meeting において、のちに計画班メンバーとなる入江直樹氏、台湾の中央研究院(Academia Sinica)でラボを構える太田欽也氏、そして私の 3 人が、会場内カフェテリアのテラス席でコーヒーだったか、軽い食事だったかをとりながら、国際的舞台上における日本エヴォデヴォ研究の未来について、ついでに、日本人研究者の未来について、あれやこれやと算段しているときに思いついた、今から思えばまるで妄想とでも言うしかない、無謀な計画にあったと記憶しています。私は何もせず、ただ好きなだけアジって彼らをそそのかしただけで、実際、今回の学会が実現の運びに至った日本側の実際の仕掛け人は、あくまで彼ら、入江氏と太田氏であるというべきでしょう。いずれにせよ、その時に出た合言葉は、単にインパクトのある研究を発表するに留まらず、国際的科学コミュニティーの中で「タマ獲ろうぜ!」ということでした。

欧米、とりわけアメリカの研究者に対して「コンチキショー」と思うとき(たぶん、連中もときおり我々に対して同様に思っているでしょうが.....)、果たして我々は何を感じているのか。何が問題だというのか。有名どころがいくら国際学会で頑張っても、ポストドク的にしか褒められないことが多いのはなぜか。彼らが日本をよく言うたびに、微かに感じることもある、「エドワード・サイード的オリエンタリズム・コンプレックス」とでも呼ぶべき、海外ポストドク経験のある研究者なら理解できる、あの言いようのないわだかまりの正体は何か(「オリエンタリズム」と言った時点で、もう答えは見えているんだけどね)。それは純粋なライバル意識なのか、はたまたナショナリズムか。おそらくその両者がない交ぜになった感情なのでしょう。「科学に国境などない」と言いますが、それほど簡単に済まないのが現実です。ようするに、インパクトのある研究をするということと、オピニオン・リーダーを輩出し、科学研究の流れを自ら左右してゆくこと(つまりはそれが、タマ獲ると言うこと)は決定的に別の次元にあるらしい。

日本は、基礎科学を重んじる良い国だと私は思っています。大きなポテンシャルを持ち、とりわけ進化生物学においては諸外国から期待されています。冗談抜きにそう思っていますし、それは最近益々顕やかになっています。そのような国で進化研究をしていることは、じつは大変幸運なこ

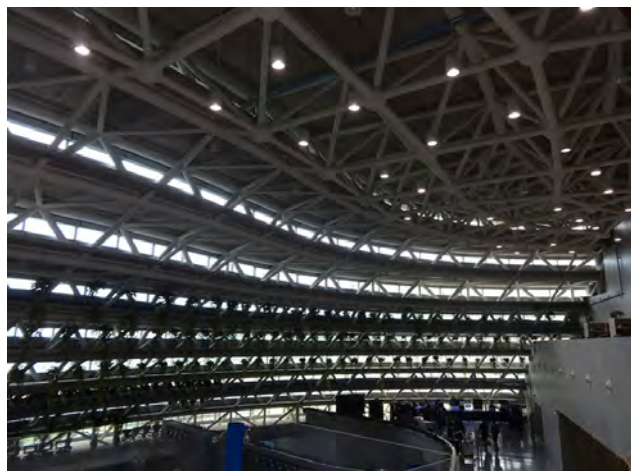
とです。加えて、近年の中国の科学研究の成長はめざましく、それを目の当たりにするうえでも、今回の学会は実に有意義なものでありました。そこで、これから何が起こらなければならないか。何を自ら起こさなければならないか。

今回の事実上の会頭であった Guojie Zhang 博士は、優秀なばかりでなく、サービス精神にも富んだフットワークの軽い若手研究者で、日本の研究者とこれから築いてゆくべき今後の協調路線に関し、かなり明確なヴィジョンをすでに持っていました。学会の設立、交換留学生、次回の国際会議の開催と、いくつものアイテムからなるフルセットのアジェンダが私たちを待ち構えています。その中で、「いま、我々研究者にとって最も重要なのは時間だ」と私は彼に言いました。彼はそれに対し、大きく頷いていました。

最後に、今後日本研究者のとるべき道については、すでに今から 11 年前、以下に長々と書きましたので、興味のある方は是非ご覧下さい。

<http://www.jsdb.jp/news/image/10years.pdf> (p. 18)

倉谷 滋(理化学研究所)



The First AsiaEvo Conference 開催概要

入江 直樹(東京大学)

当領域の国際活動支援班が「東アジアを中心とした国際的な進化研究ネットワークの構築」を目標の1つに掲げているのをご存じでしょうか。この目標にむけた活動の一環として、本領域と China National GeneBank, 昆明動物学研究所、日本進化学会、遺伝学普及会との共催により The 1st AsiaEvo (<http://asianevo.org/>) を開催するに至りました。中国・香港のすぐ北にある深圳にて 2018 年 4 月 18~20 日の会期で開催されました。日本ではあまり馴染みのない都市かもしれませんが、近郊を含めて 1400 万人を超える、北京市、上海市、広州市とともに中国本土の4大都市とされている大都市です

開会式ではゲノム解析で世界をリードする北京基因組研究所(BGI)創設者の1人 Huanming Yang 氏より歴史的な一大イベントと讃える祝辞を頂き、熱気のある開幕となりました。それもそのはず、当初想定していた参加人数(300 人程度)を大きく超え、34 ヶ国から 800 人以上の参加者が深圳に集い、44 ものシンポジウムが行われました。本領域が主催した5つのシンポジウム内容については後出の報告記事に譲るとして、ここでは大会の雰囲気を少しお伝えしたいと思います。

古生物学、遺伝学、理論生物学、人類学、植物学、発生生物学、神経生物学、生態学、系統学など実に多様な分野からなり、数多くの学生が参加しました。学術誌もこの機会を逃さず、Zoological Letters, Zoological Science, Nature Communications, Nature Ecology & Evolution, Nature Plants, Cell Research, GIGA Science, Genome Biology, Insect Molecular Biology のエディター陣も集まり、国際的な注目度の高さがうかがえました。印象的だったのは、なんといっても若手・学生の熱心さです。特に中国の学生らからは、すべてを自分のものにして成長してやろうというような強烈な向学心を感じました。まさに AsiaEvo が期待していたものです。熱心な学生が多いと、こうも学会の雰囲気は変わるものかと改めて驚きました。



写真は Nature Ecol. Evol. の Dr. Vera Dmingues 氏によるプロモーションと質疑応答。多くの Editor は会期中滞在し、参加者とざっくばらんな雰囲気では会話や食事を楽しむなど交流しました。

会期2日目の午後は、今回のミーティングの最大のスポンサーでもある China National GeneBank に移動です。限られた予算の範囲内で・・・といった、いまの日本にありがちな姿勢は微

塵も感じられず、“Preserve for our future”という標語を掲げ、理想に燃える巨大施設でした(写真上段2枚)。貴重な生物サンプルやDNAストックなどを大量に保存するだけでなく、100台以上の新型超並列シーケンサー、そして大型計算機も数多く備えるなど、あまりのスケールにショックを隠せない参加者もありました。自分達の国ではこんなことは絶対にできない・・・と。しかし、我々はこの状況をただ悲観しなくてもいいのではないのでしょうか。私はたとえば、見学を通して非常に誇らしく、嬉しく思いました。科学はある意味で歴代の進化生物学者達への挑戦。そういう意味では、頼もしい同時代の学者が多いということは喜ばしいことです。

次回、2020年のAsiaEvo会場は東京です。オリンピック前の3月末頃に開催を予定しているのですが、そこでも互いに切磋琢磨しつつも、collaborationや学术交流が促進される場になればと思っています。



上段左:会期2日目に会場となった China National GeneBank。上段右:China National GeneBankの鳥瞰図。丘の一部に埋まるように建てられている。下段左:AsiaEvo開催を支えた学生たち。下段右:2020年東京での開催をアナウンスする進化学会会長の田村浩一郎氏。

The First AsiaEvo Conference 立ち上げの経緯と裏話

入江 直樹(東京大学)

「アジア圏の学術交流を促進する場があったら、もっと進化研究は楽しくなりそうやのになぁ・・・」正直なところ、こんな素朴な考えがはじまりでした。同じような考えをもつ方は少なくないのではないのでしょうか。

今日の進化研究における一番の学術的中心地を強いてあげるならどこでしょうか。歴史的にみれば Lamarck や Darwin をはじめ、欧米の科学者達が進化学を切り拓き、発展させてきたのは確かです。しかし、そこから後はどうでしょう。中立説やその発展版のほぼ中立説は日本からのブレイクスルーですし、近年では中国をはじめとする国々からの化石やゲノム解析などが大きく進化学に貢献してきたことは改めてここで触れるまでもありません。特に核酸情報の決定・解析では中国 BGI を中心として圧倒的な物量・人的リソースを武器に世界を驚かせてきました。にもかかわらず、アジア圏の若手研究者や学生が気軽に参加できる国際的な進化学会がないのです。

「やっぱりなんかそういうのが欲しいよなぁ。」倉谷領域代表、そして台湾・臨海実験所の太田欽也氏らと国際学会などで会う度にこうした話題になりました。国外に出ることで自分達の文化圏の強みや立ち位置を再認識するからというのもあったのでしょう。また、国際共同研究を介して 2011 年頃からつきあいのある Guojie Zhang(中国出身で現在コペンハーゲン大学教授、Bird 10K genome プロジェクトオーガナイザーの1人、今回の AsiaEvo Chair)ともよくそんな話をしました。

ただ、言うは易し・・・です。誰かがやるんじゃないかという期待もありつつ、忙しさにかまけてなかなか実現に向けて動き出しませんでした。いや、実際には、いくつかの方向性を探った上での停滞でした。例えば、私は日本進化学会の国外渉外担当に任命されていたこともあり、日中をはじめとする各国の進化学会の連携や共催を模索したことがありました。しかし驚いたことに、そもそも中国には進化学会がないことが判明します。

「え？なんでないの？？そんなんあり？」

中国側の研究者にいろいろと聞いてみたところ、立ち上げようとしても数十人以上の「組織」の立ち上げは審査が厳しいそうなのです。※会議を開催すること自体は何の問題もないそうですが

何年もの時間が流れた後、2016 年のある国際会議で転機が訪れます。訪れてしまったという方が正しいのでしょうか。スウェーデンのウプサラで開催された進化発生生物学の国際会議(EuroEvoDevo)で、Nature の Senior Editor である Henry Gee と夕食をともにした時でした。Henry 曰く、「世界は応用研究に傾きつつあり、基礎研究が弱体化しているのは君らも感じてるよね。どうなるんだろうね。特に進化研究ときたら、宗教的な理由があったりと、欧米では大きく発展するような気配が感じられない。こうなると日本や中国が進化研究の最後の牙城になるかもしれないよ。」

それほど特別な視点でもなく、進化研究者の間では肌感覚に近い意見で、比較的によくある話題といったところでしょう。しかし、倉谷代表に焚き付けられていたのがついに火を噴いてしまったの

か、アジア圏外の学者に期待されている事がわかり嬉しかったのか(いや、実際は、気分良くお酒を飲んでいてこともあったか?)、同席していた Guojie 氏とともにこう口走ってしまいます。

「そりゃあそうなりますよ。宗教的背景からしても東アジア圏には進化の概念に対する逆風はほとんど吹いてないですし、基礎科学に対する信頼はまだまだこっちでは厚い。東アジア圏の進化学はこれからさらにおもしろくなりますよ。日本や中国にはきたことありますか？場所はまだ決まっていますが、近いうちにアジア圏で国際的な進化発生学研究のミーティングを画策しているので、是非機会があれば来て下さい。」

・・・なんと、、言ってしまいました。やってしまったのです。もうこうなったら開催にむけて動くしかありません。

実は、大きなことを口走ってしまったのは、他にも理由があります。知り合いのアジア圏研究者の多くが志を同じくしていたのです。大きな進化学コミュニティを組織するほどの研究者人口がない台湾、応用研究に傾きつつあることを心配するシンガポール、そして予算規模こそ大きいものの、国内の進化学会がない中国の研究者たち。特に中国の研究者達の苦悩は大きいようで、海外の学会に参加するには VISA 取得に手間がかかるだけでなく、学生などにとってはヨーロッパやアメリカまで出かけるのは、お金も時間もかかる大仕事。何より破竹の勢いで経済発展してきた攻めの高揚感がある今こそ何かできないか。四大発明の歴史を持つ民族の威信をかけた“Make Asia Great Again!”じゃないが、それぞれが持ついろんな期待や希望が一致した時期だったから AsiaEvo が実現したのでしょ。

ウプサラから帰国後、早速 AsiaEvo 開催に向けて太田欽也氏、Guojie Zhang 氏、台湾の Jr-Kai Yu らと具体的に動き出します。2017 年に立ち上がった本領域の国際活動支援班の中心的活動にも据えました。しかし、実現させるのはそう簡単ではなく、右往左往、四苦八苦することも多々ありました。特定の分野に絞るかどうか、運営メンバーをどうするか、開催地・開催時期は？過去の開催実績がないので、寄付金獲得も苦労しそうだし、大きな国際学会となると中国と台湾の微妙な関係も気にしなくてはいけなくなってくる、・・・などなど。力を合わせつつも、アジアと言えどやはり広しで、文化圏ごとの「常識」の差が表面化したこともありました。例えば、日本では事務的ルールに気をつけながら進めざるを得ないように、各国それぞれものごとをすすめる上でのやり方があり、噛み合わなくなるのです。ここで大活躍されたのが太田欽也氏。彼は日本語・ロシア語・中国語・英語を操り、いろんな文化圏に親しみがあるのです。Committee どうしが噛み合わない時は、それぞれの言語でズバッと表現し、解消させていきました。

AsiaEvo 実現に向けて一番時間をかけた議論は、そもそも目指している学術的な意義は何かという点です。いま進化学が待ち望んでいるブレイクスルーがあるとしたら何なのか。それに繋がりうる場にできるのか？関わる学者の時間を無駄にして終わりになりはしないか？当初、私は EvoDevo のみ、あるいは進化可能性に絞った小さなミーティングを考えていました。進化可能性や「拘束」という概念の科学的検証をもっと押し進める場にしたいかったのです。しかし、議論を進めるうちに、アジア圏の若手(特に学生)が育つ場としても大事な役割があるという考えに変わりました。

た。そうした人材が実際に異分野融合を進めていくことこそが起爆剤になるよね・・・むしろ新しい世代のためにならない限りは自分達の自己満足で終わるだろう・・・と。最終的に、進化全般を対象とする国際会議にする方向で AsiaEvo を開催する方向で動き始めました。正直なところ、期待や狙いが本当に花咲かせるかどうかなんてわかりません。しかし、やってみないことには何もはじまらない。

Scientific な方向が定まってくると、大会長をやった Guojie Zhang とその学生さん達が労を惜しまず怒濤の勢いで準備を進めていきます。さすが右肩上がりの大国で過ごす人達は希望とエネルギーに満ち満ちています。予算の確保から施設関連の手配や準備。特に現地の学生さんには、感謝し尽くせないほどの貢献をしてもらいました。

最後にひとつ、AsiaEvo 立ち上げの際、Scientific Committee が大まじめに議論したにも関わらず、収束しなかった大事な点があります。もはや笑い種ですが、大々的に「AsiaEvo」と標榜しておきながら、「Asia」の定義が全くもって不明瞭で、何回議論しても決着しなかったことです。「サッカーではオーストラリアもアジアカップに含まれるから、あそこもアジアだ。ロシアはどうだ。中東もアジアじゃないか。結局、アジア圏以外の学者を積極的に呼ぶんだし、どうでもいいのでは？ いや、歴史的に考えると・・・いやいや、国家の単位より、サイエンス第一で・・・」

結局のところ、AsiaEvo と名乗りながら、その Asia の定義を放棄するという展開になってしまいました。何万年、何億年というスケールで研究する学者からすると、最近できた国家の単位での定義は興味の対象外となってしまうということでしょうか。

今回は、首都大学東京の田村浩一郎さんが中心となって 2020 年に東京で AsiaEvo が開催されることになっています。The 1st AsiaEvo の Scientific Committee の多くは第二回にまで入り込むことで第一回の流れが引き継がれてしまったり、硬直化したりするのをおそれています。新しい委員で新しい形が模索されることになるでしょう。予算削減、人口減少、ポスdok問題などなど、何かと暗い話題の多い日本の研究環境ですが、こと進化学に関してはまだまだ世界から大きな期待が寄せられています。みなさんと一緒にまだまだ楽しんでいきたいと思っています。



大会開幕直前に最後の調整をする第一回の Committee Members

Session 18-1B “New Answers to Classic Morphological Questions” 開催概要

倉谷 滋(理化学研究所)

このセッションでは、「古典的な形態進化の謎に新しい説明を」と銘打って、脊椎動物における、いわゆる進化的新規形質(アゴ、翼、手足など、祖先に明瞭な前駆体が存在しない諸構造)の獲得を理解することをめざす進化発生学的、古生物学的研究のいくつかを、3人の日本人研究者と、中国から Zhi-Kun Gai 博士を招いて紹介して貰いました。はたして新しいパターンはどのようにしてもたらされたのか。それは、相同な形質が変化しただけのことなのか.....。ここでは、新しいパターンが、新しい遺伝子制御や分子の機能の変化、発生上の細胞群の挙動の変化によってもたらされるさまが、いくつかの例について紹介されました。プログラムは以下の通り。

[1] Tatsuya Hirasawa (RIKEN BDR, Japan): Evolutionary developmental perspectives on the variability of vertebrate limb muscleconnection.

[2] Zhikun Gai, Philip C. J. Donoghue, Min Zhu (Chinese Academy of Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, University of Bristol): Transition of visceral arches from cyclostomes to ganathostomes: An intermediate stage revealed by developmental and fossil evidence.

[3] Koji Tamura (Tohoku University): Flight feather-specific morphogenesis in the avian embryo.

[4] Ingrid Rosenburg Cordeiro, Kaori Kabashima, Haruki Ochi, Kenjiro Munakata, Chika Nishimori, Mara Laslo, James Hanken & Mikiko Tanaka (Tokyo Institute of Technology, Yamagata University, Harvard University): Morphological novelty in the vertebrate limb created by the water-to-land transition

トップバッターは理研から平沢達矢博士、彼は羊膜類における筋骨格系の形態進化について紹介しました。彼は、哺乳類に独特の筋である横隔膜をとりあげ、その獲得の進化を化石資料と個体発生過程から説明しました。

続くスピーカーの中国科学院の Zhi-Kun Gai 博士は、かれこれ数年来の私の知り合いですが(無顎類研究を通じて)、彼は私が進化発生学的研究から予言した、「アゴはできていないが、鼻孔が二つ獲得され、梁軟骨が出来かかっている脊椎動物の中間的祖先」に相当するガレアスピス類(甲皮類の仲間)の頭部形態研究で有名な論文を発表しています。今回は、これまで以上に詳細な比較発生学的考察から、顎口類の神経頭蓋の形態進化過程を詳細に解説してくれました。

東北大学の田村宏治博士によるトークは、今回の学会においてまさに象徴的ともいえるもので、日中共同研究の成果をみごとに発表してくれました。良く知られるように、羊膜類のゲノム、とりわけ遺伝子組成には、形態的多様性が予想させるほどの差は検出できません。が、非コード領域に

については必ずしもそうではなく、鳥のゲノムにのみ共有されている配列が検出できます (Sim1 遺伝子のエンハンサー)。しかも、それが鳥類特異的な新規形質の創出に関わっているとしたら.....。私見ですが、今回の学会において白眉とも言える内容だったのではないかと思います。

最後に、田中幹子博士は、手足の発生における指のパターニングにとって中心的プロセスとなる指間領域の細胞死に、酸素濃度が要因となっており、それが脊椎動物の陸上進出を背景として成立した発生プログラムである可能性を指摘しました。

セッションを通じて、非常に活発な質疑応答が行われ、有意義な2時間であったと思います。特に、中国人研究者の研究に対する熱意と積極性には目を見張るものがあり、我々も負けてはいられないという気にさせられます。同時に、これが今後の実りある共同研究の契機となるよう、期待したいと思います。

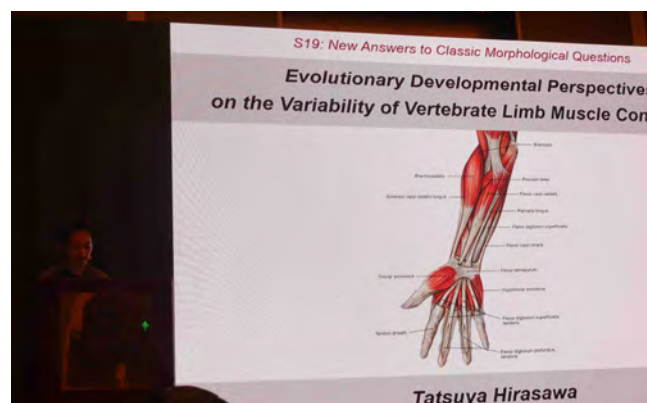


Speakers の面々: 左から平沢達矢、Zhi-Kun Gai、田村宏治、田中幹子 (敬称略、発表順)

Evolutionary developmental perspectives on the variability of vertebrate limb muscle connections

Tatsuya Hirasawa (RIKEN, Kobe, Japan)

In the vertebrate body, skeletal muscles are connected to specific sites of connective tissues, such as bones, and those connections are generally unchanged after the initial development. Thus, evolutionary changes of the muscle connections, which can be observed also in fossil bones under favorable conditions, correspond to changes in morphogenetic process, rather than those in growth. Considering this advantage that consequences of morphogenesis are preserved as fossils, I have been studying developmental processes involved in major evolutionary changes of the muscle connections, including the diaphragm of mammals and the pectoralis muscle of turtles. The diaphragm is a skeletal muscle whose evolutionary origin had been totally unknown until recently, since conventional comparative morphology cannot identify any structure comparable to the diaphragm in non-mammalian vertebrates. Upon this classic question, a recent accumulation of knowledge about migratory muscle precursor (MMP) cells made a breakthrough. The diaphragm and forelimb muscles develops from adjacent masses of MMP cells, which are derived from consecutive somites. On the other hand, according to the fossil record, in the pre-mammalian (pelycosaur-grade) condition, the forelimb was placed cranially in a position similar to the distribution of the MMP cells of the diaphragm in the modern mammals. Indeed, the phrenic nerve innervating the diaphragm can be considered a part of the brachial plexus expanding cranially in the mammalian lineage. A detailed comparison of the nerve topography suggests that this nerve was acquired through a duplication of the subscapular nerve. Therefore, the diaphragm was likely acquired through a duplication of the subscapular muscle, which was connected to the medial side of the scapula and to the humerus. Apart from the diaphragm, the limb muscle connections have been stable during the tetrapod evolution, but in the turtle lineage, the pectoralis muscle became connected to the plastron instead of the sternum. The developmental change occurred in such an evolutionary reconnection will be discussed, with focusing on the variability of limb muscle connections.



Transition of visceral arches from cyclostomes to gnathostomes: an intermediate stage revealed by developmental and fossil evidence

Zhi-Kun Gai (Chinese Academy of Sciences, China)

The origin of vertebrate jaw has been a century-long-standing enigma, largely due to the debates of the homology between the visceral arches of the extant cyclostomes (hagfishes and lampreys) and gnathostomes (jawed vertebrates). The gill filaments are medial to the skeletal gill arches (probably endodermal origin) in cyclostomes, but lateral to the skeletal gill arches in gnathostomes. The topologically non-corresponding locations have led to the proposal that the gill arches were not homologous in agnathans and gnathostomes and arised anew in the latter. The 435–370-million-year-old ‘ostracoderm’ galeaspids from China have provided the crucial fossil evidence for the stepwise anatomical changes of the rostral pharynx and nasohypophyseal complex along the gnathostome stems. Using Synchrotron Radiation X-ray Tomography we further show that the gill arches of galeaspids are incorporated into the neurocranium to form a massive endoskeletal skull. The gill arches extend transversely from the neurocranium to lateral margin of head, unlike the dorsalventral arches in living cyclostomes and gnathostomes. New galeaspid specimens with gill filaments preserved show that they are enclosed in cylinder-shaped cartilaginous pouches. This pattern perfectly fits the intermediate stage of branchiomere development in gnathostomes in which neural crest cells have a specific median relocation to form a cylindrical wall surrounding a mesodermal core. A hollowed cylinder-shaped branchial cartilage enclosing gills and their associated musculature and vessels are widely seen in Silurian-Devonian armored ‘ostracoderms’ (e.g. osteostracans, heterostracans). The innovation of the cylinder stage in jawless ‘ostracoderms’ probably provides the anatomical basis for the medial location of branchial arches in gnathostomes.



Flight feather-specific morphogenesis in the avian embryo

Koji Tamura (Tohoku University, Japan)

Flight feathers is the most evolutionally advanced type of feather unique to extant/extinct birds and some non-avian dinosaurs. In general, feather types in birds are generated at the first and following molting, and the first molting begins after hatching in chicken. However, it has been stated in some literatures that in chicken, the first molting from the natal down feathers to the flight feathers is much earlier than that for other feather types. Furthermore, we have found that in the chick embryo, a gene (Sim1) is expressed specifically in flight feather-forming region that is located at the posterior margin of the dorsal portion in the forelimb bud. These suggest that flight feather formation starts as an embryonic event. In this study, we identified some embryological events specific to flight feathers. Histological observations revealed that the second generation of feather with a flight feather-type arrangement has already started developing by chick embryonic day 18, deep in the skin of the flight feather-forming region. Analysis of *shh* gene expression revealed that the second generation of feather development in the flight feather-forming region seems to start by day 14. The first stage at which we detected a specific morphology of the feather bud in the flight feather-forming region was day 11, when internal invagination of the feather bud starts. *Sim1* expression in the flight featherforming region (at day 7 to 14) may contribute to the flight feather-specific morphogenesis. Also, co-option of molecular cues for axial morphogenesis in limb skeletal development may be able to contribute to flight feather-specific morphogenesis of traits. Our results suggest that the morphogenesis for the flight feather has been drastically modified from the beginning of feather morphogenesis. This is a good example of how early modification of the embryonic morphogenetic process have played a crucial role in the morphological evolution of key innovation.



Morphological novelty in the vertebrate limb created by the water-to-land transition

Mikiko Tanaka (Tokyo Institute of Technology, Japan)

Amphibians separate their fingers by differential growth between digital and interdigital regions. However, amniotes need interdigital cell death, an additional developmental step that allows a greater variation of autopod shapes. Here we investigate factors that could be involved with interdigital cell death appearance during the evolution of tetrapods. We found that, in *Xenopus laevis* frogs, cell death was restricted to the apical ectodermal ridge and limb margin. On the other hand, coqui frogs (*Eleutherodactylus coqui*), an amphibian with direct-developing eggs, had cell death in the interdigital region as well. In all observed tetrapods, cell death distribution was correlated with the pattern of reactive oxygen species production and vasculature. Increasing blood vessel density in *X. laevis* limbs was enough to induce cell death specifically in the interdigital region. Notably, the same effect was observed incubating *X. laevis* tadpoles under high oxygen levels. Therefore, we propose that increased oxygen levels, available for terrestrial eggs, were crucial for the appearance of interdigital cell death during tetrapod evolution. This hypothesis illustrates how an ecological change could have created an evolutionary novelty which later became essential to shape amniote limbs.



Session 18-2B “Mapping Vertebrate Musculoskeletal Evolution on Phylogeny”

開催概要

平沢 達矢(理化学研究所)

本シンポジウムは、脊椎動物の筋骨格系進化を題材とした研究発表を通じて、古生物学と進化発生学のさらなる統合を進める機運を高めることを目指して開催した。招待講演として倉谷滋(領域代表、理化学研究所)、Zhe-Xi Luo(シカゴ大学)、小藪大輔(公募班代表、武蔵野美術大学)の3名、一般演題として Shuo Wang(首都師範大学、北京)、東山大毅(東京大学)の2名の若手に講演していただいた。会場の椅子のほとんどを埋める数の聴衆が集まり、中には中国科学院古脊椎動物・古人類研究所の Zhonghe Zhou 所長などの顔ぶれも見えたが、全体として若手が多かった印象である。

まず、倉谷博士にカメの甲の進化についての講演をしていただいた。倉谷博士は、最初にカメのボディプランが脊椎動物の中でいかに特殊かを解説し、続いて、胚発生でカメ特異的に生じる肋骨原基の体軸部閉じ込め現象(axial arrest)の成立と外側体壁に生じる甲陵の発達が、現在のカメのボディプランを生み出す契機であったというこれまでの研究成果を紹介した。その中では、発生上 axial arrest に付随する胸骨の欠損がカメの姉妹群に当たる化石グループ(クビナガリュウの仲間)にも認められることから、axial arrest の進化的起源がカメ-クビナガリュウ系統の共通祖先にまでさかのぼる可能性も示された。他にも、甲稜が折れ線となって外側体壁が折れ曲がることで肩帯が肋骨の下にたくし込まれるという形態形成機構の解説や、甲稜がどのような発生機構で特異化されるかを調べるための種間比較トランスクリプトーム解析の成果が話されたが、講演後の活発な質疑応答の様子から察すると、幅広い分野にまたがるこの講演の内容をほとんどの聴衆は理解できていたようである。この印象から、アジア地域における複合的進化研究分野の発展可能性を私はこのときすでに感じ始めていた。

次に、哺乳類系統の古生物学研究の第一人者である Luo 教授に、哺乳類中耳の外鼓膜骨(ectotympanic bone)の進化について、化石記録から判明したホモプラシーを取り上げ、そのような複数回進化をもたらした発生基盤について数々の変異マウスの表現型をもとに議論する講演をしていただいた。現生哺乳類だけを見ると外鼓膜骨がリング状の形態となった進化は1回だけ生じたように復元されてしまうが、単孔類の分岐よりも後に分岐しその後絶滅したグループの化石を調べると、単孔類と有袋類-有胎盤類ではそれぞれ独立に同じような形態を進化させたことが分かる。講演の後半では、この収斂進化は発生機構が変化しやすい方向と対応しているのではないかと仮説が説明された。実際、哺乳類における外鼓膜骨の祖先型は短い棒状の形態をしているが、咽頭弓の領域特異化に関わる転写因子や外鼓膜骨を作る神経堤細胞の分化に関わる転写因子などに変異を生じたマウスでは、その祖先型によく似た表現型が現れることがある。Luo 教授は、そのような変異マウスを表現型模写としてとらえ、収斂進化の要因を探ろうとしているアイデアを披露された。進化史に観測されるホモプラシーが進化における制約や方向性の帰結である可能性は高く、Luo 教授の研究は CDE 新学術領域としても注目すべきであると感じた。

3 番目には、小薮博士に登壇していただいた。小薮博士は、世界各地の博物館に所蔵されている哺乳類胎児標本および自身で採集されたサンプルを用いた骨化順序の比較解析について講演された。小薮博士は、実験室で扱える種だけでなく、100 種以上もの哺乳類を網羅的に解析することで骨格形成におけるモジュール性を明らかにしてきた。前の 2 人の講演は化石記録と発生学を結びつける研究の話として共通する部分があったが、小薮博士の講演は、現生動物に見られる多様性に注目してそれが生まれてきた経緯、機構について系統図上での比較解析をもとに探ろうとするアプローチの話であり、研究成果だけでなく、その研究スタイルも聴衆、特に若い学生などにとって大いに刺激となったのではないかと思う。私は、シンポジウム終了後の会期中、たびたび小薮博士と行動をともにしたが、多くの研究者から声をかけられている場面にたびたび遭遇し、講演に対する反響の大きさを感じた。

4 番目は、Wang 博士による恐竜系統における角質性クチバシ(rhamphotheca)の進化に関する研究発表があった。恐竜系統において角質性クチバシは複数回進化しているが、Wang 博士は主に中国で産出した獣脚類恐竜化石の歯、歯槽、角質性クチバシの分布と対応する栄養孔について解析し、現生鳥類における角質性クチバシの発生とも比較することで、角質性クチバシの発達と歯の減少、無歯性の発生機構上の関連性が進化に影響をもたらしてきたことを明らかにした。私は Wang 博士と会うのは今回が初めてであったが、発生学にも幅広い知識を持っているようなので後でそのことについて訊いてみたところ、彼は学部まで分子生物学の研究室に在籍していたそうである。このような複数の専門教育を受けてそれを活かすことができる若手研究者がこれから増えてくることが期待される。

最後に、東山博士により、脊椎動物、主に羊膜類の顔面形成パターンの進化についての研究発表が行われた。脊椎動物の顔面は前頭鼻隆起や上顎隆起といった複数の隆起が癒合することで形成されるが、羊膜類の各系統の成体に見られる神経の分布を調べると、相同と思われてきた部分が必ずしもそうではないことが分かる。東山博士は、この問題について、マウス、ニワトリ、カエルにおける発生過程の詳細な比較、さらに、レポーター遺伝子を導入したマウスを使って上顎隆起の間葉の細胞系譜追跡を行い、哺乳類で「前上顎骨」と呼ばれていたものは実は 2 つの骨要素の複合体で、うちうち近心にあるのが本来の前上顎骨、その遠心にあるのは爬虫類や哺乳類系統の化石種(盤竜類など)にある「septomaxilla」である可能性を指摘した。質疑応答でも、化石種に見られる septomaxilla についての活発な討論などがあり、本シンポジウムの成功を象徴するものとなった。

本シンポジウムは学会初日に開催されたが、会期中、様々な方から、このシンポジウムが刺激的なものであったとのうれしい感想を聞くことができた。これが今後のアジア圏における古生物学と進化発生学の統合にとって起爆剤の 1 つとなることを願うばかりである。

Developmental bases for the acquisition of the turtle shell

Shigeru Kuratani (RIKEN, Japan)

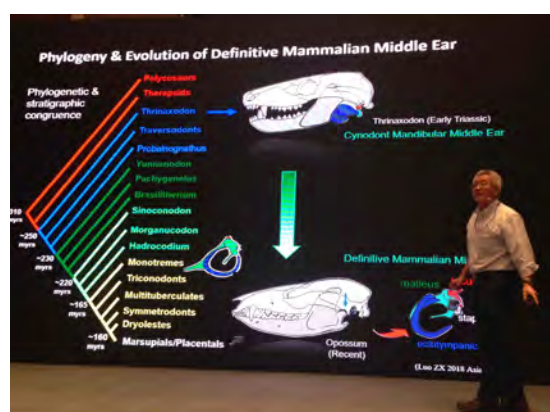
The dorsal part of the turtle shell, or the carapace, is made of modified ribs and the vertebral column. The carapace represents an example of evolutionary novelties because the topographical relationships between the ribs and scapula is reversed as compared to that in other amniotes. Folding theory assumes that the turtle-specific body plan was achieved through a sequential series of developmental changes that proceeded in a stepwise manner, among which shortening of the ribs played a significant role for the translocation of the shoulder girdle. The rib-shortening process is called the axial arrest; the turtle rib anlagen never grow into the lateral body wall, confined in the axial part of the embryo. Comparison with fossil amniotes, as well as molecular clock analyses have suggested that the axial arrest would have taken place once in a common ancestor of turtles and sauropterygians about 251 mya. In the turtle embryo, the ribs can grow over the shoulder girdle through peripheral growth of the carapacial anlage along the ridge called the carapacial ridge (CR). The CR is characterized by turtle-specific expression of genes known to be involved in the canonical Wnt signaling pathway, and functions in the marginal growth of the carapacial primordium, resulting in the fan-shaped pattern of the ribs. A fossil animal, *Odontochelys*, assumed to have been in an ancestral lineage of the modern turtle, exhibited a morphology resembling the embryo of modern turtles before the folding, consistent with the folding theory.



Evolutionary development and homoplasy in the tympanic ring of the middle ear among mammaliaforms

Zhe-Xi Luo (The University of Chicago, USA)

In evolution of modern mammals from nonmammalian precursors, the middle ear has transformed from the mandibular middle ear of cynodonts that is attached to mandible (MMEC), to the definite mammalian middle ear (DMME) of modern mammals that is separated from the mandible. The ectotympanic bone for the tympanic membrane is a major structure with crucial hearing function of mammalian middle ear. It has also transformed, along with the rest of the middle ear, becoming a ring-like, and highly distinctive structure in extant mammals. Recent discoveries have revealed a wide range of shape difference both in the ectotympanic, and in the corresponding angular region of the mandible that accommodates the ectotympanic, in new fossils of stem mammaliaforms phylogenetically intermediate between crown mammals and their precursors, and major difference of the Mesozoic clades of crown mammals from extant monotremes, and therians (including marsupials and placentals). The ectotympanic of stem mammaliaforms is a short and rod-like structure, either straight (as in haramiyidans), or slightly curved (as in Sinoconodon, Morganucodon and docodonts). But it is not a ring-like structure as previously reconstructed. Among the Mesozoic clades of crown mammals, the ectotympanic only has a curvature of 70 degrees in eutriconodonts and spalacotheriids, and of about 80 degrees in multituberculates. Their ectotympanic is less curved than the homologues of 100- to 120-degree curvature in monotremes, and the fully ring-like (>120 degree curvature) structure in therian mammals. Moreover, eutriconodonts and spalacotheriids retained the anterior limb of the ectotympanic parallel to the ossified Meckel's cartilage; both are primitive characters of stem mammaliaforms that are lost in monotremes and therians. These patterns suggest that the ring-like shape with reduction of anterior limb of ectotympanic developed convergently in monotremes and therians, as mapped on mammaliaform phylogeny. The ring-shape is neither the ancestral condition of mammaliaforms as previously proposed, nor the typical (diagnostic) feature of common ancestor of crown mammals. The findings from fossils can now be integrated with mechanistic hypotheses from developmental morphogenesis. It has now been demonstrated that multiple genes and signaling pathways are involved in resorption of Meckel's cartilage, and in developmental separation of the middle ear from the mandible in marsupials and placentals. This has led to a paleoevo-devo hypothesis about labile mechanism underlining the homoplastic evolution of definitive mammalian middle ears. Similarly, a growing list of genes and signaling pathways have been deciphered for their influence on morphogenesis of the ringlike ectotympanic bone, in the *Mus* model. The convergent gains of ring-like shape of the ectotympanic in monotremes and therians, as seen in Mesozoic mammal phylogeny, can be now hypothesized as changes of evolutionary development, complemented by the enhanced auditory function for hearing by the ring-like ectotympanic bone. Thus the homoplastic evolution of the ectotympanic ring as mapped on in fossil mammaliaform phylogeny, can be interpreted in light of evolutionary development.



Mapping evolution of skeletogenesis on mammalian phylogeny: Constraints and variation

Daisuke Koyabu (University of Tokyo, Japan)

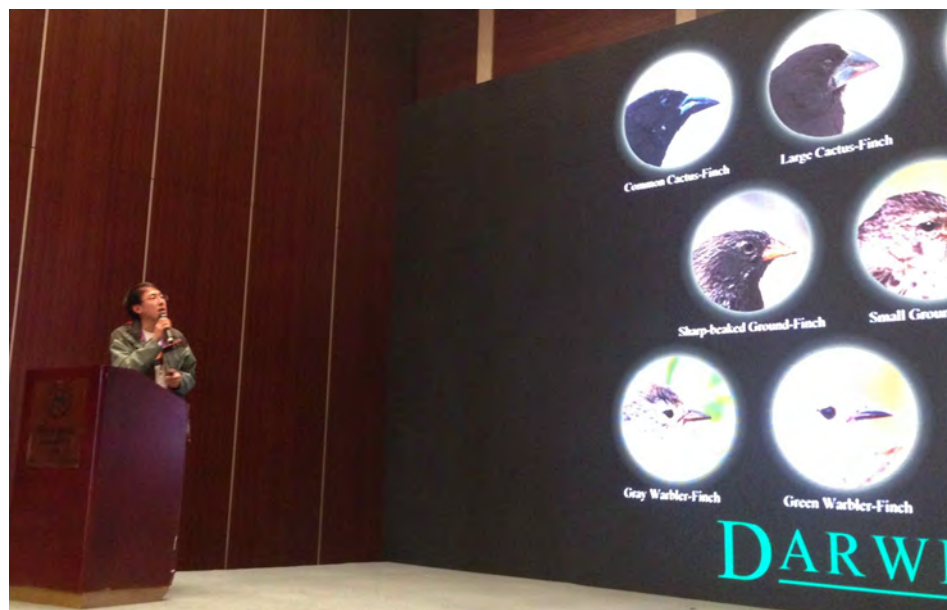
The multiple skeletal components of the body originate asynchronously, and their developmental schedule varies across mammals. It has been assumed that simple alterations in the onset, duration, and tempo of development are regarded as causes of profound morphological changes. Gathering more than thousand fetal and neonatal specimens from museum collections and field sampling, we described the sequence of skeletogenesis of more than 100 mammalian species. Mapping this comprehensive dataset to the reported molecular phylogeny enabled us to reconstruct the ossification sequence for the common ancestor of Mammalia and to identify evolutionary shifts of ossification sequence at all nodes. Our modularity analysis highlights that cranial bones form two separate modules, one consisting explicitly of dermal bones and the other of endochondral bones. It is possible that, when changes in skeletogenesis occurs during evolution, developmental timing of bones of identical developmental modes are likely to covary and that bones of different developmental modes tend to be more independent from each other. However, mesoderm vs. neural crest dichotomy was found to have constraint on skeletogenesis heterochrony. This suggests that not the developmental origins (mesoderm or neural crest origins) but the mode of ossification (dermal or endochondral) imposes considerable evolutionary constraints on cranial heterochrony among mammals. Lastly, we point out that while the timing of cranial skeletogenesis is rather conserved, that of postcranial skeletogenesis is highly variable among mammals.



Ontogenetic tooth reduction in dinosaurs and macroevolution of avian beaks

Shuo Wang (Capital Normal University, China)

Beaks are innovative structures characterizing several theropod lineages including modern birds, but little is known about how developmental processes influenced the macroevolution of these important structures. We have scanned the jaw bones of theropod dinosaurs including *Limusaurus* and *Caenagnathasia*, as well as the basal birds *Sapeornis* and *Confucisornis*. In addition to these new morphological data, a survey of edentulous lineages combining neontological and paleontological evidence shows a repeated pattern of postnatal reduction of the dentition throughout the vertebrate tree. We show that vestigial alveoli are present in several beaked lineages of theropod dinosaurs. In caenagnathid oviraptorosaurs, the occlusal grooves present on the lateral margins of the dentary are interpreted as vestigial alveoli. These structures communicate via foramina with an additional mandibular canal superior to the neurovascular canal in some small specimens, a pattern similar to that observed in *Limusaurus*. This additional canal is also present in the Early Cretaceous bird *Sapeornis*, and the morphology of anterior alveolar vestiges in this taxon is comparable to that of caenagnathids. Based on new morphological data and study of macroevolutionary patterns of tooth reduction in extant vertebrates, we propose that ontogenetic truncation of tooth development is a mechanism contributing to tooth reduction in various theropod lineages that eventually reach edentulism, and the vestigial dentition related structures including the additional canal are partially modified into structures accommodating blood vessels that nourish the rhamphotheca, probably representing a functional compensation for the insufficient blood supply in toothed jaw bones. These lines of evidence suggest dental reduction in theropods appears to have passed through at least four common steps: (I) normal tooth development and tooth replacement with an apomorphic keratinized rhamphotheca covering only the rostral-most portion of the jaws; (II) tooth replacement is impeded by external closure and/or constriction of alveoli, perhaps in association with adjacent growth of the rhamphotheca—regional tooth reduction occurs; (III) as the keratinized rhamphotheca enlarges, the remaining teeth are either functionally reduced or redundant; and (IV) alveolar remodeling is complete or nearly complete, the edentulous beak is completely covered by the rhamphotheca.



Does facial anatomy follow the topographical relationships of facial primordia?

Hiroki Higashiyama (The University of Tokyo, Japan)

The vertebrate face is derived from the several embryonic facial primordia. In the upper jaw, the premaxilla (distalmost bone)-maxilla suture reflects the boundary of the two primordia (i.e., the medial nasal prominence; MNP and maxillary process; MXP) at least in the chicken, and it has been thought to be conserved among all amniotes. The anatomical boundary of the soft tissues (e.g. trigeminal nerve) also follow this suture in many amniotes, however, the soft tissue boundary is clearly shifted in the mammals. There are two hypotheses for explain this contradiction; a) soft tissues do not follow the primordial pattern, b) soft tissues follow the primordial pattern, and thus the MNP-MXP boundary is shifted in mammals. To reconcile this, we firstly compared the craniofacial morphogenesis of the mouse (*Mus musculus*), chicken (*Gallus gallus*) and frog (*Rana japonica*), by histological sections and three-dimensional reconstruction. As the result, we found the “premaxilla” in mouse derives from the different position in comparison with chicken and frog. We also conducted the lineage trace of the MXP mesenchyme by using the *Dlx1-CreER^{T2}* / *R26R^{LacZ/LacZ}* mice. In this experiment, the LacZ signals were clearly found in the pharyngeal arches in 10.5 dpc, and the labeled cells were found in the lateral part of the “premaxilla” in 14.5 dpc. These results suggest the MXP mesenchyme contributes the murine “premaxilla”, unlike in the chicken. We are also trying the comparative analysis of the cleft lip/palate mouse and chicken (i.e. the primordial fusion is inhibited). As far as the previous studies and our preliminary data, the cleft should follow the premaxilla-maxilla suture in chicken, but it divides the “premaxilla” into medial and lateral in the mice. These cleft patterns may follow the supplying pattern of the trigeminal nerve. Considering the present data and previous studies, we conclude the hypothesis b) is likely to be correct; the innervation patterns follow the embryonic primordial composition even in the late stage of development, and the primordial boundary is drastically shifted in the mammalian lineage. The “premaxilla” of mammal is the composition of two skeletal elements from the MNP and MXP. We hypothesized the MXP-derived part of the “premaxilla” is homologous with the “septomaxilla” in other amniotes. Now we plan on comparative analyses the animals which have obvious septomaxilla as the future works.



Session 18-4D “Phenotypic Evolvability” 開催概要

入江 直樹、金子 邦彦(東京大学)

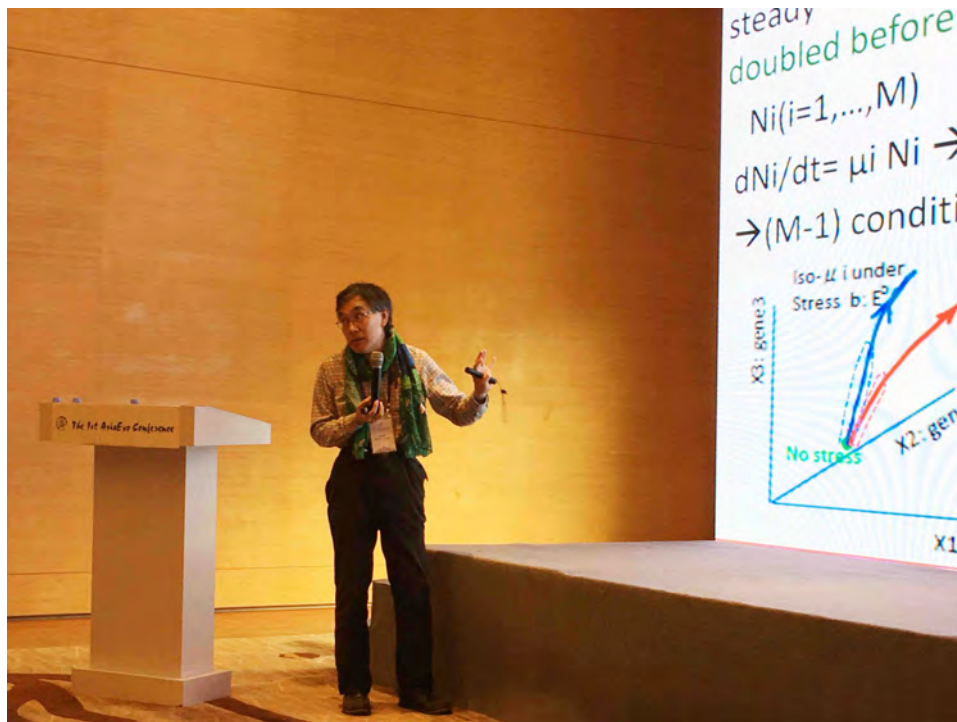
表現型進化の予測はどこまで可能なのだろうか。現代の進化生物学では表現型の予測は非常に難しいと考えられている。しかし、表現型進化の方向性が完全にランダムだったりするわけではなく、一切の予見性がないわけでもない。例えば1世代後の表現型に関しては、多くの表現型の特徴が“**descent with modification**”により引き継がれ、親世代と似た姿になることはよく知られた観察事実だ。では現在の生物学はどこまで(何世代後、あるいは何万年後)表現型進化の予測(英語では **prediction** や **forecasting** といった言葉が使われることが多い)ができるのだろうか。もう少し具体的に言えば、どういった表現型が変化しやすい/しにくいのだろうか。

本シンポジウムではこうした問題意識を持つ3名の招待講演者と、1名の **contributed speaker** に発表頂いた。当然ながら、上記にあげた問題の答えがすぐに得られるわけではなく、むしろ問題の根深さを示すことになったが、同様の問題意識をもつ研究者が1人でも増えればと思い開催した。発表の詳細に関しては以下に続く各講演の **abstract** を参照頂きたいが、どの講演も共通した示唆を与えてくれた。具体的には、現存の生物が持つ表現型の特徴などの情報から、進化的な多様性を推定できるのではないかと示唆だ。例えば、金子博士は現存の生物が持つ(内的・外的攪乱に対する)表現型のゆらぎと進化速度の関連性を理論と進化実験から指摘した。ゆらぎが大きい表現型ほど、進化速度が速くなるのではないかという理論予測に加え、大腸菌を用いた実験進化から、これを裏付ける結果を得たことを報告した。北沢博士は、花卉の数という離散的表現型の多様性の裏には、ある数理的な説明ができるのではないかということをフィールド研究と理論研究を組み合わせた研究から報告した。花卉数のバリエーションがどういう仕組みで決まっているかを理解し、そのシステムがどう変化しうるかまで理解できれば、まさに花卉数の進化予測ができるかもしれない。私の発表では、5億年以上に渡って脊椎動物がその基本的解剖学的構造を変化させてこなかった進化的メカニズムについて、1つの候補として多面拘束の効果を提案した。遺伝子の使い回し(**co-option**)は新奇形質獲得に寄与してきたことがよく知られているが、もしかすると同時に多様性を拘束する諸刃の剣になっているのかもしれない。最後は、**Yang** 博士にブタの家畜化に伴った遺伝的变化を追った研究について発表頂いた。400 頭以上のブタのゲノムをリシーケンスすることで、体のサイズ決定に関わる因子として、遺伝子制御領域の貢献の大きさを指摘した。進化可能性について詳しい議論は出なかったものの、こうした大規模な遺伝情報は表現型進化について様々な検証の余地を与えてくれることが期待された。

Theory for direction and constraint in phenotypic evolution

Kunihiko Kaneko (University of Tokyo, Japan)

Characterization of phenotypic plasticity against environmental change and genetic changes is one of the most important issues in evolutionary biology. Based on statistical physics and dynamical-systems theory, we present a macroscopic theory of fluctuation and responses in phenotypes. First, recalling that fitted phenotypes that are generated as a result of developmental dynamics should be robust to perturbations, we show a link between robustness to noise and to mutation. This leads to proportionality between phenotypic plasticity by genetic change and by environmental noise. Second, this proportionality is extended to that across a variety of phenotypic traits: If one trait is more feasible to change by environmental perturbations, it is also more evolvable. This relationship is derived from the hypothesis that the paths of phenotypic changes are highly constrained as a result of developmental robustness. We present theoretical formulation, as well as some support from bacterial experiments and evolution simulations.



Constrained variation in organ arrangements of basal eudicot flowers

Miho Kitazawa (Osaka University, Japan)

Stabilization and variation of floral structures, such as component numbers and arrangements, are indispensable for plant reproduction and evolution. The arrangements of floral organs are largely classified into two types, spiral and whorled arrangements. The whorled arrangement consists of multiple concentric circles (whorls) composed of several organs each. Since the organ number within a whorl is usually specific to the clade, the whorled arrangement can be regarded as a more stable structure than spiral ones. Although several studies have suggested that the spiral and whorled arrangements can be generated through the same developmental mechanism, the mechanism regulating the floral structure is largely unknown. To investigate the developmental mechanism regulating structural robustness of the flowers, we focused on the family Ranunculaceae, which is placed at a basal branch of eudicots. They show considerable variation in floral structures, including spiral and whorled arrangements. We examined positional arrangement of excessively produced perianth organs (tepals) of six- and seven-tepaled flowers in six *Anemone* species (Ranunculaceae). In addition, we performed numerical simulations of a spiral phyllotaxis model with stochasticity on initiating excessive primordia. We found that the tepal arrangements that occurred in nature varied intraspecifically between spiral and whorled arrangements. Among the studied species, variation was commonly limited to three types, despite five geometrically possible arrangements in six-tepaled flowers and two types among six possibilities in seven-tepaled flowers. The spiral phyllotaxis model accounted for these limited variations in arrangement in cases when the divergence angle between preexisting primordia was less than 144 degrees. Our results indicate that the spiral nature underlies the stabilization process with increasing component (organ) number, yielding a canalization of organ arrangements (phyllotaxis) as development proceeds.



“Cost of complexity” hypothesis supported in animal embryonic evolution?

Naoki Irie (University of Tokyo, Japan)

Despite morphological diversification of chordates over 550 million years of evolution, their shared basic anatomical pattern (or ‘bodyplan’) remains conserved by unknown mechanisms. The developmental hourglass model explains this by the conservation of organogenesis phase (= phylotypic period), however, no consensus has been made to why this phase is conserved. Here we collected early-to-late embryonic gene expression profiles from 8 chordate species, and analyzed their features. We found that vertebrates’ conserved mid-embryonic developmental programmes are intensively recruited to other developmental processes, and the degree of the recruitment positively correlates with their evolutionary conservation and essentiality for normal development. Based on the results, we propose that the intensively recruited genetic system during vertebrates’ organogenesis period imposed constraints on its diversification through pleiotropic constraints, which ultimately led to the common anatomical pattern observed in vertebrates. Our findings not only imply that pleiotropic constraint also acts at regulatory level, but also highlights the “cost of complexity” hypothesis.



Whole genome resequencing reveals population structure and genetic mechanism of body size variation in Chinese pigs

Yang Yang (Chinese Academy of Sciences, China)

Domestication of pigs has resulted in rich phenotype variations such as body size among breeds in China. It is unknown the population history of Chinese domestic pigs. Moreover, how body size evolved and genetic variations were involved in the selection of body size is not clear. Herein we re-sequenced (n=198) and collected large-scale genome resequencing data of 427 pigs (including Chinese domestic pigs, Asian wild boars, European domestic pigs, and sus) to perform population structure, phylogenetic, gene flow and artificial selection analysis. We also downloaded ENCODE data to annotate pig genome. Transcriptome analysis was performed with RNA-seq to investigate the differences between expression profiles of miniature pigs and large pig breeds. Utilizing Sequenom MassArray, we also collected 768 samples (covering 35 breeds) to perform the allele frequency imbalance analysis and the linear regression analysis on candidate genes related to body size. Population structure and phylogenetic analysis showed that Chinese domestic pigs cluster in three subclades. Selective signatures in subclade were detected in genes controlling body size while comparing breeds between as well as within subclades. In Tibetan pigs, positive selection was detected in genes related to high altitude adaptation and body size. Furthermore, selection signals associated with body size were annotated as regulatory variants. Transcriptomic analysis confirmed the selected genes are differentially expressed between miniature pigs and large pigs. Regression analysis revealed mutant alleles associated with the body size of pigs. Our study revealed a 3-subclade model of Chinese domestic pigs population structure and emphasized an unusual role of expression regulatory variants in the evolution of pigs body size. tinal dispersal of inland plants.

Session 19-2C “Convergent Evolution as Non-Artificial Repetitive Experiments”

開催概要

福島 健児 (University of Colorado)、長谷部 光泰 (基礎生物学研究所)

生物のゲノムは大多数の中立的変異と少数の適応的変異の結果として現在の状態へと到達している。そのため、形質進化の原因となった変異は大量の無関係な変異に覆い隠され、その発見は容易ではない。長期的なスケールの進化が研究対象となる場合、実験的な再現がほとんど不可能であるため、適応的変異について実験的反復を得ることもできない。しかしながら、収斂進化においては、類似形質が複数の系統で出現しているため、各系統が共通の変異によって形質進化を引き起こしていた場合は表現型と遺伝型を統計的に結びつけることが可能となる。このように、収斂進化の結果生じた多系統の生物群を”実験的反復”と見做す研究は、ゲノム解析技術の進展に助けられ様々な生物において実施可能になりつつある。特に、四足動物における反響定位能力や被子植物における食虫性のように、高次分類群を特徴付けるような形質は順遺伝学的な解析から遺伝的基盤に迫ることが困難である場合が多いため、収斂進化を起点としたアプローチが有効であると考えられる。このような背景のもと、収斂進化に関する先端研究を広く参加者に紹介する場として本シンポジウムを開催した。

シンポジウム冒頭、福島が上述のような趣旨説明を行い、そのまま自身の研究紹介へと移行した。食虫植物の消化機能の進化と相関して、消化酵素の遺伝子発現・タンパク質配列が収斂している事例を、ゲノム上での遺伝子の並び方なども交えながら発表した。次いで、Michael Hiller 博士が反響定位(エコーロケーション)を行うコウモリとイルカで共通する変異についての発表を行った。速筋線維タンパク質に特定の変異が入ることで、高周波での振動が可能になるという内容であった。Yibo Hu 博士からは、食肉目に属しながら高繊維食に適応したジャイアントパンダとレッサーパンダの遺伝的共通性について紹介があった。上記3名が招待枠での講演になり、その後一般枠から2名が発表を行った。Yan Hao 氏は高地適応を果たしたシジュウカラ科鳥類の多器官トランスクリプトーム解析、Baocheng Guo 博士はトゲウオの集団遺伝学的解析について発表し、それぞれの系で見えてきた表現型と遺伝型の対応関係について議論した。

以上、5名の講演者が様々な分類群をカバーする形で収斂進化とその遺伝的基盤について発表した。収斂進化を活用した研究アプローチについて、本シンポジウムがその普及の一助となれば幸いである。

Dissecting the common evolutionary route to carnivorous plants

Kenji Fukushima (University of Colorado, USA)

Although evolutionary processes are largely stochastic, natural selection can drive recurrent adaptations leading to convergence, the repeated emergence of similar features in distantly related organisms. Prevalence of phenotypic convergence is underpinned by various examples throughout the entire tree of life, such as camera eyes of vertebrates and cephalopods, wings of birds and bats, and trap leaves of distantly related carnivorous plants. Because the multiple emergence of such complex traits by neutral evolution alone is extremely unlikely, convergence has been considered strong evidence for natural selection. Carnivorous plants are a prominent example of convergence in 200 million years of flowering plant evolution. They exploit animals as a nutritional source and have inspired long-standing questions about the origin and evolution of carnivory-related traits since Charles Darwin's pioneering work. Although there are distinct types of trapping strategies, their trap leaves look critically similar in both form and function among distantly related lineages with more than 100 million years of divergence time. During the evolution to become carnivorous, each lineage has acquired a common set of novel traits such as nectar and scent for prey attraction, specialized leaf morphology for prey trapping, digestive enzymes for prey degradation, and transporters for nutrient absorption. In this talk, I will present the evidence of adaptive convergence in carnivorous plants at the molecular level, especially focusing on digestive enzymes. Analysis of digestive fluid proteins from four carnivorous plants covering three independent lineages revealed repeated co-options of stress-responsive proteins coupled with convergent amino acid substitutions to acquire digestive physiology. Further analysis of RNase T2 suggested two-step molecular adaptations, during the evolution of carnivory and subsequently during the establishment of the specific trapping strategy of pitfall traps. These results imply strong constraints on the available routes to evolve plant carnivory.



An unbiased, genome-wide screen uncovers new links between convergent molecular and convergent phenotypic evolution

Michael Hiller (Max Planck Institute, Germany)

Convergent molecular evolution can be a hallmark of adaptations that are shared between independent lineages. Previous research found compelling examples where species that share a similar phenotype show convergent amino acid substitutions. We present a computational approach to screen for convergent protein changes genome-wide. Our approach uses ancestral sequence reconstruction to detect convergent changes between any pair of lineages. Thus, our method is not restricted to candidate lineages having known convergent phenotypes. We used this approach to conduct a genome-wide screen involving 14,406 genes in 30 placental mammals. We present results from this screen, where we found individual genes and several members of molecular pathways that predict novel associations between convergent molecular and phenotypic changes.



Adaptive convergent evolution of two specialized bamboo feeders: giant and red pandas

Yibo Hu (Chinese Academy of Sciences, China)

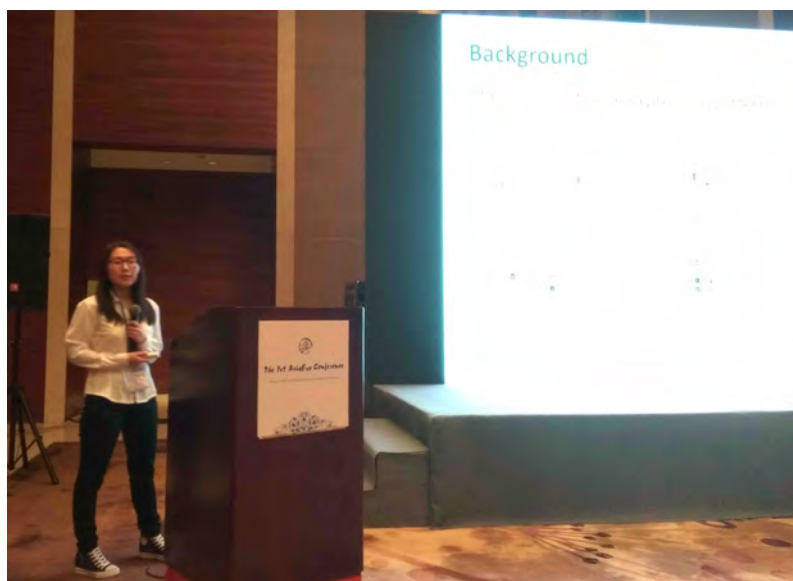
The giant panda and red panda belong to Carnivora, but their diets have shifted to over 90% bamboo, a food with low nutrient and high fiber. They both have evolved pseudo-thumbs to facilitate grasping bamboo. So, these two pandas represent a classical example of adaptive convergent evolution; however, the genetic mechanisms underlying the morphological and physiological convergences remain unclear. In our study, through de novo sequencing the red panda genome and improving the giant panda genome assembly with new added data, we identified the genomic signatures of convergent evolution. Limb development genes *DYNC2H1* and *PCNT* have undergone adaptive convergence and may be important candidate genes for pseudo-thumb development. As evolutionary responses to a bamboo diet, adaptive convergence has also occurred in genes involved in the digestion and utilization of bamboo nutrients such as essential amino acids, fatty acids, and vitamins. Particularly, the umami taste receptor gene *TAS1R1* has been pseudogenized in both pandas. These findings offer insights into genetic convergent mechanisms underlying phenotypic convergence and adaptation to a specialized bamboo diet.



Comparative transcriptomics of three tit species-pairs reveals convergence on high-altitude adaptation

Yan Hao (Chinese Academy of Sciences, China)

Convergence on protein sequences and transcriptional shifts in the species adapted to high altitude is interesting but poorly understood. Previously, either organ-specific or species-specific expression clustering pattern has been observed in species, but how expression pattern changes of different species with different organs under same high altitude environmental pressures is also largely unknown yet. Here we have sequenced the transcriptomes from five organs across three sister tit species-pairs (high-altitude from the Qinghai-Tibet Plateau vs low-altitude from eastern China) to explore convergent adaptation on the protein sequence and transcriptional shift to high altitude adaptation. Comparative transcriptomics found that rare convergence on adaptively convergent genes (only five most conserved genes under positive selection with identical nonrandom amino acid substitutions among three high-altitude species), instead higher convergence on GO categories and KEGG pathways level. Comparative expression analyses showed an organ-specific expression pattern in the whole gene set and more similar in muscular organs including cardiac and skeletal muscle of the same species. However, we observed an altitude-dominated expression clustering pattern which differs from the known phylogenetic topology for highly, conserved differentially and altitude-associated modularly expressed gene sets, suggesting a convergence on expression patterns in high-altitude adaptation. Taken together, our results indicate that genetic convergent mechanisms of molecular convergence and expression convergence underlie the basis of species adapting to the high-altitude extreme environment.



Genetic basis of repeated evolution in sticklebacks: Insights from population genomics in *pungitius* sticklebacks

Baocheng Guo (Chinese Academy of Sciences, China)

Interest in repeated adaptation has deep roots in evolutionary biology. Many traits in wild have evolved repeatedly in response to similar environments, suggesting that they are adaptive and shaped by natural selection. However, the genetic basis underlying repeated adaptation in wild is still largely unknown. Sticklebacks are a case in point. Sticklebacks show repeated evolution – parallel evolution within species and convergent evolution among different species, during adaptation from marine to freshwater. Genetic basis of marine to freshwater adaptation has been uncovered in great detail in three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), but little is known in other sticklebacks, for example, the nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) that is distributed in a common landscape with the three-spined sticklebacks. To this end, we first took phylogenomic approach with RAD-seq data to construct the evolutionary history of the *Pungitius* species and populations globally with emphasis in nine-spined sticklebacks. Then, we characterized the genomic divergence landscape along the evolutionary history of *Pungitius* species and the adaptation from marine to freshwater in nine-spined sticklebacks. Finally, we took a population transcriptomic approach to investigate genome-wide gene expression differentiation between marine and freshwater nine-spined sticklebacks to if it is similar to that between marine and freshwater three-spined sticklebacks. A robust phylogeny was constructed for seven *Pungitius* sticklebacks from a global 34 *Pungitius* populations with 21 nine-spined populations. Frequent genetic introgression was found during the evolution of *Pungitius* sticklebacks. Many genomic regions were recurrently found to be underlined with *Pungitius* speciation and contained well-known genes involved in fish speciation. Many genomic regions underlined divergence between marine and freshwater nine-spined stickleback were found to be similar to those in three-spined sticklebacks, and the genome-wide gene expression differentiation patterns between marine and freshwater nine-spined sticklebacks do so. Studying parallel and/or convergent evolution, the independent evolution of similar phenotypes at intraspecific and/or interspecific level, allows us to understand when, how, and why organisms arrive at similar solutions to similar evolutionary problems and, thus, address repeatability and predictability in evolution. By comparing to the well-studied threespined sticklebacks, the population genomic study in the nine-spined sticklebacks suggests that evolution is actually repeatable and predictable.



Session 20-2C “Evolution of Symbiosis” 開催概要

深津 武馬(産業技術総合研究所)

本セッションでは生物間の共生関係の進化および適応的意義における興味深い知見を概観するとともに、アジア地域における本分野の若手研究者たちの情報交換および共有を目的とした。招待講演としては、独マックスプランク研究所の Shantanu Shukla がモンシデムシが幼虫の餌として準備する動物の埋葬死体の保存およびコンディショニングに関わる共生微生物叢について、日本の産業技術総合研究所の森山実がカメムシの生存のみならず体色形成にも関与する腸内共生細菌およびその分子機構について、そしてオーガナイザーの私がゾウムシの外骨格形成に必須な基質であるチロシンを供給する細胞内共生細菌について話題提供し、一般講演からは細胞性粘菌に見られる「原始的農業」「細菌栽培」について米ワシントン大学の Longfei Shu が、そしてゾウムシ類の内部共生微生物叢へのメタゲノムのアプローチについて米フロリダ大学の Guanyang Zhang が選ばれて話題提供した。多様な生物間の共生相互作用に関する最新の研究成果が提示され、会場では活発な質疑応答が展開された。



講演者: 左より Guanyang Zhang、Longfei Shu、深津武馬、Shantanu Shukla、森山実

Symbiotic contribution to the evolution of necrophagy in insects

Shantanu Shukla (Max Planck Institute for Chemical Ecology, Germany)

Ephemeral resources such as carrion have high nutritive value but are susceptible to rapid degradation. This selects for rapid exploitation by organisms that fiercely contest to monopolize it. Proliferation of microbial decomposers can render the meat unpalatable and toxic, reducing the fitness of competing necrophagous animals. On the other hand, necrophagous insects such as burying beetles have evolved elaborate antimicrobial strategies to defend carrion against microbial decomposers. However, the effect of insect behavior on the microbial communities of ephemeral diets and its biochemical properties, which enable their usage over prolonged durations, remains poorly understood. Here, we demonstrate that the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*, which uses small carcasses for breeding, successfully manages carrion microbiota by preventing microbial succession that is typically associated with putrefying carcasses. Instead, beetles inoculated a symbiotic bacterial and fungal community that prevented the buildup of toxic metabolites in carrion on which the larvae fed. Beetleprepared carcasses suppressed the growth of soil-associated molds, but instead promoted the growth of a fungal symbiont that produced extracellular digestive enzymes on the carcass. This regulation of the carcass microbiome was adaptive for beetles, for when disrupted, it reduced larval growth. Further, the symbionts were consistently abundant within the family Silphidae that contains several necrophagous beetles. Such regulation of carrion microbiota and its biochemical properties constitutes an adaptive carrion management strategy by the burying beetles and likely contributed to the evolution of necrophagy in insects.



Gut symbiotic bacteria confer insect body pigmentation

Minoru Moriyama (National Institute of Advanced Industrial Science and Technology, Japan)

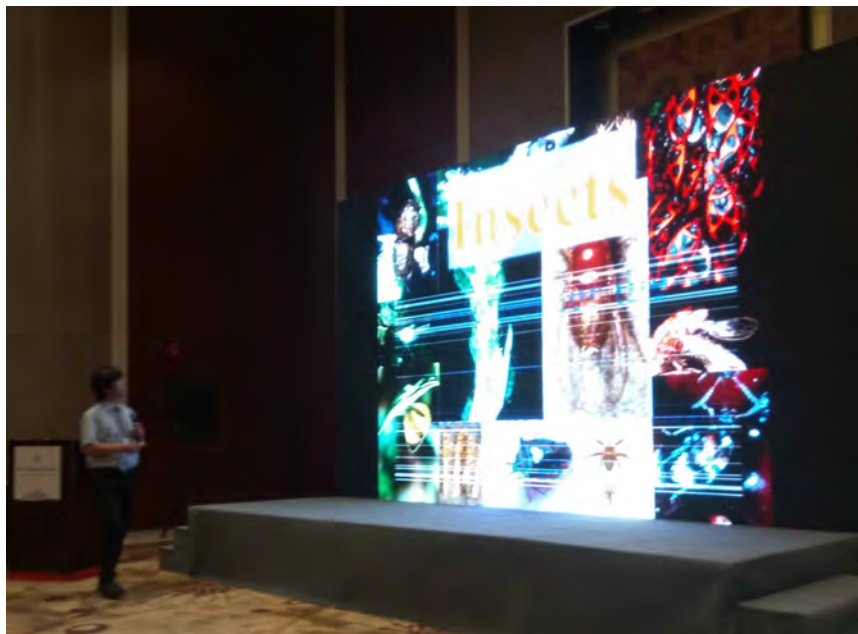
Cryptic color formation is the most prevailing tactic among insect body pigmentation, and sophisticated mechanisms achieving blend into the background color are favored in the course of evolution. In herbivorous insects, green body color resembling leaves is known to be developed by a combination of blue bilin-binding proteins and yellow carotenoids. Animals are unable to synthesize the latter pigments *de novo* by themselves with a few exceptions, and therefore usually rely on their supply from food sources. However, in sap feeders, unlike leaf feeders, a limited availability of carotenoids in the food source is expected to complicate carotenoid-based green coloration. Here, I present an elaborate symbiotic interaction between gut bacteria and a host sap-feeding insect in association with body pigmentation. A stinkbug, *Plautia stali*, has yellow-green body color and harbors particular inheritable bacteria, which is essential for host growth and normal body coloration, in their midgut specialized for symbiosis. The symbiotic bacteria possess a complete set of carotenoid synthesis genes in their genome, and substantially produce a series of carotenoids in the symbiotic midgut. The contribution of symbiotic bacteria to body color formation was investigated by infecting symbionts whose carotenoid synthetic ability was modified. The carotenoid pigments were detected from the epidermis of the host insects with normal symbionts in the similar proportion to bacterial source, but not from the insects with symbionts whose carotenoid synthesis ability was deprived. These findings revealed that diverting symbiont-derived pigments plays a critical role in insect body color evolution.



Symbiosis for beetle's hardness

Takema Fukatsu (Natl Inst Adv Indust Sci Tech/Univ Tokyo/Univ Tsukuba, Japan)

Beetles, comprising the insect order Coleoptera, represent the majority of the biodiversity described thus far, of which weevils comprise the most species-rich group, the superfamily Curculionoidea, with some 70,000 described species in the world. Many, if not all, weevils are associated with an ancient γ -proteobacterial endosymbiont lineage, *Nardonella*, in the bacteriome, whose evolutionary origin is estimated as older than 100 million years. Despite the long-lasting host-symbiont co-evolution, *Nardonella*'s biological role has been poorly understood. Here we report genomic, transcriptomic and functional analyses of the *Nardonella* symbionts associated with diverse weevils, which unveiled their extremely reduced genomes down to as small as 0.2 Mb. The tiny genomes encode minimal but complete gene sets for bacterial replication, transcription and translation, while lacking almost all the other metabolic pathway genes, which indicate *Nardonella*'s near-complete dependence on host-derived metabolites toward a minimal cellular entity through the ancient co-evolutionary history. Notably, a set of metabolic genes is conspicuously retained in the *Nardonella* genomes, namely synthesis pathway genes for a specific amino acid, tyrosine. Weevils are armored with hard cuticle, tyrosine is the principal precursor needed for cuticle formation, and the *Nardonella* genome has been streamlined for a single biological function, tyrosine provisioning, for sustaining the weevil's highly sclerotized exoskeleton, which elucidates the general importance of endosymbiont-provisioned tyrosine for cuticle formation in weevils, and potentially also in other beetles.



Proto-farming and the carried microbiome in a social amoeba

Longfei Shu (Washington University, USA)

Bacterial symbionts have important effects on the fitness of eukaryotes, ranging from parasitism to mutualism. To better understand their interactions, we need simple model systems where the impact of different partners can be understood and manipulated. An ideal study system is the social amoeba *Dictyostelium discoideum* and its associated bacteria. *D. discoideum* is a soil dwelling amoeba that is well known for its social life. It has been used as a model species in cell biology and social evolution and is also one of the thirteen model organisms listed by NIH. Our lab group has recently found that some wild amoeba clones stably associate with different bacterial partners and use them as food and weapons. These clones are called farmers because they can seed and harvest their crops in new environments. In addition, two clades of inedible *Burkholderia* bacteria have been found to induce farming, causing the amoeba host to carry both them and edible crop bacteria. This system provides an opportunity to study a special form of symbioses, the farming symbiosis, which is rare in nature and only found in fungus growing ants and a few other systems. This system also gives us a unique chance to study bacteria-eukaryote interactions. Amoeba farmers carry a mini-microbiome consisting of several bacteria species. These carried bacteria partners can provide novel traits for their hosts such as proto-farming and defense. In addition, they can have different fitness consequences for their hosts, making this a great system to investigate cooperation and conflict in both partners. This system is also suitable for studying how antagonistic interactions evolve to be more mutualistic. This system will also contribute to human disease and health, as many of the carried bacteria are relatives of human pathogens such as *Burkholderia* spp. In addition, many of the core mechanisms used by amoebas to ingest and kill bacteria have also been evolutionarily conserved in human phagocytic cells. Amoebas can also serve as environmental reservoirs for bacterial pathogens. Therefore this system will also increase our understanding of the role of amoebas in spreading of infectious disease.



Extraordinary diversity and evolution of endosymbionts across weevil tree of life

Guanyang Zhang (University of Florida, USA)

Paul Buchner showed that weevils (Curculionoidea) host diverse bacterial endosymbionts; the number only second to hemipteran insects (e.g., aphids, cicadas and allies). To date, there is no taxonomically broad molecular survey of endosymbionts in weevils, precluding a systematic understanding of the diversity and evolution of endosymbionts associated with weevils, which comprise nearly 7% of all described insects. Working towards filling this gap in knowledge, we performed a molecular survey of weevil endosymbionts by sequencing the 16s gene using the Illumina NGS platform. We examined 110 weevil specimens, a data set representing the largest and broadest taxonomic sample of weevils, composed of four families and 17 subfamilies. We obtained more than 11 million sequence reads. Based on this data set and a newly reconstructed molecular phylogeny of weevils, we investigated large-scale evolutionary patterns of endosymbionts across the weevil tree of life. We unraveled an extraordinary diversity of endosymbionts in weevils, constituted by at least 44 distinct bacterial lineages, most of which may be novel. We recovered an ancient origin of the association of “*Candidatus Nardonella*” with weevils, dating back to 124 MYA. We established that *Nardonella* was lost repeatedly across the weevil phylogeny, but it also exhibited a pattern of cophylogenetic evolution with their hosts. We also investigated patterns of coexistence and coexclusion between different endosymbionts.



大阪大学 全学教育推進機構

北沢 美帆



私にとって今回の深圳は、昨年の国際植物科学会議に続き二度目の訪問であった。深圳に着いてまず感じたのは、やはり気候の違いである。昨年七月に訪れた時はそれほど感じなかったのだが(今考えると、七月の大阪は深圳より暑いから気づかなかったのだろう)、今回は温室の中のようなむっとする熱気を感じた。深圳宝安国際空港から学会会場のある大梅沙までの車窓からは多数のネオン管に縁どられた高層ビルが見え、この都市の発展ぶりがうかがえた。

大梅沙は深圳の中心部から 30km ほど離れた海辺のリゾート地である。会場の目の前には砂浜が広がり、近隣には海産物を提供するレストランやホシダカラを用いた工芸品などを売るスーパーマーケットが立ち並ぶ。これらの店と並んで近海の魚を展示している場所があり、中に入ると親切なダイバーの方が解説をしてくれた。大学の第二外国語レベルの中国語では、珊瑚礁に住む魚であること、何か(たぶんイソギンチャク)と共生していること、日本とは違う種類の魚がいることくらいしかわからなかったが、ダイバーさんは嫌な顔一つせずに身振り手振り筆談で何とか伝えようとしてくださった。

大梅沙への到着が夜であったことと、空港からの道中ですっかり車に酔ってしまったことから welcome reception はスキップし、学会には到着の翌朝から参加した。学会会場へ向かう道すがら、植え込みの中に花卉の数にばらつきのある花を見つけ、花卉の数について研究している私はいよいよごきげんになった。しかし今現在、その植物の写真を撮ってこなかったことをだいぶ悔やんでいる。この文章をお読みの方の中に、シェラトンの車寄せ付近に生えていた小さな白い花が咲く低木の写真をお持ちの方がいらっしゃいましたら、北沢までご連絡ください。

今回初めて聞いた発表、すなわち知り合いではない人による発表の中で一番印象に残っているのは、共進化のダイナミクスに関する議論があったセッションである。正直、何日目の発表でどんな人が発表していたかなどの情報を全く覚えていなかったのだが、わずかな記憶と要旨集を頼りに必死に思い起こした結果 The evolution of behavioural responses in biological invasions というタイトルのセッションだという結論に至った。もちろん具体的な生物名も覚えていないのだが、次のような話があった。直接的相互作用が何らかの行動として観察されている魚と貝がいる。この魚と貝を異なる湖から採ってきて、様々な組み合わせでの行動を観測する。すると、組み合わせによって行動が変化することがある。こんなにざっくりとまとめてしまうのは申し訳ないのだが、覚えていないのだからごめんなさい。

なぜこんなうろ覚えの内容を紹介したのかというと、このセッションの発表者の一人が述べた「異なるフィールドの間で、生物間相互作用の違いを観測する意味」に共感したからである。もちろん

ん、外来種問題に取り組むため、あるいは気候変動に伴う生態系の変化を解明するためといった意義付けが可能なトピックだ。しかし、今回私の印象に残っているのは、「フィールドによって異なる行動が見られるのは、共進化のダイナミクスの上で異なる段階にいるからではないか」という主張である。共進化のダイナミクスを推測するために、様々なフィールドにおける生物の相互作用を観測すべき、という提案だ。私自身の研究対象は共進化ではないが、同種の生物であっても場所によって形態(花弁数)のばらつきに差が出ることを観察している。この差は、それぞれの場所に応じて分岐してきた結果とも考えられるし、同じ進化経路の異なるステージにいる可能性もある。様々なフィールドで観測される形態的ばらつきから形態の進化経路がわかったら面白いと思っている私にとって、賛同できる主張であった。

その他にも、学会を通して、面白い出来事がたくさん起こった。CNGB (China National GeneBank) に立ち尽くすフラミンゴにはしゃいだり、酸味のある焼きそばにぎょっとしたり(こういうものと理解したら美味しかった)、香港からの入国に苦労した参加者の話を聞いたり。懇親会ではカエルの料理が出て、アメリカからの参加者に、アジアではいろんな動物を食べるね、日本でも五つの動物門を食べるんでしょ、などと言われたのも面白かった。ちなみに五つの動物門とは、脊索、棘皮、節足、軟体、それから刺胞動物だそう。ついでに主張しておく、クラゲは私の好物である。

少し、いやかなりぎょっとしたのは、学会の間中聴衆が絶え間なく写真を撮影していたことだ。発表のまとめやインパクトのあるスライドが提示されると、会場の随所でシャッターを切る様子が見られた。スタッフが注意したり、発表の合間にスクリーンに撮影禁止との注意書きが現れたり、運営側も気にかけてはいたようだが、あまり効果は無さそうだった。発表の間はちょっとした有名人気分だった。

一方で、発表者に対する手厚いサポートも感じた。事前にファイルをアップロードしてさえいけば会場へは手ぶらで行くことができたし、多くの学生スタッフがレジストレーションから発表用ファイルのチェックまで親切にサポートしてくれた。初日に空港で案内してくれた学生はこちらの顔を覚えてくれて、毎日挨拶してくれた。スタッフの中に顔見知りがいるというのは心強いものである。

次回は日本での開催である。海外からのゲストも気持ちよく学会に参加し、なんかおもしろいディスカッションが生まれて、交流が続いていくことを願っている。今回少々残念だったのが、ホスト国である中国からの参加者と少ししか会話できなかったことだ。今後日本開催される国際学会に参加する際には、海外からの参加者と積極的に交流しようと思う今日この頃である。

The 1st AsiaEvo Conference 参加記

東京大学医学系研究科代謝生理学教室

日本学術振興会特別研究員 SPD

東山 大毅



AsiaEvo 開催を知ったのはおよそ一年前の 8 月 7 日。

恒例行事にしている誕生日小休暇を終え、篠突くように蟬

の声の降るキャンパスをぶらり逍遙していた際、入江直樹博士にばったり出くわし、「来年度の4月にこういうものを深圳で企画している」という話をうかがったのが最初である。聞くや否や「おおー、それは参加したいです！」と即答したのをよく覚えている。

詳細な内容も知らないままにこれほどモチベーションがあがったのはなぜだろう。深圳には少年期に何度か訪れたことがあったので、それ故のノスタルジイもあったかもしれない。だが場所はどこであれ同様の答えは返したろうし、ならばその高揚感はむしろ単純に、何か新しいものが始まるのではないかという期待に起因していたのだろう。これまでもいくつか国際学会には参加してきたが、それらはいずれも開催がヨーロッパかアメリカ。北半球に限定するなら東アジアからは最も遠い地域にあたる。それらの参加をも振り返ってももちろん有意義だったことを否定することはないのだが、ところがどうも目を向けてこなかったのが、ここ、“Asia”である。どうも国際学会といえど何時間も飛行機に揺られ、あちらのコミュニティに赴くといった様子が自分の中で固定されてきてしまっていたのだが、これまで見知ったことのない人や考え方にだって出会える可能性があるわけだし、その第1回に参加するなんて光栄だ。なにより時差ボケがないのは最高。かくして、カレンダーの4月末に金色のペンで星マークを書き、学会の詳細をかつてなく心待ちにしていたのであった。

実際に学会の情報が出てくるにつれ感じたのは、当初想像していたものよりもずっと大規模なものだということである。参加登録の結果、「Mapping vertebrate musculoskeletal evolution on phylogeny」のセッションにおいて、羊膜類の顔面の形態進化について発表することとなったわけだが、いや増す会への期待に、ここは絶対に失敗できまいと、いつも以上に気合いを入れて準備することになった(いつもそれぐらいやれと言われそうだ)。絶望的なまでに暗記が苦手なため、予め書いた原稿を覚えるというのは敢えて避け、一か月前に一旦完成させたスライドを毎日練習し、少しずつ最適化してゆく方式をとった。結果、発表時間をオーバーしてしまったのは反省だが、力を注いだ甲斐あって、ありがたくもそれなりに悪くない評価をいただけたようである。想定外だったのは、会場のスクリーンが映写式ではなく、テレビのように自ら発光する方式だったことである。このため、レーザーポインターの光が画面の発光にかき消されてしまい、ポインターを使って画面上のオブジェクトを指示しながら話すことができず、身振り手振りでなんとか示すことになった。すでに前の発表者が困った後だったので覚悟したうえで対処することができたが、あまり「普段通り」

に慣れっこで頑健に組み立てられすぎると想定外の環境に速やかに対応するのはなかなか難しいのかもしれない。柔軟に対応するには十分な余裕が必要と感じた小エピソードである。

発表のあとにはいくつか質問もいただけた。発表直後の質疑応答の時間での質問には…白状すると、その場であまり意図を解していなかったためにまごついてしまったが、しかし会期中には議論する時間がたっぷりあったので、後から個人的に伺いなおすことができたし重要な指摘も得られた。もちろん、自分達のセッション以外にも興味を覚えるものは多々あった。あとから伺った話だが、どうやら互いに見知った人、同じ国の人同士のセッションは同じ時間にかぶらせ、極力聞いたことのない発表を聞きに行けるようにとの配慮もスケジュールが組まれるうえであつたらしい。ありがたいことである。個人的な興味でいえば、内容についての言及は避けるが、古生物学分野の発表に惹かれるものが多かった。さすが、状態のよい化石を豊富に産する中国である。これだけ古脊椎動物が充実した進化の学会は、少なくとも国内では経験が無いし、過去に欧米で参加した国際学会ともまた顔ぶれが異なる。本学会でなければ、なかなか顔を交えて話し込む機会もなかったろう。食事中にもいつになく饒舌になってしまったように思うが、中国料理の円卓というのは、四角いテーブルに比べて、みなで顔を突き合わせて話すには向いているのだろうか。ところで古生物に対し、私達がおこなう比較発生学やいわゆるエボデボに関しては、ほとんどが日本人の発表だったように思う。そうした国ごとの分野の偏りのようなものが、比較的是っきり見られたのが今回の会でもあった。まだまだ情報交換によって互いに発展する余地が、今ここにあるぞということなのかも知れない。その点に関しても、今回の AsiaEvo は有意義だったと言えよう。

さて今後、第2回、3回と進んでゆく中で、この会はどうなってゆくのだろう。AsiaEvo とは言うものの、見渡してみた限り今回の参加者はまだ中国と日本が多数を占め、他のアジア圏の国や地域からの参加はまだまだ少なかった。無論、どの国からどんな割合で参加するのが正しい姿なのだったといった基準はないはずだが、しかし一マイチ具体性に欠けて恐縮だが一個人的には非アジア圏からも続々と参加が増え極めて国際色豊かな学会になりつつも、「え、そんな材料が使えるのか？ そんな考え方ができるのか！」といった風な、欧米系の学会でまったく見られないような独自性をもっと出てくると面白いと思う。こと後者に関して言えば正直なところ特に不安はない。中心がアジア圏にあるというだけで自ずから文化的基盤が欧米系とは異なるわけだし、今回も米国からの参加者が「非常にレベルが高いうえに新鮮だ」と話していた。

学会の運営に関しては、例えば懇親会の開始時刻の表示が媒体によって30分ズレていたり…と隅をつつけば少々の不慣れな点は見受けられたものの、これだけ大規模な会を、それも第1回というのによくこんなにも回していただけたなという印象で、主催者ならびにスタッフの皆様には感謝することしきりである。個人的には、予約したはずのホテルの部屋がとれていないという状況に見舞われたのが最も重大なハプニングであり出鼻を挫かれたようですこぶる不満だったのだが（無論、これは学会の運営とは全く関係ない）、そんな事故に遭いつつも、非常に充実した4日間だっ

たという感想は少しも揺らぐことはない。それほど良い会だったということだろう。第2回以降も喜んで参加するつもりである。ああ楽しかった。



スタッフの皆さま、ありがとうございました

AsiaEvo 参加記

産業技術総合研究所生物プロセス研究部門

主任研究員

森山 実



ツノゼミという昆虫をご存じだろうか。最近、その奇妙な姿から日本でも話題沸騰中の虫だが、もしご存じなければ、是非、“ツノゼミ”もしくは“Treehopper”をクエリに画像検索をしてみてほしい。ツノにあたる特徴的な構造はヘルメットと呼ばれ、頭部ではなく胸部の表皮が突出してできた組織であり、ある種の進化的な制約から解放されたかのように、その形態は著しく多様化し、眼を疑うほど奔放な造形を作り上げている。こうした魅力的な生物の進化を題材とした最前線の研究成果が、今回、私が参加した AsiaEvo Conference において数多く取り上げられていた。第一回目となる本大会は、香港の側に位置し、中国 4 大都市の一つである深セン市において開催された。会場となったシェラトンホテルは市の中心部から車で 1~2 時間ほど離れた場所に位置するリゾート地にあり、さすがに有名ホテルだけあって、発表会場やイベントホール、食事や宿泊に関する各種設備が充実しており、その中だけで全てが完結した。開催期間中の深センは、夜まで軽装で過ごせるほど快適な気候で、発表外の時間には屋外での議論も弾んだ。本大会は、古生物学から生態学、evo-devo など、おおよそ進化学に含まれる幅広い領域をカバーしており、AsiaEvo といえど全世界から著名な進化学者が一堂に集っていた。私は自分の興味の赴くまま、ツノゼミの他、洞窟魚やコウモリ、尻鰭 3 枚のキンギョなど、魅惑的な生物に関するトピックを中心に聴きにいったのだが、いずれも高度な解析技術と深い進化学的な洞察をもって、その特殊性の進化について興味深い解説がなされていた。私自身も“Evolution of Symbiosis”のセッションで発表する機会を与えられ、カメムシの体色変化を題材に昆虫の体色進化について論じた。

私が聴いた範囲での所感として、本大会では大規模シーケンス解析は当たり前で、比較ゲノムや比較トランスクリプトームがメインストリーム。膨大な量のデータから対象の生物や組織に特異的に見出された差分をとらえ、既存の情報を参照しながら形態や機能の進化についての推論がなされていた。ただ、高水準の研究成果が揃う本大会では、そうした相関分析だけでは少し物足りないとも感じられた。もう一



段踏み込み、ゲノム編集や RNAi 等によって対象遺伝子の因果関係を明らかにし、真に新規といえる進化機構を実証した研究例も少なからずあったからだ。例のツノゼミの発表では、翅形成遺伝子のコオプシオンがヘルメット構造の伸展に関わることが示唆されていた。この概念自体はすでに提唱されていたもので、現段階においてツノゼミの形態的制約を解き放つ機構や、珍妙なヘル

メットの造形をつくりだす機構が完全に解明されたわけではないが、少なくともツノゼミに特有な遺伝子発現パターンが明示され、ブラックボックスであった複雑な形態進化過程の解明へとつながる道筋が提示されていた。

本領域の課題名にも含まれる『制約』という言葉は、AsiaEvo における議論の中でも何度も登場し、現代の進化学において対峙しなければならない重要な課題であると感じると同時に、制約を定量的にとらえ、進化の方向性や多様性を理解する枠組みを有する本領域の意義を再認識することになった。また、AsiaEvo ならではの好印象をもったのは、発表の分かりやすさであった。おそらく英語に不慣れな聴衆が多くいることが想定されたためであろう。発表の構成や表現に工夫がなされており、少数のスライドやデータで饒舌に語る発表より、模式図や写真を多用し、理路整然とデータを示すタイプの発表が多かったように思う。総じて、進化学の最新の潮流を目の当たりにできた大会であり、私自身も参加発表して、その中で議論できたことは貴重な経験だったと感じる。次回は2年後、東京での開催となるらしい。進化学に携わる若手研究者や学生はこの機会を逃す手はない。

怪獣映画と日本人論

倉谷 滋

先日、私にとって憧れの女優であった星由里子さんが亡くなり、追悼の意味を込めてここ数日ずっと東宝怪獣映画をかけっぱなしにしている。何と言っても彼女は、私の人生を決定的なものにした映画、「モスラ対ゴジラ（1964年）」のヒロインであり、彼女のプロフィールでもそれは代表作のひとつに数えられている（星由里子さんが亡くなったことは悲しいが、この認識は喜ぶべきことである）。今から54年前のゴールデンウィークに、私は銀幕の上に彼女を見初めたわけである。そうか、あの時まだ私は5歳だったのか……。

思えばおかしなものである。なぜ怪獣映画などというものがこの日本に存在するのだろうか。アメリカにもヨーロッパにも同様のものはあるが、そもそもアメリカ映画のモンスターは、単に現存の動物や人間が巨大化しただけのものか、さもなければ最近になって日本からコンセプトを輸入して作られたものに過ぎない。いずれ、あまり怪獣らしくはない。

以前、研究室を訪れたスウェーデン人の古生物学者も、「モンスターと言ってまず思い描くアイコンは、間違いなくゴジラだね」と明言していた。つまり、「怪獣」というのはどうやら日本独特のものらしい。それをちゃんと分かっているデルトロ監督は、「パシフィック・リム」シリーズにおいて「Kaiju」という呼称を貫いている。ならば、このKaijuは確かに日本オリジナルのもので、しかも歌舞伎や伝奇小説に起原を持つらしい。例えば、怪傑児雷也とか、大墓の出てくる忍者モノなどがそれだ。

してみると、日本人は虚構を虚構として愉しむ、独特の感性を持っているということになりそうである。「CGも着ぐるみも、等しく偽物であって、CGが優れているということにはならない」と、ある親日派のアメリカ人怪獣映画評論家が言っているが（YouTubeでのMonster Madness Godzillathon）、それは必ずしも当たっていないかもしれない。むしろ、怪獣映画監督・河崎実氏の言う、「着ぐるみ怪獣映画は、謂わば日本の伝統芸能であり、その故に、独特の鑑賞眼を必要とする」なる

説明の方が適切だと思う。

実際、私自身が子供の時に観た「モスラ対ゴジラ」では（すでに『ゴジラ幻論』で述べたことだけど）、幼虫モスラの表現が上手く伝わってこず、どうしても1mぐらいにしか見えなかった。勉強が足りなかったというわけである。その割には、ゴジラは確かに巨大に見えた。特撮には確かに困難な技法というのはあるもので、上手く行かない特撮場面でも、それがどのようなシーンなのか、想像力を働かせて没入する観客と製作者の了解、あるいは共犯関係があって初めて、それは芸能となる。つまり、日本製の怪獣映画は、文楽や歌舞伎の延長に存在しているのである。初心者にとって歌舞伎が難しいように、幼児にとっての怪獣特撮も難しいのである。

こういったモノを外国人に見せると言うことには従って、歌舞伎や文楽を外国人観光客に分からせるのと同じレベルの困難を伴う。が、しかし、それが芸能である限りは、その鑑賞技法もそれほど難しいものであるはずがない。少しでも日本を知れば、すぐにそれは体得できるはずだ。ただし、その相互了解が、一種の（日本人コミュニティ独特の）「甘え」に依存することもまた事実なのである。それは認めないわけにはゆかない。じっさい、国際学会で外国人研究者と会話していて、どうしても英訳できない言葉というのがあって、それは単に語学として難しいのではなく、それに対応する会話が英語圏に存在しないという場合があるのだ。それが、日本的甘えを痛感する瞬間なのである。

例えば、「まあ、そういうわけで、今回はひとつよろしくお願いします」を英語でどう言うか。「いろいろと困難があるのは分かっているのだが、今日のところは彼女の顔を立てて、穏便に了承してくださるようお願いします」という意味なのだが、そもそも「今日のところ」とか、「顔を立てる」とか、「穏便に」というのが、なかなか日本人的にして独特の感性である。我々だって説明に窮する。「今日のところ」というのは、単に「今日」というのとどう違うのか。「今日に限っては」に似て

いるようだが、やはり違う。「穏便に」にしても、「peacefully」では語感が伝わらない。日本人独特の馴れ合いや共有された姑息さともいうべき雰囲気、なんとなく見え隠れしている。

実際、これと良く似た台詞が映画「ゴジラ×メガギラス」に出てくるのだが、海外版の字幕でどのように翻訳されているのか、非常に興味があるところだ。それが、着ぐるみゴジラの活躍している、「まあ、着ぐるみだと言うことはもう、すっかりバレバレなんですけどもね、そこはひとつ皆さん、実際に東京のまんまに巨大モンスターが現れて火を吹き始めたと納得して戴いた上ですな、鑑賞の程ひとつよろしく願いますよ」「はい、わかりました。まかせておいてください。こうなったら本物が出てきたつもりになって、じっくり鑑賞させて戴きしょう」という、民族特異的文化的心理的背景において作られた映画におけるメタ的会話なのでひととき興味深いのである。



まあ、こういう連中が本当にいると納得したうえで、ひとつよろしく読んでくれ。

してみれば、我々日本人は、頼まれもしないのに製作者の気持ちを押し量り、それと共感することによって映画を愉しむことのできる、誠に心優しい民族であると認めないわけにはゆかない。だいたい、「・・・させて戴く」などという訳の分からない語法が通用するような民族が優しくないわけがない。そして、かくいう私自身も、日本人しか楽しめないような、あの独特の臭いのする一連の困った邦画が大好きである（怪獣映画に限らない）。これははっきり言っていることだ。誇るべきこと

だ。さらに、これを文化というのなら、それをハリウッド的基準で評価することほど無意味なこともなかろう。早い話、世界になんか通用しなくてもいいのである。「シン・ゴジラ」も「ラプラスの魔女」もあれで十分いいのである。さもないと、世界人類は、ゴジラ映画鑑賞技法を日本文化の一環として学んでしかるべきだろう（冗談）。

我々研究者は常に国際的背景に立って仕事をしなければならないので、「ひとつ、よろしく願いますよ」というわけには行かないことが多い。当然だ。とはいえそれはちょっと辛い。悔しい。それは日本人独特の辛さだ。とりわけ、「君ィ、そこはひとつよろしく頼むよ」と頻繁に言う純和風のオヤジ達にとって、英会話習得というのは悪夢にも近い苦行だろう。ということは、英語をネイティブに喋っている英米人も、学会のような場所では文化特異的なことを不用意に言うてはいけないと言うことになる（ルール破っている連中は多いけど）。それはそれで大変なことだろうと思う。

ちなみに、「まあ、よろしく頼むわ」に相当する英語は本当は無いわけではなく、「Well then, there it is」というのが、それに当たるのではなかろうかと密かに考えている。「If you don't mind.....」で終わる台詞も、これとほぼ同様の威力を持つといっているかも知れない。「お前は気にしないよな」という威圧の台詞なのである。

「Well then, there it is」は、タネを明かせば、映画「アマデウス」において若きモーツァルトが、彼の曲にケチ付けたオーストリア皇太子に食ってかかり、その場を何とか誤魔化そうとした皇太子が思わず口にする台詞なのだが、あえて意識すれば、「ま、そういうわけだ」ぐらいか。やはり、余程身分のある人間が言うか、親が自分の子供に向かって言うような台詞なのだろうと推測する。まこと、「言葉は人を表す」のである。たぶんこういった台詞を運営会議などで言ったりすると、呆れられること必至だろう。今度、それと知った上でどこかで使ってやろうと思っている。困った日本人の一人として.....。

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 2 No. 2

発 行 : 2018 年 6 月 25 日

発行者 : 新学術領域研究「進化の制約と方向性～微生物から多細胞生物までを貫く表現型
進化原理の解明～」(領域代表者 倉谷 滋)

編 集 : Constrained & Directional Evolution Newsletter 編集委員会(編集責任者 深津 武馬)

領域 URL : <http://constrained-evo.org/>