



Evolutionary Theory for

CONSTRAINED & DIRECTIONAL DIVERSITIES

Grant-in-Aid for Scientific Research on Innovative Areas

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 2 No. 4 (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～



7th Euro Evo Devo 参加報告

目次

領域代表より:Euro Evo Devo とは何ぞや？	倉谷 滋	1
7 th Euro Evo Devo 概要	入江 直樹	3
講演要旨および概要		
“Cost of complexity” contributed to the vertebrate bodyplan conservation?		
“複雑性によるコスト”が脊椎動物のボディプラン保存に寄与した？	入江 直樹	4
Theory for direction and constraint in phenotypic evolution		
表現型進化の方向性および制約の理論	金子 邦彦	5
Embryology of the hagfish and origin of the vertebrate head		
ヌタウナギの頭部形態発生に見る、脊椎動物の初期進化	倉谷 滋	6
Morphological novelty in the vertebrate limb created by the water-to-land transition		
脊椎動物の上陸により四肢に獲得された新奇形質	田中 幹子	7
High-throughput laboratory evolution of <i>E. coli</i> : toward understanding of phenotypic plasticity and constraint		
表現型進化の可塑性と拘束の理解へ向けた大腸菌のハイスループット進化実験	古澤 力	8
Constrained variation of floral organ arrangement in basal eudicots: a correlation with species diversity of the organ number		
花器官配置の制約された揺らぎ: 花器官数の多様性との相関関係	藤本 仰一	9
A mathematical model with dorsoventral asymmetry for inter-specific diversity of floral ontogeny		
背腹の非対称性を導入した花発生モデル: 花器官配置の多様性の理解に向けて	北沢 美帆	10
Hagfish and lamprey Hox genes provide insights into the evolutionary origin of temporal collinearity		
ヌタウナギとヤツメウナギの Hox 遺伝子群から明らかになった時間的共線性の進化的起源	Juan Pascual-Anaya	11

Bifurcations in gene expression and regulation of network structures

パターン形成ダイナミクスにおける進化-発生対応: 遺伝子発現における分岐とネットワークの構造制御

香曾我部 隆裕 12

Evolution of spiralian development: insights from lineage specific homeobox genes

らせん卵割型発生の進化: 系統特異的 Homeobox 遺伝子群の知見から

守野 孔明 13

Making of mammalian face by drastic shift of facial processes

顔面原基の劇的なシフトが哺乳類の顔を作った

東山 大毅 14

Embryonic lethality is not sufficient to explain hourglass-like conservation of vertebrate embryos

胚致死性では、咽頭胚期の保存性を説明しきれない

内田 唯 15

Euro Evo Devo 2018 参加記

内田 唯 16

第7回欧州進化発生生物学会に参加した感想

香曾我部 隆裕 17

Euro Evo Devo @ Galway, Ireland 参加記

日下部 りえ 19

Euro Evo Devo に参加して

守野 孔明 21

連載エッセイ (8) 映画のもたらす幻想世界

倉谷 滋 22

領域代表より: Euro Evo Devo とは何ぞや？

倉谷 滋(理化学研究所)

いま一般に「Euro Evo Devo」と呼ばれているこの学会は、正式には「European Society for Evolutionary Developmental Biology」と言います。その発足はおそらく 2005 年に遡ります(後述)。読んで字の如く、生物全般を対象とした、進化発生学研究のための学会です。

第 1 回のミーティングはプラハで、それは 2006 年 8 月 18 日から、19 日にかけて行われました(確かそのとき、カメの研究で私のライバルに当たるアメリカの Scott Gilbert に、カメの細胞を標識するポリクローナル抗体を持って行ってあげたという記録があります)。以来、1 年おきにヨーロッパ各都市で定例学会が開催され、今年の Galway, Ireland での会でもって 7 回目を数える、というわけです。私は、これまでのすべての EED Meeting に参加しています。結果として、自分が最も気に入っている学会のひとつであると表明しているようなものです。

学会のミッションや、コアメンバーについてはHP:<https://evodevo.eu/about-euro-evo-devo/>をご覧ください。不肖私も、カウンシルメンバーに名を連ねております。

そのミッションとして、

The aim of the society is to promote evolutionary developmental biology by regularly organizing meetings on this subject in Europe. The scientific program consists of plenary sessions, symposia, contributed talks and poster sessions. The society welcomes scientists from all over the world.

と明記されているにも拘わらず、なぜ日本人の私がカウンシルメンバーになっているかと言いますと、何のことはない、この学会の発足の場に、偶々私が居合わせたからに他なりません。

たしか、あれはいまから 13 年前、2005 年の 6 月頃のことだったと思います。知人の学生の学位審査と脊椎動物の進化に関わるワークショップか何かで、チェコのプラハを訪れたことがありました。非常に古風で、気持ちの良い都市でした。しかし、写真家スーデックの作品から想像したような幻想的雰囲気はあまりなく、旅行客が犇めいていて、土産物屋には、たくさんの「虫入り琥珀」が売られていました。が、その話についてはいずれまた。

その滞在中、知人の研究者の Robert Cerny と Fritson Galis に会い、確かカフェで午後の珈琲を愉しんでいる最中に、いきなり話が学会設立に及んだというわけなのであります。他にも幾人か、友人の研究者が巻き込まれていたはずですが、残念ながら今となってはもう思い出すことができません。私は最初他人事のようにそれを聞いていたのですが、その時いきなり「君も特別メンバーとして協力してくれ」のようなことを Fritson から面と向かって言われたのだと思います。私はこれまで大した仕事もしませんでしたが、強いて言えば、毎回参加して、いくつかのセッションを盛り上げた、ということぐらいでしょうか。

「第 1 回のミーティングは、このプラハで開催しよう」と言うことも、たしかその時決まったはずで、す。思えば、「進化発生学」という、特殊な研究領域だけを射程においたこの珍しい学会は、過去 10 数年に及ぶ進化発生研究の追い風として重要な機能を果たしてきたと言えます。普通はこのようなことは余りありません。ひとつ、このタイプの学会の必然的弱点として、聴きたいセッションが同時進行していることが多いということでしょうか。それは仕方がありません。

近年、進化発生研究の進展とともにその多様性も大きくなり、従来からの古典的な比較発生学、分子発生学や形態学に加え、比較ゲノム学、そして理論や数理へと、研究のバリエーションがますます広がりを見せています。とりわけ強調すべきは、参加者のモチベーションが、ひとえにアカデミズムにあると言うことで、それだけでも特筆すべきことだと常々思っています。

これに関し、EED にとっての長年の懸案事項は、アジア圏からの日本人以外の参加者がやや少ないということでありました。先般、シンセンで行われ、このニュースレターでも特集した「第1回アジア進化学会」は、まさに EED Meeting に足りないものを補うかの如くに発足したわけです。それはまた日本の進化研究における、1990 年中盤以降の発生生物学からのインプットがかなり急速であったことを物語っていると常々考えています。そういったことも、アジア進化学会と EED の相互作用のうちに、今後形を徐々に変えて行くことでしょう。

私としては、アカデミズムに軸足を置いたこのような国際学会や研究ネットワークが有意義な相互作用を続け、大きな成果に繋がって行くことを期待したいと思います。同時に、我々の新学術領域が貢献すべき場としても、EED は注目すべき学会のひとつと言えるでしょう。というわけで、今回のニュースレターの特集を、お楽しみ頂ければ幸いです。



7th Euro Evo Devo の参加者たち

7th Euro Evo Devo 概要

入江 直樹(東京大学)

Euro Evo Devo はヨーロッパの進化発生生物学会で、2006 年から 2 年ごとに大会が開催されています。毎年 300～400 人程度の参加者を集め、国際的に一番大きな EvoDevo ミーティングという位置付けにあります。今回の 7th Euro Evo Devo はアイルランド国立大学ゴールウェイ校 (National University of Ireland, Galway) で 2018 年 6 月 26-29 日に開催されました。

<http://www.evodevo2018.eu/ehome/evodevo2018/>

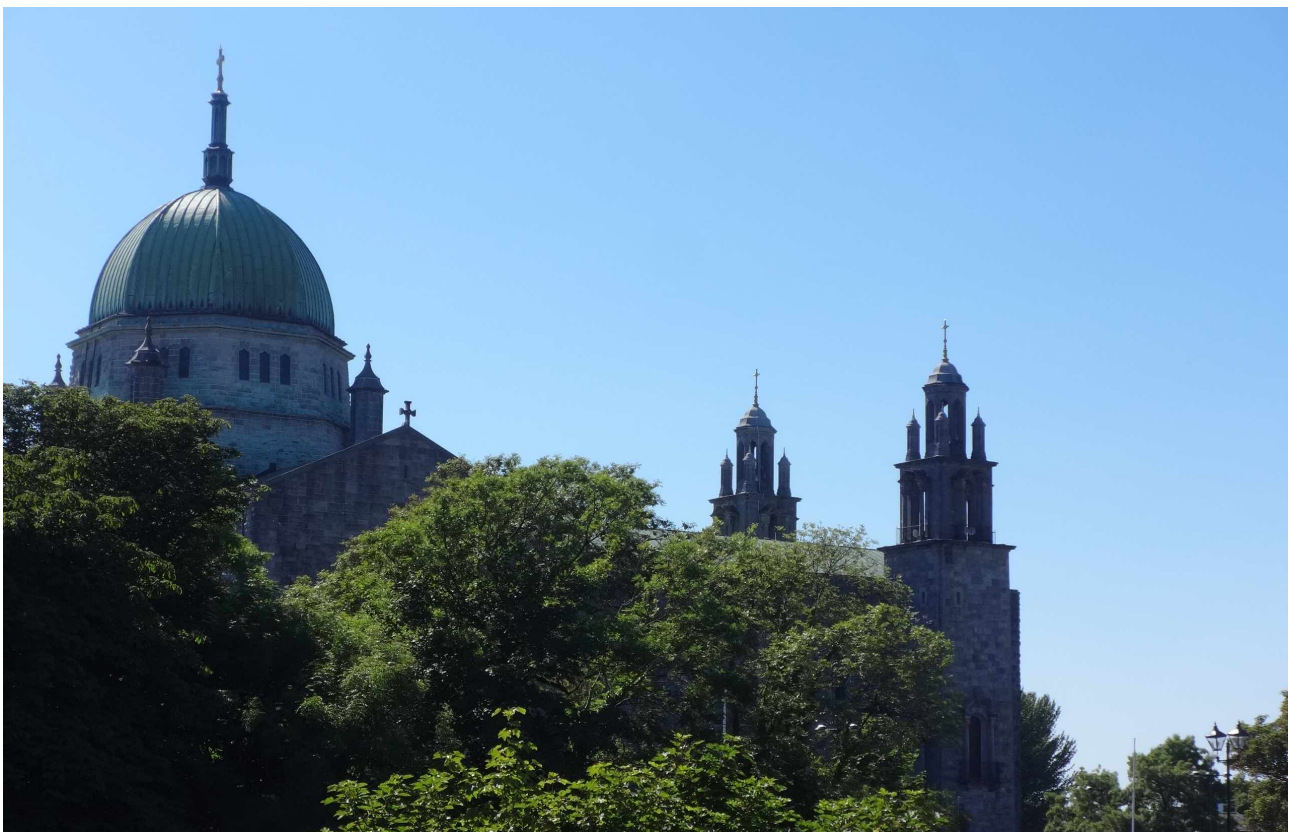
今回は Program Committee が理論研究・大規模情報解析を積極的に取り入れたと宣言していただけのことはあり、例年以上に数理的アプローチの多い年大会となっていました。

Developmental Constraint や Plasticity といった Term に触れる発表も例年に比べかなり多く見られ、分野の動向が反映された大会となっていたと思います。

本領域からは以下の13名が参加しました。

倉谷滋、金子邦彦、古澤力、入江直樹、田中幹子、藤本仰一、北沢美帆、Juan Pascual-Anaya、香曾我部隆裕、守野孔明、東山大毅、内田唯、日下部りえ

参加者の講演要旨および参加記を以下に記録しておきます。



ゴールウェイ大聖堂 Galway Cathedral

入江 直樹(東京大学)

Symposium S3: Phenotypic robustness, fluctuations and plasticity

S3.2 09:25 – 09:50 **“Cost of complexity” contributed to the vertebrate bodyplan conservation?**
“複雑性によるコスト”が脊椎動物のボディプラン保存に寄与した？

Naoki Irie¹, Hu Haiyang², Masahiro Uesaka¹, Shimai Kotaro³, Tsai-Ming Lu⁴, Fang Li⁵, Ishikawa Masato¹, Shipping Liu⁵, Yohei Sasagawa⁶, Guojie Zhang⁷, Shigeru Kuratani⁸, Jr-Kai Yu⁴, Takehiro Kusakabe³, Philipp Khaitovich⁹, Song Guo⁹, Yui Uchida¹

1: University of Tokyo, Tokyo, Japan. 2: China Pharmaceutical University, Nanjing, China. 3: Konan University, Kobe, Japan. 4: Institute of Cellular and Organismic Biology, Taipei, Taiwan. 5: BGI-Shenzhen, Shenzhen, China. 6: RIKEN, Saitama, Japan. 7: University of Copenhagen, Copenhagen, Denmark. 8: RIKEN, Kobe, Japan. 9: CAS-MPG Partner Institute for Computational Biology, Shanghai, China

脊索動物8種の胚発生過程の遺伝子発現情報の解析により、発生進化の法則性である発生砂時計モデルの適用範囲が、脊索動物門内では脊椎動物に限定的に適用される可能性が浮上した。また、器官形成期が保存されてきた進化メカニズムとして、遺伝子の使い回しに起因する多面拘束が寄与していることが示唆された。ただし、多面拘束が実際にどういったメカニズムで働いているかについてはコンセンサスが得られておらず、今後のさらなる研究が待たれる。また、遺伝子の使い回しはこれまで多様化に寄与してきたことが知られていることを考えると、gene co-option は進化的多様性にとって多様化を制限しうる諸刃の剣なのかもしれない。

Why animal bodyplan is so conservative? Despite morphological diversification of chordates over 550 million years of evolution, their 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 how this organogenesis phase has been conserved. Possible contribution of pleiotropic constraints at regulatory level: Here we collected early-to-late embryonic gene expression profiles from 8 chordate species, and analyzed to find a hint for the problem. 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. As expected, the genes expressed in many stages tended to be essential 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 contributed to the common anatomical pattern observed in vertebrates. However, actual mechanism of the pleiotropic constraints at regulatory level require further studies. In the tail, we will also discuss possible double-edged sword (or “cost of complexity”) effect of gene co-option hypothesis.

Reference: Hu et al. Nature Ecology & Evolution, 1, 1722–1730 (2017)

金子 邦彦(東京大学)

Symposium S3: Phenotypic robustness, fluctuations and plasticity

S3.2 09:50 – 10:15 **Theory for direction and constraint in phenotypic evolution**

表現型進化の方向性および制約の理論

Kunihiko Kaneko

Univ. Tokyo

表現型進化の拘束と方向性を統計力学と力学系理論に基づいて議論した。適応した表現型が擾乱に対してロバストであるという要請から表現型の変化が低次元の範囲に制限されており、それが環境応答と進化応答の間の比例関係をうむことを示し、また以前の揺らぎ応答関係をこの点から再考した。

Directionality and constraint in phenotypic evolution are discussed in terms of phenotypic fluctuation and response against environmental change, based on statistical physics and dynamical-systems theory. 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 changeable 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.

References

1. Kaneko K., Life: An Introduction to Complex Systems Biology, Springer (2006)
2. K. Sato, Y.Ito, T.Yomo, K. Kaneko, "On the Relation between Fluctuation and Response in Biological Systems" Proc. Nat. Acad. Sci. USA 100 (2003) 14086-14090
3. K. Kaneko, "Evolution of Robustness to Noise and Mutation in Gene Expression Dynamics" PLoS One(2007) 2 e434
4. K. Kaneko, "Phenotypic Plasticity and Robustness: Evolutionary Stability Theory, Gene Expression Dynamics Model, and Laboratory Experiments", Evolutionary Systems Biology (2012) (Springer, ed. O. Soyer)
5. K. Kaneko, C.Furusawa, T. Yomo, "Macroscopic phenomenology for cells in steady-growth state", Phys.Rev.X(2015) 011014
6. C. Furusawa, K. Kaneko "Global Relationships in Fluctuation and Response in Adaptive Evolution", J of Royal Society Interface (2015) and preprint

倉谷 滋(理化学研究所)

Symposium S14: Rewiring motor systems to evolve a vertebrate head

S14.1 14:00 –14:25 **Embryology of the hagfish and origin of the vertebrate head**

ヌタウナギの頭部形態発生に見る、脊椎動物の初期進化

Shigeru Kuratani

Laboratory for Evolutionary Morphology, RIKEN Center for Biosystems Dynamics Research,
Kobe 650-0047, Japan

円口類の一グループ、ヌタウナギの頭部発生形態をヤツメウナギと比較し、円口類が顎口類とは異なった、独特の発生プランを共有することを確認したうえで、ヌタウナギの系統に生じた特殊性を論じたほか、研究室の学生、樋口真之輔君が研究してきた内耳の発生と進化についての、最も確からしい系統進化のシナリオを提示した。

Living cyclostomes consist of hagfish and lamprey, and the monophyly of this group has been established by recent molecular analyses. By observing staged hagfish embryos, we showed that there are no segmental patterns in the head paraxial mesoderm, and that the adenohypophysis arises ectodermally as a posterior part of the medial placode, the hypophyseal plate, as in other vertebrates. These findings allowed us to identify a craniofacial developmental pattern common to cyclostomes, but not to crown gnathostomes. From this cyclostome-specific stage, lamprey and hagfish develop into distinct developmental trajectories, making it difficult to establish morphological homologies in adult anatomy of these animals. We also show that the comparison with gnathostomes, the out group of cyclostomes, implies that many of the hagfish peculiarities can be recognized as hagfish-specific derived traits (autoapomorphies). Thus the lamprey is likely to represent more ancestral state of cyclostomes, possibly reflecting the morphological and developmental pattern of the latest common ancestor of entire vertebrates. Based on the above developmental scheme, we first showed homologies of skeletal elements between lamprey and hagfish chondrocrania, which implied that the ancestral neurocranium of vertebrates was predominantly mesodermal. Furthermore, observation of chondrocranial development in the hagfish has suggested that the enigmatic fossil animal, *Palaeospondylus*, could possibly represent an ancient hagfish lineage.

田中 幹子(東京工業大学)

Symposium S18: Evo-Devo of appendages

S18.3 09:50 –10:15 **Morphological novelty in the vertebrate limb created by the water-to-land transition**

脊椎動物の上陸により四肢に獲得された新奇形質

Ingrid Cordeiro, Kaori Kabashima, Haruki Ochi, Keijiro Munakata, Chika Nishimori, Mara Laslo, James Hanken, Mikiko Tanaka
Tokyo Institute of Technology, Yokohama, Japan

脊椎動物は対鰭を四肢へと進化させた後、さらに四肢の指間領域の細胞を死滅させて取り除く指間細胞死という新しいシステムを獲得した。指間細胞死は、羊膜類の四肢を形づくる上で不可欠なシステムであるが、一般的に両生類では指間細胞死は起こらないとされてきた。本発表では、四肢動物の進化の過程で、指間細胞死という新しいシステムが獲得されたメカニズムについての仮説を提唱した。

Amphibians form separated digits with no webbing by differential growth between digital and interdigital regions. However, amniotes employ interdigital cell death to free digits from one another, an additional developmental mechanism that allows a greater variation of autopod shapes. Here we investigate factors could be involved with the appearance of interdigital cell death during tetrapod evolution. In all observed tetrapods, the distribution of cell death is correlated with the pattern of vasculature in limbs. Furthermore, transgenic analyses reveal that the increased vascular density is sufficient for inducing cell death specifically in interdigital regions. Based on these results, I will discuss the mechanisms of how transition from water-to-land may have promoted the appearance of an evolutionary novelty, which later became essential to shaping the limbs of amniotes.

古澤 力(理化学研究所)

Symposium S19: Evolutionary dynamics to shape phenotype and direction in evolution

S19.1 9:00 –9:25 **High-throughput laboratory evolution of *E. coli*: toward understanding of phenotypic plasticity and constraint**

表現型進化の可塑性と拘束の理解へ向けた大腸菌のハイスループット進化実験

Chikara Furusawa

Laboratory for Multiscale Biosystem Dynamics, RIKEN Center for Biosystems Dynamics Research, Osaka 565-0874, Japan

進化過程における拘束を理解するために、様々なストレス環境下でのラボオートメーションを用いたハイスループット進化実験を行い、そこでの表現型と遺伝子型の進化を解析した。結果として、発現量変化は比較的少数の自由度を持つダイナミクスに拘束されることが示唆され、細胞機能と関連したそれらの自由度の抽出に成功した。それらの結果を基に、大腸菌の進化が持つ一般的な性質を論じた。

Constraints on phenotypic changes in adaptation and evolution have recently been studied both experimentally and theoretically. To unveil how the course of evolution is constrained in high-dimensional phenotype and genotype spaces, we performed a high-throughput laboratory evolution of *E. coli* under 96 stress environments by using an automated system we developed. The stress environments include the addition of various antibiotics with different action mechanisms, acids, heavy metals, surfactant, and so on. After 30 days cultivation, we obtain resistant strains to these stresses. Then, changes in transcriptome profile and genomic sequence of the resistant strains were analyzed by high-throughput sequencing. The results of these comprehensive analyses demonstrated that the expression changes were constrained to a relatively low-dimensional dynamics. Furthermore, we quantified collateral resistance and sensitivity, which are phenomena that acquisition of resistance to one stress is accompanied by acquisition of concomitant resistance or sensitivity to another stress. We observed collateral resistance or sensitivity in a large fraction of environmental stress pairs, which also suggested that the possible evolutionary courses are constrained. Based on these experimental results, and with the aid of theoretical and computational analysis of evolutionary constraint, we will discuss the nature of phenotypic plasticity and constraint in bacterial evolution, and possible strategies to predict and control the evolutionary dynamics.

藤本 仰一(大阪大学)

Symposium S19: Evolutionary dynamics to shape phenotype and direction in evolution
S19.2 9:25 –9:50 **Constrained variation of floral organ arrangement in basal eudicots: a correlation with species diversity of the organ number**

花器官配置の制約された揺らぎ: 花器官数の多様性との相関関係

Koichi Fujimoto
Osaka Univ.

器官の数と配置は動植物の系統群を特徴づける形態要素であるが、進化的をへて特定の数に定まる仕組みはわかっていない。真正双子葉植物では花器官の基本数が4(四数性)または5(五数性)である種が多いが、単子葉植物の多くは三数性を示す。真正双子葉植物の基部に位置するキンポウゲ科イチリンソウ(*Anemone*)属では、近縁種間でも代表的な花器官の数が異なる。我々は複数種の野外集団について様々な萼片数の花の形態観察を行い、三数性、四数性、五数性の特定の配置に限定した種内揺らぎを示すが、それ以外の配置はほぼ現れないことを見出した。器官配置の数理モデルから限定された配置の揺らぎを生み出す発生パラメータを推定した。

Stabilization and variation of organismal structure, such as organ numbers and arrangements, are indispensable for reproduction and evolution. The arrangements of floral organs are largely classified into two types, spiral and whorled (concentric) arrangements. Since the organ number within a whorl is usually clade-specific, the whorled arrangement can be regarded as a more stable structure than spiral ones. Yet, the mechanism regulating the floral structure is largely unknown. To investigate the developmental mechanism, we have examined positional arrangement of excessively produced perianth organs (sepals) in the family Ranunculaceae, which is placed at a basal branch of eudicots. We found that the sepal arrangements that occurred in nature varied intraspecifically between spiral and whorled arrangements. Among the studied species, variation was commonly limited; three types despite five geometrically possible arrangements in six-sepaled flowers and two types among six possibilities in seven-sepaled flowers. Moreover, The relative frequency of the observed arrangements exhibited a species-specific bias which correlated with the species-representative organ number (i.e., trimery, tetramery and/or pentamery) in floral morphospace. The spiral phyllotaxis model accounted for these limited variations in arrangement in cases when the divergence angle between preexisting organ primordia was less than 144 degrees. the interspecific difference were explained by the change of model parameters that represent meristematic growth and differential organ growth. These findings suggest that the phyllotaxis parameters are responsible for not only intraspecific stability but interspecific diversity of floral structure. The spiral nature underlies a canalization of organ arrangements thereby specifying organ number as development proceeds.

北沢 美帆(大阪大学)

Contributed Session C8: Evolution of developmental patterning within a plant organ

C8.4 16:55 –17:10 **A mathematical model with dorsoventral asymmetry for inter-specific diversity of floral ontogeny**

背腹の非対称性を導入した花発生モデル: 花器官配置の多様性の理解に向けて

Miho Kitazawa, Aiko Nakagawa, Koichi Fujimoto

Osaka University, Toyonaka, Japan

花の左右相称性は、送粉者の行動制御を通して、被子植物の多様化に寄与してきたと考えられている。被子植物の多くの系統で左右相称性を担うのは、花芽の背腹で非対称に発現する遺伝子 *CYCLOIDEA* およびそのホモログである。本研究では、花器官原基の配置過程を再現する数理モデルに、キンギョソウの研究から推測される *CYCLOIDEA* の働きを導入した。数値計算の結果、左右相称花に特徴的な花器官原基の形成順が再現された。この結果に基づき、花発生の種間多様性について議論した。

Flowers of angiosperms show various organ initiation orders, which affect final floral morphology. For example, zygomorphy of flowers can appear in their early developmental stage, as early as the initiation of the first floral organ. Since symmetry of flowers, especially the zygomorphy, is probably associated the coevolution with the pollinators, the developmental mechanism that controls floral symmetry is a fascinating target to understand the floral evolution. The symmetry of a flower is controlled by genes expressing asymmetrically along the dorsoventral axis of the flower. *CYCLOIDEA* (*CYC*) is one of such genes expressing in the dorsal part of zygomorphic *Antirrhinum* flowers, whose loss causes the changes in the initiation pattern and the final number of floral organs. Since *CYC* homologs are expressed similarly in zygomorphic flowers in many other angiosperm clades, it has been considered that they are key factors for floral symmetry. To examine the effect of dorsoventrally asymmetric expression of genes on the initiation order and number of floral organs, we introduced dorsoventral asymmetry into a mathematical model, as temporally decaying inhibitions on organ initiations in dorsal and/or ventral sides of a flower. The model reproduced various initiation orders and arrangements of floral organs, including unidirectional, bidirectional, and quasi-simultaneous initiation patterns, depending on the size of floral meristem, the strength of dorsal and/or ventral inhibition, and the time length of decay of these inhibitions. Our results suggest that the spatio-temporal expression patterns of inhibitory genes generate a variety of floral ontogenies.

Juan Pascual-Anaya(理化学研究所)

Contributed Session C14: Evolving a vertebrate head

C14.4 16:55-17:10 **Hagfish and lamprey Hox genes provide insights into the evolutionary origin of temporal collinearity**

ヌタウナギとヤツメウナギの Hox 遺伝子群から明らかになった時間的共線性の進化的起源

Juan Pascual-Anaya¹, Iori Sato¹, Fumiaki Sugahara², Shinnosuke Higuchi¹, Jordi Paps³, Ren Yandong^{4,5}, Wataru Takagi¹, Adrián Ruiz-Villalba⁶, Kinya G. Ota⁷, Wen Wang⁴, Shigeru Kuratani¹

¹Evolutionary Morphology Laboratory, RIKEN, Kobe, Japan

²Division of Biology, Hyogo College of Medicine, Nishinomiya, Japan

³School of Biological Sciences, University of Essex, Colchester, United Kingdom.

⁴State Key Laboratory of Genetic Resources and Evolution, Kunming Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Kunming, China

⁵University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, China.

⁶Cell Therapy Program, Foundation of Applied Medical Research (FIMA), University of Navarra, Pamplona, Spain

⁷Laboratory of Aquatic Zoology, Marine Research Station, Institute of Cellular and Organismic Biology, Academia Sinica, Yilan, Taiwan

顎口類の Hox 遺伝子は、1) 空間的共線性 (spatial collinearity: SC) : Hox 遺伝子クラスター内の相対的位置と同じ序列で胚体に発現する、2) クラスター全体の時間的共線性 (whole-cluster temporal collinearity: WTC) : クラスター内の位置と Hox 遺伝子の発現開始時期は相関する、という性質をもつ。一方、無脊椎動物では時間的共線性がサブクラスターレベルでしかみられず、WTC の進化的起源は謎に包まれていた。今回は、円口類ヌタウナギ、ヤツメウナギの Hox 遺伝子群の研究により得られた最新の成果を発表した。第一に我々はヌタウナギの Hox 遺伝子レパートリーを決定し、空間的共線性をもつことを示した。ヌタウナギ後脳での発現を詳細に解析し、いくつかの系統特異的差異についても議論した。第二にヌタウナギ、ヤツメウナギ、トラザメの発生期における遺伝子発現を比較し、現生脊椎動物の最後の共通祖先及びおそらくは脊索動物の共通祖先における Hox 遺伝子群の発現様式はいずれも WTC であったというシナリオを提示した。

Hox genes are generally expressed following two mesmerizing phenomena: Spatial collinearity, by which Hox genes are expressed along the main anterior-posterior axis of animal embryos according to their position in the clusters; and temporal collinearity (TC) resulting from the earlier expression of a Hox gene the more 3' its position in the cluster is. Some protostomes express their Hox genes following subcluster-TC (STC), i.e., different sets of Hox genes of the same cluster display independent TC. On the other hand, Hox genes of jawed vertebrates are expressed following classical TC, so-called whole-cluster TC (WTC). This bimodal distribution of TC modes between protostomes and jawed vertebrates result in the uncertainty of how Hox genes of the last common ancestors of bilaterians, and even that of the were expressed (STC or WTC). Furthermore, whether the last common ancestor of vertebrates expressed Hox genes according to WTC remains a mystery. Here, I will present our most recent advances in the study of Hox genes of the hagfish and lamprey. First, we have assembled a preliminary genome draft of the hagfish, *Eptatretus burgeri*, and determined its Hox repertoire. Hox genes of the hagfish are, as expected, expressed following spatial collinearity. We explore in detail their expression patterns in the hindbrain and discuss some lineage-specific differences. Next, our comprehensive analysis of Hox gene expression during development of the hagfish, lamprey, shark and a cephalochordate demonstrates that the last common ancestor of vertebrates, and probably that of chordates, expressed its Hox genes according to WTC.

香曾我部 隆裕(理化学研究所)

Contributed Session C15: Evolutionary dynamics to shape phenotype and direction in evolution

C15.4 16:55 –17:10 **Evolution-development congruence in pattern formation dynamics:**

Bifurcations in gene expression and regulation of network structures

パターン形成ダイナミクスにおける進化-発生対応: 遺伝子発現における分岐とネットワークの構造制御

Takahiro Kohsokabe

The University of Tokyo, Tokyo, Japan

遺伝子制御ネットワークの計算機進化実験から得た結果に関して発表を行った。遺伝子制御ネットワークを特定の遺伝子発現の空間パターンを生み出すように淘汰をかけると、進化後のパターン形成の発生ダイナミクスと進化過程との間に反復の傾向がみられた。その理由を調べたところ、発生ダイナミクスにおいて他の遺伝子より遅く変化する遺伝子があり、その遅い遺伝子が遺伝子ネットワークを実効的に時間制御すること、その時間制御の仕方と進化でのネットワークの変化の仕方が対応することを見出した。

Search for possible relationships between phylogeny and ontogeny is one of the most important issues in the field of evolutionary developmental biology. By representing developmental dynamics of spatially located cells with gene expression dynamics with cell-to-cell interaction under external morphogen gradient, evolved are gene regulation networks under mutation and selection with the fitness to approach a prescribed spatial pattern of expressed genes. For most of thousands of numerical evolution experiments, evolution of pattern over generations and development of pattern by an evolved network exhibit remarkable congruence. Here, both the pattern dynamics consist of several epochs to form successive stripe formations between quasi-stationary regimes. In evolution, the regimes are generations needed to hit relevant mutations, while in development, they are due to the emergence of slowly varying expression that controls the pattern change. Successive pattern changes are thus generated, which are regulated by successive combinations of feedback or feedforward regulations under the upstream feedforward network that reads the morphogen gradient. By using a pattern generated by the upstream feedforward network as a boundary condition, downstream networks form later stripe patterns. These epochal changes in development and evolution are represented as same bifurcations in dynamical-systems theory, and this agreement of bifurcations lead to the evolution-development congruences. Violation of the evolution-development congruence, observed exceptionally, is shown to be originated in alteration of the boundary due to mutation at the upstream feedforward network. Our results provide a new look on developmental stages, punctuated equilibrium, developmental bottlenecks, and evolutionary acquisition of novelty in morphogenesis.

守野 孔明(筑波大学)

Poster Session 2 18.00 - 19.45 **Evolution of spiralian development: insights from lineage specific homeobox genes**

らせん卵割型発生の進化: 系統特異的 Homeobox 遺伝子群の知見から

Yoshiaki Morino and Hiroshi Wada

Univ. of Tsukuba

冠輪動物 (軟体動物や環形動物、扁形動物などを含む動物群, らせん卵割動物とも呼ばれる) は、初期卵割期に動物-植物軸に沿って決まった位置に決まった発生運命を持つ割球群を生み出す“らせん卵割型発生”という特徴的な発生パターンを示すことが知られている。発表者は、ゲノム比較によって、冠輪動物特異的な TALE 型及び Paired 型の homeobox 遺伝子群が多数存在していることを見出した。それらの系統特異的遺伝子の多くは、軟体動物クサイロアオガイ及び環系動物ヤッコカンザシにおいて、発生運命の分配が起きる初期卵割期というタイミングで、動物-植物極軸に沿って入れ子状に発現していることが分かった。更に、クサイロアオガイにおいて系統特異的な遺伝子群を過剰発現/機能阻害すると、遺伝子の発現部位に対応する領域の拡大/縮小を引き起こすことから、SPILE 遺伝子群がらせん卵割型発生に特徴的な発生運命の割り当てに実際に機能していることが明らかになった。以上のことは、新しい発生様式の進化が、これまでの主流の説であった遺伝子の使い方の変更ではなく、新規転写因子の獲得によって駆動される可能性を示す成果である。

Spiralian development is a unique developmental process found in spiralian species, including molluscs, annelids and platyhelminths. Important characteristics of spiralian development include the typical geometry of early cleavage and early segregation of cell fate in blastomeres. However, molecular background for fate segregation mechanism remains to be resolved. Here, we report expansion of TALE-type and Paired-type homeobox genes in spiralian lineage, and its contribution to fate segregation in early development. We found some of these homeobox genes are expressed in staggered domains along the animal-vegetal axis in early cleavage stage of the limpet and the polychaete. Inhibition or overexpression of these genes induced the elimination or expansion of the specific region of the trochophore larvae, corresponding to expression site of each homeobox genes. These results suggest that concerted expression of novel homeobox genes conduct establishing specific property of blastomere along A-V axis in early development. We propose that expansion of novel homeobox genes is essential for the evolution of fate segregation system in spiralian development.

東山 大毅(東京大学)

Contributed Session C14: Evolving a vertebrate head

C14.3 16:40 – 16:55 **Making of mammalian face by drastic shift of facial processes**

顔面原基の劇的なシフトが哺乳類の顔を作った

Hiroki Higashiyama, Hiroki Kurihara
The University of Tokyo, Tokyo, Japan

マウスやニワトリ、カエルを用いた実験発生学的観察の結果、上あごの前端を構成する骨要素は、哺乳類において他の四肢動物とは別の発生原基から生じている可能性が示唆された。同現象は *Dlx1*-CreER^{T2} マウスを用いた間葉の系譜追跡実験からも支持された。祖先的に上あごの先を作っていた間葉は哺乳類では突出した鼻部を構成するようシフトしたらしい。

The vertebrate facial processes are commonly known as the developmental modules. They involve unique anatomical characters such as nerves and skeletons, and their composition make the specie specific facial anatomy, although the experimental evidence is still insufficient. The upper jaw is derived from the two primordia, frontonasal process (FNP) and maxillary process (MXP), and it is generally thought that their boundary has been identified in the position of the premaxilla and maxilla suture. However, the innervation pattern of upper jaw does not follow this suture in all mammals, while the soft tissues also coincide it in other tetrapods. What happens in the mammalian lineage? We conducted the comparative study of the craniofacial morphogenesis in mouse (*Mus musculus*), chicken (*Gallus gallus*) and frog (*Rana japonica*). We are also trying to compare the cleft lip/palate mouse and chicken (i.e. the primordial fusion is inhibited). As the result, we found the premaxilla (the distalmost bone in upper jaw) is derived from FNP in chicken and frog, while the lateral part of the “premaxilla” firstly appears in the MXP in mouse. This result is also supported by the lineage tracing of MXP mesenchyme by using the *Dlx1*-CreERT2 / R26RLacZ/LacZ mice. In summarize, the FNP-MXP boundary should be shifted in mammalian lineage, and the innervation pattern clearly reflects the composition of primordia. Considering the previous studies, the lateral part of mammalian “premaxilla” may be homologous with the “septomaxilla” in the ancestral amniotes and fossil synapsids.

内田 唯(東京大学)

Poster P072 (27th June 18:00–19:45): **Embryonic lethality is not sufficient to explain hourglass-like conservation of vertebrate embryos**

胚致死性では、咽頭胚期の保存性を説明しきれない

Yui Uchida¹, Masahiro Uesaka¹, Takayoshi Yamamoto¹, Hiroyuki Takeda^{1,2}, Naoki Irie^{1,2}
¹ Dept. of Biol. Sci., Grad. Sch. of Sci., Univ. of Tokyo, Tokyo 113-0033, Japan. ² Univ. Biol. Inst., Tokyo 113-0033, Japan

脊椎動物の胚発生では中期(咽頭胚期)が特に保存されていることが明らかになっているが、その有力な説明の1つである「咽頭胚は外部からの攪乱や変異から致死的影响を受けやすいため負の選択が強く進化的変更に少なかった」という仮説を検証した。用いた脊椎動物胚(ゼブラフィッシュ・ツメガエル・ニワトリ)では一過的攪乱や変異導入による致死的影响は咽頭胚よりも発生初期胚に強いという仮説に反した結果を報告し、胚致死性以外の原因により咽頭胚期の保存が生じている可能性を示唆した。

In embryonic evolution, mid embryonic period generally tends to be more conserved than earlier or later periods, as recent transcriptomic studies revealed. While this general law (the developmental hourglass model) has been reported in various phyla, the exact mechanism underlying this conservation remains unclarified. A possible candidate mechanism is highly lethal tendency of the mid-embryonic period (pharyngula period in vertebrates) which leads to negative selection (mid-embryonic lethality hypothesis). However, almost no comprehensive and quantitative studies were performed so far. We tested the mid-embryonic lethality hypothesis by measuring embryonic mortality at various embryonic stages following transient perturbations and genetic mutations. In the first test, we subjected zebrafish, *X. laevis*, and chicken embryos to transient perturbation (heat shock and inhibition of transcription and translation) during three developmental periods (early [blastula and gastrula], pharyngula and late) and measured embryonic lethality. We found that the early periods showed the highest mortality rate in all three species tested. In the second test, we exposed zebrafish and *X. laevis* embryos to 254 nm UV at early stage, and tracked survival rate until hatch period. The highest decrease in survival rate was observed at the early stages particularly around gastrulation in both species. These results do not support the mid-embryonic lethality hypothesis, suggesting that negative selection by embryonic lethality is not sufficient to explain the mid-embryonic conservation in vertebrates. This illuminates the alternative mechanisms contributing to the conservation such as positive selection on early and late periods, and developmental constraints on mid-embryonic stages suggested recently.

Euro Evo Devo 2018 参加記

内田 唯

(東大院・理・動物発生学研究室 博士2年)



Euro Evo Devo 前大会 (@Uppsala) に向かう我が指導教員を羨ましさいっぱいで見送ったのが2年前、今回ようやく自分の論文をひっさげてアイルランドに向かうことができた。次回こそと思ううちになんだか恐れ多い殿堂のごとく見るようになっており、緊張を通り過ぎて直前になっても本当に参加するのか、現実感は極めて希薄だった(希薄すぎてポスター印刷が直前になり大学の印刷機はインク切れ・深夜に印刷所に持ち込む羽目になったのは泣けた)。

20時間近くのフライトでたどり着いた首都ダブリンから電車で牧歌的な景色と牛さん羊さんを通り過ぎ、向かった開催地ゴールウェイ。待ち受けていたのは、緑に溢れた街並みや会場の大学キャンパスと爽やかな色合いの空・そして猛烈な暑さ(ちなみトランジットしたアブダビ in アラブ首長国連邦より暑かった印象)。新しく野心的な研究に燃える進化発生学者たちの熱気だろうか...とか感慨にふける余裕もなくなるような、現地でも異例の熱波に出迎えられた。

自らの興味の方向性から回った発表は、新規性の背後にある発生過程の記述に留まらず新規性の獲得を可能にしたポテンシャルの違いに迫ろうとするもの・現象のモデル化を通して乱雑な中からスマートな法則を抽出しようとするものが中心となった。各発表が属していたシンポジウム・ワークショップのテーマ、つまり興味をむけた生物学的現象の階層やあつかう生物こそ違えども、どの日も興味深い発表があり、「この種ないし系統で新規形質を生んだ遺伝子ないし変異をみつけた」「大規模データを取った」以上の迫りたい概念的問題を抱えた研究が少なくなく存在し、非常に興奮する数日を過ごした。一方、上記のような研究は既に、当たり前とまでは言わずとも尖った視点でもないという焦燥もじんわりと感じた。もちろん、そのような議論が定量的かつ一般化できる形で本格化するのはいずれのことだ。

たどり着きたい概念や謎があって格闘して一旦にでも手が届きそうな者、たどり着きたいものはありつつ研究内容とギャップが露わな者、漫然と従来の研究を踏襲する者。国際学会だろうが国内学会だろうがこのようなクラスター自体は存在しているんだなあと思ったのは確かである。私自身の中の Euro Evo Devo 神聖視はある程度沈静化し、現実的に即して見えるようになったが、やはり3つ目のクラスターは少ないというのは確かだと思うし質の高さは明らかだった。これから自らも飛び込む研究の新しい潮流へのドキメキと、その流れでもまだたどり着けない問題はなにか・自分は手を伸ばすにはどうするかという悩ましさを、この2つの感情の鮮烈さは他の機会ではなかなか得られなかったと思う。

私はポスター発表で参加させてもらったが、発生が進化していく中にも横たわる共通の法則性を見つけたいという思いにみな強く共感してくれたのが嬉しかったし、でも難しいよねなど言われないう空気が心強かった。その場で同世代の頼れるライバルかつ友人を作るという目標は達成できなかったのが悔やまれるが、様々なバックグラウンドの研究者から質問や意見をいただけ議論ができたのはありがたかった。個人的に非常に感慨深かったのが、自分の最初の論文としてまとめた研究における、草分け的先行研究者とほんの短い時間だったが話せたこと。2年ほど前の他の学会でややバトル気味になったことが猛烈に引っかかっていた、EED 参加にあたり戦々恐々としていた悩みの種だったのだが、自分の成長というか、当時の未熟さとかを感じつつ、個人的にはトップクラスに大きな心理的転換であった。

日本からの参加者たちが口頭発表していたことに羨ましさいっぱいになったのが今回、次回の開催までに魅力的な発見に至り次こそ口頭で...と決意を固めた。

第7回欧州進化発生生物学会に参加した感想

香曾我部 隆裕

(理研 BDR 倉谷形態進化研究室 研究員)

欧州進化発生生物学会 (Euro EvoDevo) はその名の通り欧州で隔年で開催される進化発生生物学 (EvoDevo) の国際会議です。その第7回大会が今年の6月26日から4日間、アイルランドのゴールウェイ市にあるアイルランド国立大学ゴールウェイ校で開かれたので、研究発表、情報収集を目的に参加しました。



開会前日、朝6時に起きて下宿から伊丹空港へ向かいました。宿泊先に到着したのはそれから実に26時間後です。愛蘭土は遠いですね。その晩は旅の疲れで泥のように眠りました。翌朝、入国して初めての食事をとりました。おいしい。特に黒いプディングなるものがおいしい。食べた後で調べたらプディングとは血合いのソーセージのことでした。あれは血合いだったのか。まあおいしかったので良しとします。

開会にはまだ時間があつたので、プリペイドSIMや滞在分の飲料水などの必要なものを買いにショッピングモールへ向かいました。数歩歩いて思ったには、何かがおかしい。6月下旬にあるまじき暑さです。日本の夏のような湿気はないものの、その分強烈な、肌が焼けるような日差しでした。不審に思ってテレビのニュースを見ると異常気象とのこと。なんでもあんまり暑くて乾燥したのだから、古代の遺跡が姿を顕して歴史学者がたいそう喜んだんだそうです。まるでテレビゲームの世界だなと思いました。彼の国がおとぎの国であるという噂はどうやら本当のようです。

そんなこんなで大会を迎えました。隔年で第7回ということは初回から数えて12年目です。今年の4月に初回大会を迎えた亜細亜進化学会 (Asia Evo) と比べると、まあ高揚感は少ないのは仕方ないでしょうけど、割合として学生が少ない様に思いました。エボデボの世界も少子高齢化なのでしょうか。

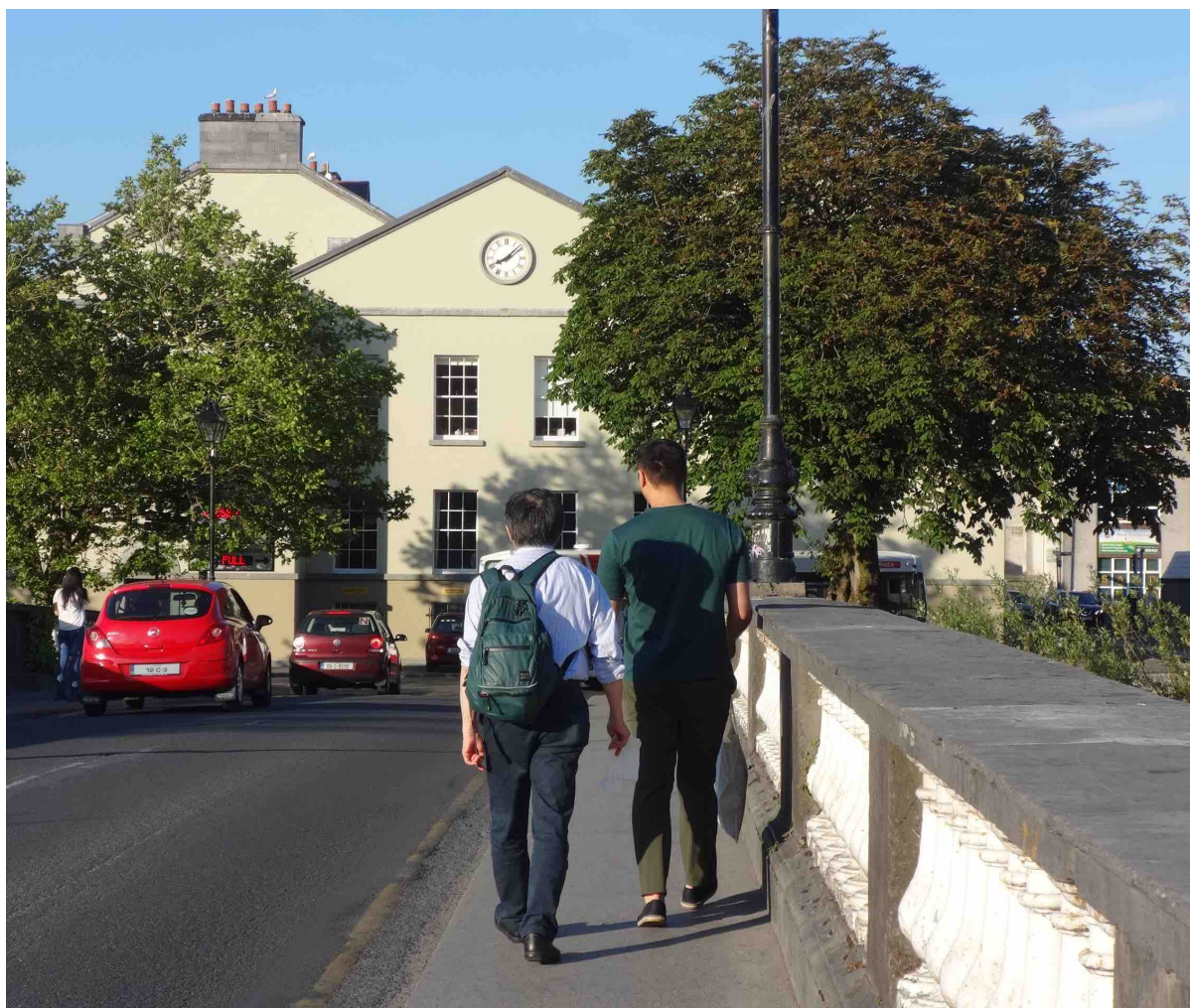
僕自身の発表については、言いたいことを詰め込んだら発表時間を大きく超過してしまいました。自分が新学術の看板に泥を塗ってしまった、と終わった直後は反省しきりでしたが、不思議と評判は上々だったのでほっとしました。きっと僕のまごころが伝わったのでしょう。よかったです。でも次からは事前にもっと練習しようと思いました。

情報収集の方としては、自分が特に関心のあつた形態進化の理論研究に関してあまり進展を感じることはできませんでした。ヘルシンキの Issac Salazar-Ciudad 氏が従来の分化、成長以外に力学的な相互作用をふんだんに盛り込んだ複雑な形態形成モデルを用いて Stuart Newman 氏の DPM 仮説※の検証を試みていたり、モントリオールの Paul François 氏が進化シミュレーションを用いてショウジョウバエの体節形成ネットワークから蚊の体節形成ネットワークの構造を予言していたり、ウィーンの Johannes Jaeger 氏が遺伝子ネットワークの構造自体よりも、それが制御する遺伝子の発現ダイナミクスにより注目するべきとの主張をしていたりと、それぞれ異なった方向性でやっているようでしたが、研究の方法論や結論自体はゼロ年代、あるいは90年代とあまり変わらないように思いました。一般論として、ともすれば個別的枚举的になりがちな諸研究を見通しよく見渡せるようになる新しい視点、それを検証可能なたたき台と共に提供するのが理論家の役目ですし、ロマンでしょう。それからすれば、まだまだだなあと思いました。これは自戒でもあります。

とはいえ世の中のすべてが系統だって理解できる必然性はありません。中には統一できない個性の海もあるでしょう。これは僕が学生の頃に金子さんが言っていたことですが、「未来人は生命の統一理論だなんて夢みたいなと言っていた理論家のことを、ロマンに冒され風車を竜に幻視して突撃したドン・キホーテみたいに言うかもしれません」。そういう見方をするといきおい虚しくなりますが、結局だれにもわからないのだからみんな平等で良いことじゃないかと思っています。幸い登山家などと違って、今の所僕の研究はロマンを追い求めて失敗することはあっても死ぬことはなさそうです。それにこの新学術では浪漫は大いに結構という風潮ですから、僕はドン・キホーテやサンチョ・パンサ、ロシナンテ達(誰とはいいいませんが)とともに凸凹珍道中を征こう、征きたい、と、こうあらためて思った次第です。

はなはだ簡単ではありましたが、以上が僕の感想です。

※ 発生システムの進化によって、遺伝子制御と力学的相互作用との連携の安定化が重要だっただろうとする仮説。詳しくは Newman SA, Bhat R. 2008, Phys Biol など参照のこと。



学会会場へ向かう金子邦彦と香曾我部隆裕

Euro Evo Devo @ Galway, Ireland 参加記

日下部りえ

(理化学研究所 形態進化研究チーム 研究員)



2006 年、第1回の Euro Evo Devo プラハ大会(チェコ)に参加して以来、はや 12 年になる。第2回 2008 年のゲント大会(ドイツ)には参加できたのだが、異動により一度 evodevo 領域を離れた時期もあり、今回は 10 年ぶりの参加となった。この間、ヨーロッパの魅力的な都市で開かれた大会を、4つもミスしてしまったことは非常に残念だが、久しぶりなのにも関わらず、誰彼となく言葉をかけて良いフレンドリーな雰囲気が変わっていないことを大変嬉しく思った。

今も手元には、プラハ大会、ゲント大会の要旨集(まだスマホは普及しておらず、皆がこの分厚い本を持ち歩き、ペンでメモを取っていた)があるが、当時は、特定の遺伝子(群)や細胞、特徴的な形態の発生に焦点を絞った演題がほとんどである。また、一つの演題に隔たった複数の種(動物でも植物でも)が使われることは稀だった。

それと比較して、この度のゴールウェイ大会(アイルランド)では、10 年前には想像もつかなかった規模の RNA シークエンス、エピゲノム解析を駆使した成果はもちろん、wet な実験でも複数の種を使った演題が目についた。これは単なる技術な進歩だけでなく、まさに Euro Evo Devo を筆頭とする。異分野融合色の強い学会が回を重ね、さまざまな生物のスペシャリストが巡り会い、大会後も度々交流することによって促進されたのではないだろうか。特に、ベテラン研究者だけでなく、新しいことに躊躇なくチャレンジする学生や若手同士が、長きに渡る仲間となる場として、この学会は大きな役割を果たしていると思う。

私自身は脊椎動物の筋肉・骨格系や、四肢の進化を扱ったものを中心に講演を聴いて回った。特に印象深かったものの一つは、属の異なるシクリッドを用いて、頭部顔面骨格の進化を、付随する骨格筋の量や付着位置の違いと関連付けた考察である。ここで使われている技術は先端的なマイクロ CT ではあるが、あくまでも目に見える形態を比較しており、また5世代にわたる交雑を経て得られた多数の個体を扱っている。その結果、食性の違いによって筋肉の反応速度や収縮の方向に制約がかかり、骨格形態が変化しているという結論が出されていた。またポスター発表でも、複数の種の組織レベルの画像を並べたプレゼンテーションが目立った。これらのポスターを、あまり人がいない時間帯に一枚一枚見ていくのが大変楽しく、簡単なメモを取っておいて、それから要旨集を確認し、発表者を捕まえて質問する。このやり方が通用するのも、巨大会ではなく、Euro Evo Devo のような中規模の学会の利点であろう。

そして 10 年くらい前に研究室に滞在してヤツメウナギの実験をしていた米国の学生(今はポスドク研究員)に Rie! と声をかけられた。一瞬誰だか分からずキョトンとしてしまったが、予期せぬ再会を喜んだ。彼の研究対象は別の魚類にシフトしていたが、あれから紆余曲折を経ても四肢や中胚葉の進化というキーワードでディスカッションができたのは嬉しいことだった。

ただ一つ、些事ながらも少し残念に思う点は、参加者名簿がなかったことである。プラハ大会では要旨集の巻末に、所属先とメールアドレスを添えた参加者リストがあり、そこには発表の有無に関わらず、すべての参加者が含まれていた。ゲント大会でも、参加者全員のフルネームが載っている。これがあると、初対面で立ち話をしただけの研究者や若い学生についても、後でサーチしたり、共同研究を打診したりすることができる。しかし今回のゴールウェイ大会では、印刷版・PDF と

も巻末に著者索引(参加者でなくても、著者に名を連ねていれば載る)があるが、参加者リストはない。要旨集に載っていないけれど面白い会話ができた相手や、人脈のつながりを、あとから確認するのが難しい。名簿作りの煩雑さや情報管理上の問題点は大きいと思うが、私のように人の名前がなかなか覚えられない人間には、参加者リストは有難い。SNS など、オープンなようで、プライバシーは高く保護されたネットワーク上で人がつながる現在、参加者リストなんて必要ないということだろうか。特にこの学会では、生身の人間同士の会話を軸に、幅広い分野の研究者からヒントを得られるわけで、名簿があればな～という思いはすでに、帰りの飛行機で要旨集(PDF)やメモを見返しながら頭をよぎった。

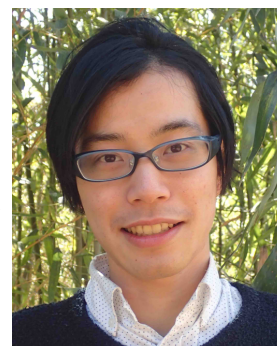
6月末のアイランドは日本よりだいぶ涼しいだろうと予想して、寒さ対策を万全にして行っただが、当地は 34℃前後という記録的な暑さに見舞われており、日照時間も長いため、暑さとの戦いになったのは予想外であった。その分、帰国後の日本の暑さへの適応に苦労しなかったのは良いとしても、世界中で暑さが増していることを肌身で感ずる旅ともなった。



ゴールウェイ市近郊にある海食崖、モハーの断崖と大西洋を望む

Euro Evo Devo に参加して

守野 孔明(筑波大学 生命環境系)



2018 年 6 月 26-29 日、アイルランドのゴールウェイで開催された第 7 回 Euro Evo Devo に参加した。本会に参加するのは 2012 年リスボン (ポルトガル)、14 年ウィーン (オーストリア)、16 年ウプサラ (スウェーデン) に続いて 4 回目になる。私がメインの研究対象にしている spiralian (広義の冠輪動物) の EvoDevo 研究者は比較的ヨーロッパに多く、最先端の話を聞けることもあり、毎回非常に楽しみにしている学会である。

プログラムが発表された時点での驚きは、spiralian Evo-Devo セッションが組まれていたことで、これは参加した限りでは初めてのことである。元々、左右相称動物の進化を考える上で、祖先的な形質を留める informative な動物群であるとされていたが、配列情報取得や機能解析が容易になったことでようやく Evo-Devo の主役を張れるようになってきているということだろう。

実際に参加してもうひとつ感じた潮流としては、1 細胞 RNA-seq の流行である。こちらも独立のセッションが立てられており、ポスターも含めると 10 を超える発表があった。その中でも、既にいわゆる非モデル生物に適用している研究が多かったことには驚いた。研究機関による次世代シーケンスのサポートが手厚いが故に可能なのであろう。一方で、このような細胞タイプに分けることができた、という記載的な研究が多いようにも見えた。もちろんそれだけでも大きな成果であるが、進化発生学の観点からは、この技術を活かしてどう進化的な議論につなげるデータを取れるかがこれからの勝負所となってくる。私自身も本領域の公募研究で 1 細胞 RNA-seq を行う予定なので、実際に 1 細胞 RNA-seq をおこなっているグループと情報交換できたのは大変有益であった。

ポスター発表は、“Evolution of spiralian development: insights from lineage specific homeobox genes” という題で、冠輪動物特異的な homeobox 遺伝子群が、らせん卵割型発生の最も顕著な特徴である動物-植物極軸に沿った発生運命の割り当てに働いていることを示し、系統特異的な転写因子群が新規発生パターンの進化に寄与する可能性について議論した。ポスターのコアタイムは懇親会前の 2 時間ほどであったが、近しい分野の研究者だけでなく様々なバックグラウンドの方々が聞きに来てくれ、ほぼ終わりの時間まで途切れることなく喋り続けることになった。系統特異的な転写因子の進化的な役割という点に興味を持って聞きに来た人が多かったようだ。

次回の EuroEvoDevo は 2 年後にイタリアのナポリ臨海実験所で開かれる。海産無脊椎動物研究者なら誰もが知っているであろう、歴史の深い場所である。日本発の海産無脊椎動物研究で存在感を示す研究発表ができるよう、2 年後に向けて準備を進めていきたい。

映画のもたらす幻想世界

倉谷 滋

先日、アイルランドからへとへとになって帰ってきた。歳取るにつれて時差ボケが辛くなる。今朝も、必死の思いで、文字通り這うようにして出勤してきた。仕方のないことだと思いつつも、ここまで体力を消耗するようになるとじっさい、「海外出張をする度に寿命を縮めているのではないかと、日頃の不摂生を棚に上げて愚痴りたくもなる。それを口実に、「もう、欧米へなど金輪際行くものか。連中の科学ポリティクスは大嫌いだ」みたいな、単なる子供じみた好き嫌いなのか哲学なのかさっぱり分からんことを言ってみたりもするのだが、レクチャー依頼を受けたりすると、尻尾振ってホイホイ引き受けたりするのだから、我ながら現金なものだと認めざるを得ない。情けない。

かくして、帰りのフライト中、眠れないのを良いことにいくつか映画を観ていた。だいたい前に見たきり内容をすっかり忘れてしまっていた『レイダース：失われたアーク（1981年、アメリカ）』をもう一度観ることにした。が、いいところで邪魔が入り（機体が着陸態勢に入ったのだ）、結局それっきりとなってしまった。あまりに悔しいもので、自宅に帰ってからブルー・レイ四巻セットを買ったら、これが中々お買い得。『失われたアーク』だけでなく、『魔宮の伝説（1984年、アメリカ）』まで見始めてしまったという次第。で、あらためて気が付いたのだが、『魔宮の伝説』は、ひょっとするととんでもないぐらいに面白い映画なのである。まずもって、オープニングが信じられないぐらいに素晴らしい（べつに、信じなくてもいい）。このオープニングだけだったら、100点あげても良い作品だ。

時は1935年、ところは上海共同租界（だと思ふ）。「オビ＝ワン」という変な名前（！）の高級ナイトクラブで、苦古学者インディ（演：ハリソン・フォード）が中国人ギャング、ラオ・チエ（演：ロイ・チャオ）一味と、清の初代皇帝、ヌルハチの遺骨の取引をするところから物語は始まる。で、このクラブの出し物（レビュー）で専属歌手のウィリー（ケイト・キャプショー）によって歌われる「Anything Goes」が、映

画のオープニング・テーマとなる。

この曲は、ジャズのスタンダード・ナンバーで、実際、この話が設定されている1930年代（『レイダース』は1936年、『魔宮の伝説』は1935年の設定）には流行っていたというが、そのアレンジは、紛れもない40年代半ばのハリウッド仕立てになっている。そう、早い話が、この映画のオープニングは、ハリウッド・ミュージカルの「パロディ」なのだ（比較対象として、『雨に唄えば（1952年、アメリカ）』や、『錨を上げて（1945年、アメリカ）』をオススメする。そのレビュー性の高さからすると、『100万ドルの人魚（1953年、アメリカ）』もいいかも知れない）。

映画全体としては、『魔宮の伝説』はあくまでドラマとしての体裁を持つ冒険活劇で、けっしてミュージカルなどではないのだから、このオープニングはまさに、取って付けたような「パロディ」と呼ぶしかないのである。それでいて、この部分は正真正銘、本編の一部なのだから驚く。しかも、それは本物の凡百ミュージカル映画よりはるかに良く出来ている。とにかく、できすぎているのだ。キャプショーの背後にデカデカと現れる、キッチンで赤いタイトルを見よ。これ、合成特撮である。一体冗談のつもりなのか。これまで誰がこんな過激な視覚効果を使っただろうか誰もいない。まさに空前絶後の試みである。それでいて、何だか懐かしい思いにとらわれなかったか。だとすれば、まさにそれこそが「狙い」だったのだ。

舞台は、典型的なフィルム・ノワールのそれを模している。「30年代の上海」という設定は、まさにそのためにあるとっていい。なんといっても、ラオ・チエを演ずるロイ・チャオが素晴らしい。ドスの効いた、それでいて上辺だけは上品に振る舞える、ある種「恐ろしい気品」ともいべきオーラを纏った俳優である。日本の俳優で言ったら若山富三郎か、あるいは、白人相手にタイマン張れる迫力で比べるなら、『ダイ・ハード』で、ナカトミ・コーポレーションの副会長を演じたジェームズ・シゲタぐらいのものであろう（60年代『スター・トレック』のミスター加藤を演じたジョージ・タケイをここに加えても良い。いずれもバタ臭いア

ジア人である)。むろん、実際の 30 年代租界には、こんな洒落た東洋人もギャングもいなかったであろう。『魔宮の伝説』に登場するこの中国人は、極度に理想化された想像上のキャラクターに過ぎず、インディと粋な会話ができるような本物の中国人を探そうと思ったら、サンフランシスコにでも行かねばならなかったであろう（おそらく今でもそうだろう。それに関してはジョン・カーペンター監督の 1986 年の作品『ゴーストハンターズ (Big Trouble in Little China)』を参照のこと）。同じことは、インディの助手を務める少年、ショーティ（演：キー・ホイ・クワン）についても言える（彼はこの映画出演の後、ハリウッドの人気子役になった）。つまるところ、このような舞台設定とドラマの展開は、戦後のアメリカ人が勝手に想像しがちな「定型」なのである。そして、その「理想化され、純化された、架空の上海」を、あろうことか 80 年代に映画化したのが、この『魔宮の伝説』だったのだ。

フィルム・ノワールにハリウッド・ミュージカルだって？ この取って付けたようなキメラ手法は、あらためてよく考えてみると、あるようで他にない。みな、この映画のオープニングを見て、何か古き良き映画全盛時代に戻ってきたような印象を持つてしまうのだが、実際に 40 年代にそんな映画が撮られたことは一度もない。誰もが、『カサブランカ』や、『第三の男』や、『上海特急』や、『マタ・ハリ』や、『間諜 X 27』や、『マルタの鷹』なんかの一部分を思い出し、その中の似たところを継ぎ接ぎし、理想化され、ステレオタイプ化された物語の存在を錯覚している。『魔宮の伝説』の冒頭部分もまた、そのようにして錯覚された幻想のドラマを具体化した「キメラ」にほかならない。

例えば、映画のオープニングタイトルとテーマが流れる部分は、異国情緒豊かなミュージカルで、それ自体はオペラの『蝶々夫人』から始まるコロニアリズム文化の流れに連なる。中国を舞台にしたドラマというなら、それこそ腐るほどあるし、『ラスト・エンペラー』もその例に漏れない（じっさい、『ラスト・エンペラー』と『魔宮の伝説』に共通して出演している中国人俳優は多い）。ところが、インディとチャオ一味の取引が破綻し、クラブの中で銃撃戦が始まると、「Anything Goes」の伴奏がアップテンポになり、それを BGM に激しいアクションが小気味良いリズムで展開する。このノリは、40

年代ミュージカルにおきまりのドタバタアクションコメディで、まるで、ジーン・ケリーのミュージカル映画『踊る海賊 (1948 年、アメリカ)』（なんちゅうタイトルや）のアクションシーンを見るようだ。たいていこのような場面を「クライマックス」と呼ぶおきまりになっている。で、主人公たちは、頓知とトリックでそこを切り抜けるわけだが、このリズム感溢れる展開もまた、アメリカ映画ならではの、定型とも言える手法なのである。同時に、いつのまにか、フィルム・ノワール性が消えてしまっているのである（気が付いた？）。

40 年代に黄金期を迎えた、エンターテインメント指向のハリウッド映画は、60 年代から 70 年代にかけてのいわゆる「アメリカン・ニューシネマ」によってとどめを刺されるが、さらにそこから 10 年以上を経て、『スター・ウォーズ』と『ジョーズ』が映画史を再び塗り変えることになった（『スター・ウォーズ』第 1 作の『New Hope』が、アメリカン・ニューシネマの伝統を一部引きずっていることは、ここで確認しても良いかも知れない）。その立役者となったジョージ・ルーカスとスティーヴン・スピルバーグが、「最近、血湧き肉躍るような冒険活劇がなくなったよね。また、作ってみたいよね」といって共同製作したのが、『インディ・ジョーンズ』シリーズの第 1 作、『失われたアーク』だった。

これは確かに当たった。当たったが、それはおそらく、当時にして珍しく、また「懐かしい映画だ」と思われたからこそ当たったのではなかったか。そう思って今見直してみると、少し妙なことに気が付くのである。撮影技法や物語の展開（とりわけ、オープニングの掴み）は、後の映画、例えば『ジュラシック・パーク』と極めて良く似ており、スピルバーグのカメラ演出が当時からしてすでにほぼ完成していたことがよく分かる。そして、紛れもなく 80 年代に作られた、解像度の高いカラー作品を見ているのだが、その一方で何かが足りないのである。つまり、リズム感が欠けているのだ。BGM が致命的に不足だったのだ。

よく考えてみると、『失われたアーク』のお手本となるべき映画など、当時はほとんどなかった。強いて探すとなれば、戦前の『ターザン』や、60 年代の『007 シリーズ』がそれか……。しかしいずれにせよ、80 年代の新しい冒険活劇に相応しい方法論など、当時は

存在しなかった。結果、音楽に関しては中途半端な出来になってしまったのが『レイダース』ではなかったかというのが、私の邪推である。同じような映画の典型として例えば、1999年に公開された『ハムナプトラ・失われた砂漠の都』と比べてみると良い。カット割りやBGMの使い方が、どれほど洗練され、確立したかがよく分かる。とはいえ、こういった娯楽性の高い冒険劇（ピーター・ジャクソンによる『キングコング』のリメイクだってそうだ）をいま十分に楽しめるようになったのも、ひとえに『レイダース』の悩みあったのことだったのである。

その、『レイダース』に欠けていたものを一気に取り戻そうとすべくフィルム・ノワールとミュージカルの手法を取り入れ、全体として失敗したのが、つまりは『魔宮の伝説』だったと思うのだがどうだろう。この映画は全体としてちぐはぐで、娯楽と呼ぶには残酷に過ぎる描写が多く（聞くとところによると、「PG-13」のレイティングは、この映画を売り出すために新たに設定されたという）、いったい何を目指して作られたのかが分からない。オープニングの掴みと本編の後半がまったく呼応していない。どうしようもない駄作映画と言われて仕方がなく、スピルバーグ本人も大失敗だったと認めている。しかし、娯楽大作の実験としては、これほど意義深い映画もあまりない。ここで表現された架空の物語世界を、おそらく多くの観客は（当惑しつつも）愉しんだであろうし、映画表現の可能性や、共同幻想としての映画機能の可能性をいくつも提示することに成功しているからだ。

実際には存在しなかった上海。誰も経験しなかった夢の冒険劇。それを、この映画がリアルに描けたと言うことは、「幻の上海」に託した現代人の頭の中に、ある定型を伴った「夢」が、あらかじめ漠然と共有されていたからに

他ならない。「そうそう、こんな感じの映画が観たかったんだよ」と我々がいうときの「こんな感じ」とは、真実でもなければ歴史の中にもなく、じっさい観客の頭の中で徐々に醸成されたものでしかないのだ。決して、過去の映画を引き合いにして言っているのではないのである。

最近、これと同じような現象に遭遇したことがある。ジョージ・ミラー監督の最新作『マッド・マックス：怒りのデスロード（2015年、ワーナー）』がそれだ。記念すべき1981年の同監督による同シリーズの2作目、『マッド・マックス2』以来、荒廃した近未来の人類社会について、多くの人々の間に共同幻想が形作られ、それはさまざまな亜流文化を創り出してきた。日本の人気漫画、『北斗の拳』もそのひとつであり、そう言った多くの作品が、さらに近未来社会のイメージを純化させていった。しかし、誰もその完成形を提示することは出来なかったし、その原典も存在した試しはなかった。むしろ、観客の頭の中に漠然と、「理想化された近未来ディストピア」の姿が形成されていただけなのである。

それを、まさに理想的な形で視覚化、現出させたのが、上記の映画だったわけである。荒廃した砂漠を疾走する、まるで凶悪な城塞のような漆黒の巨大トラック。そこには大型スピーカーシステムと6つのバスドラムが設置されているばかりか、ワイヤーで吊されたメタルギタリストがエレキギターをうならせ、そのネックの先からは、オーヴァードライブのかかったチョーキングとともに勢いよく火花が噴出する。そのシーンを見たとき私は、映画館はこのシーンを見せるためにこそ存在する、と思ったほどだ。銀幕は、観客がすでに持っている夢を、具体的な形として現出させるために発明されたのであると……。

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 2 No. 4

発 行 : 2018 年 8 月 8 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/>