



Evolutionary Theory for

CONSTRAINED & DIRECTIONAL DIVERSITIES

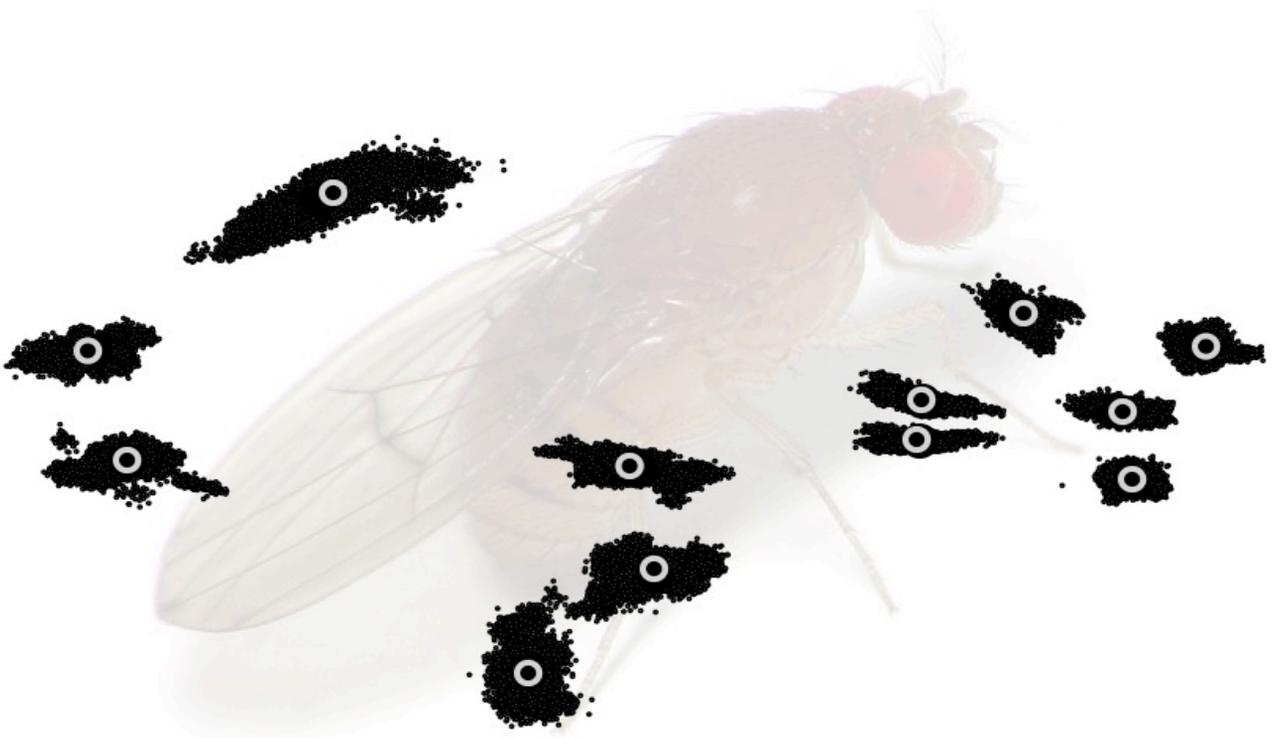
Grant-in-Aid for Scientific Research on Innovative Areas

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 3 No. 10 (2019)

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～



ワークショップ「表現型の進化可能性」開催報告

表紙: ショウジョウバエ科111種の翅脈ランドマークデータとショウジョウバエの写真を重ねたもの。
半自動化された計測技術により計測された30,000個体を超えるデータに基づくもので、111種のデータを含むにも関わらず相同な支脈の分岐点が明瞭にわかった。
(提供: ルンド大学 坪井助仁)

目次

ワークショップ「表現型の進化可能性」開催報告	入江 直樹	1
講演要旨		
Potential double-edged sword effect of gene re-usage toward evolutionary diversification <遺伝子の使い回しは進化的多様化にとって諸刃の剣か>	入江 直樹	2
Toward prediction and control of microbial evolution: Analysis of phenotypic constraints in laboratory evolution <微生物進化の予測と制御へ向けて:進化実験を用いた進化的拘束の解析>	古澤 力	3
Integration and Canalization and the Developmental Determinants of Evolvability	Benedikt Hallgrímsson	4
Can evolvability predict macroevolution? Insights from phenomic data of wing morphology in Drosophilidae <進化可能性は大進化を予測できるか? ショウジョウバエ科翅脈形態のフェノミックデータによる知見>	坪井 助仁	5
連載エッセイ(20) 「底なし沼」大好き	倉谷 滋	6

ワークショップ「表現型の進化可能性」開催報告

日本分子生物学会年会は、例年8000～1万人の様々な生物系分野の参加者が集まる国内最大級の生物系学術集会で、2019年度大会は福岡国際会議場・マリンメッセ福岡にて開催されました。計画班の入江直樹、古澤力2名がオーガナイザーとなり、本新学術領域との共催ワークショップを開催したのでここに報告します。

分子生物学会は異分野の研究者が集う学術集会ですが、私にとっては領域会議でなされるような(進化学分野での)深くつっこんだ議論をする場というよりも、より広い観点から議論することが多い場です。普遍的な問題や謎に取り組む大きなインパクトのある研究なら、異分野の研究者にも面白さを伝えてなんぼの世界。この意味で分子生物学会での企画は重要な意味があると考え、今回のワークショップを提案しました。本企画の目的は2つ。1つは、本新学術領域でも盛んに議論・研究されている拘束や進化の方向性を含む進化可能性について、第一線で活躍する海外の研究者を招いて議論すること。もう1つは、過去の事象を理解することが中心だった進化学が、予測性を伴った理論体系、学問体系に大きく発展しはじめていることを広く伝え、本新学術領域の活動を参加者に広く情報発信することです。本企画では、先天異常を含む表現型のバリエーション研究から進化可能性について研究を進めている、カルガリー大学(Canada)の **Benedikt Hallgrímsson** 博士と、Oslo 大学が主導で進めている“Evolvability Project”にも参画されている坪井助仁博士をお招きして、活発な議論、意見交換を行いました。

ワークショップ概要・企画趣意

日本分子生物学会ワークショップ Phenotypic Evolvability 表現型の進化可能性

【英語での開催】

オーガナイザー:入江 直樹(東京大学)、古澤 力(東京大学/理化学研究所)

2019年12月4日(水) 09:00 ~ 11:30 第13会場 (福岡国際会議場 2階 202)

共催:新学術領域研究「進化の制約と方向性」

生物は今後どのような進化を遂げるのだろうか。これまでの生物学は、過去の事象を正確に把握しようとする歴史学としての側面が主でこうした問いに答えることは難しかった。現在でも大きく状況は変わらないものの、近年の情報解析、理論解析や構成生物学的アプローチなどから表現型の進化可能性の定量化・理論化が大きな話題となりつつある。本ワークショップでは当該問題に理論、大規模情報解析、実験進化、定量生物学の分野から取り組む演者を中心に最新の知見を踏まえ議論したい。

オーガナイザー 入江 直樹(東京大学)

2AW-13-1

Potential double-edged sword effect of gene re-usage toward evolutionary diversification

〈遺伝子の使い回しは進化的多様化にとって諸刃の剣か〉

○入江 直樹¹、内田 唯¹、上坂 将弘²、倉谷 滋²、Jr-Kai Yu⁴、Guojie Zhang³、日下部 岳広⁵、Khaltovich Philipp⁶

(¹ 東大・院理・生物科学、² 理研、³ コペンハーゲン大学、⁴ 中央研究院、⁵ 甲南大・理工・生物、⁶ スコルコヴォ研究所)

Keywords: Evolvability、EvoDevo、Embryogenesis、Bioinformatics

Why do variety of vertebrates retain the same "bodyplan (basic anatomical feature) for more than 600 million years of evolution? Recent studies indicated that this is due to conservative mid-developmental phase (or phylotypic period), however, no consensus has been made toward their evolutionary mechanism. By using several vertebrate embryos, we found that mid-embryonic, organogenesis phase is enriched with genes recruited in other developmental processes, suggesting that "pleiotropic constraint" may have limited diversification of bodyplan. Since gene recruitment is known to be involved in variety of evolutionary novelty, our findings suggest that gene recruitment could be a double edged-sword toward diversification. We will also discuss over recent findings that these conservative developmental stages have less fluctuations during development, and it's potential link toward evolvability.



2AW-13-2

Toward prediction and control of microbial evolution: Analysis of phenotypic constraints in laboratory evolution

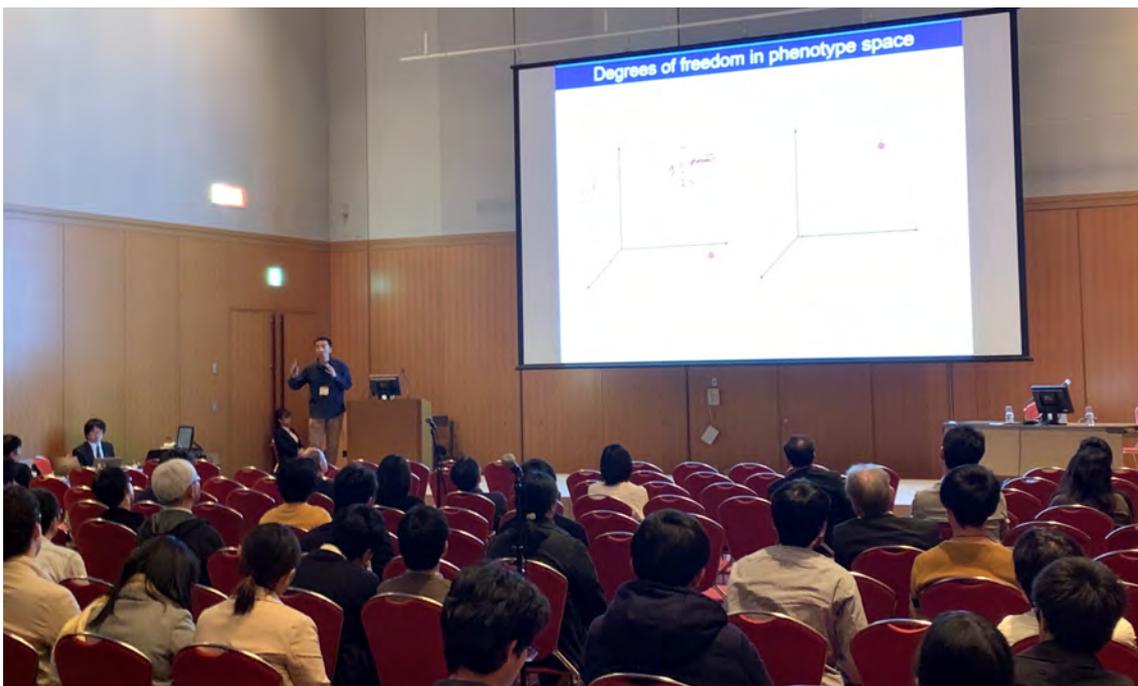
〈微生物進化の予測と制御へ向けて: 進化実験を用いた進化的拘束の解析〉

○古澤 力^{1,2}

(¹ 理研・BDR、² 東大・院理・生物普遍性)

Keywords: experimental evolution, Escherichia coli, resequencing, transcriptome, automation

Biological systems change their state to evolve and adapt to changes in environmental conditions. Despite the recognized importance of characterizing the biological capacity to adapt and evolve, studies on biological evolvability and plasticity have remained at a qualitative level. To unveil how the course of evolution is constrained in high-dimensional phenotype and genotype spaces, we performed laboratory evolution under various (more than 100) stress environments using an automated culture system we developed. Then, we quantified the changes in gene expression profile, resistance profile to various stresses, and genomic sequence. The results of these comprehensive analyses demonstrated that the phenotypic and genotypic changes were constrained on a relatively small number of possible patterns even under diverse selection pressures. Based on these results, we will discuss the nature of phenotypic plasticity and constraint in bacterial evolution, and strategies to predict and control the evolutionary dynamics.



2AW-13-3

Integration and Canalization and the Developmental Determinants of Evolvability

○Benedikt Hallgrímsson^{1,2}

(¹University of Calgary, ²Alberta Children's Hospital Research Institute)

Keywords: evolutionary developmental biology, integration, canalization, mouse, craniofacial

The relationship between development and evolution hinges on how phenotypic variation is structured by developmental processes. This occurs primarily in two ways. In the first, processes can influence multiple traits, producing phenotypic covariation. The tendency for such patterns of covariation to arise is known as integration. In the second, the magnitude of phenotypic variation can be modulated by developmental mechanisms. These phenomena, integration and canalization are the central developmental determinants of evolvability. Understanding the mechanistic basis for these phenomena requires new ways of combining phenomics and imaging with mechanistic developmental biology. We review recent progress in this area, focusing on the more general implications for the developmental determinants of evolvability.



2AW-13-4

Can evolvability predict macroevolution? Insights from phenomic data of wing morphology in *Drosophilidae*

〈進化可能性は大進化を予測できるか？ ショウジョウバエ科翅脈形態のフェノミックデータによる知見〉

○坪井 助仁¹、Geir Bolstad²、Christophe Pelabon³、David Houle⁴、Thomas F. Hansen⁵

(¹ルンド大・生物学科、²ノルウェー国立自然研究所、³ノルウェー科学技術大学・生物学科、⁴フロリダ州立大・生物学科、⁵オスロ大・生物学科)

One of the major remaining challenges in evolutionary biology is to understand whether and how short-term evolution at the population level (microevolution) predicts long-term evolution at the across-species level (macroevolution). To address this long-standing issue, we collected accurate phenotypic data of wing morphology for 37668 individuals across 111 species of *Drosophilidae* using an automated phenotyping tool. We quantified phenotypic evolvability according to Hansen and Houle (2008, *J. Evol. Biol.* 21:1201-1219) and tested whether and how evolvability can predict macroevolution. In my talk, I will present results from a new statistical method that relates evolvability with the rate of phenotypic evolution across phylogeny, and discuss how the concept of phenotypic evolvability could help us linking micro- and macroevolution.



「底なし沼」大好き

倉谷 滋

おそらく、あの雰囲気からすると東映系のドラマであったと思えてならないのだが、昔から私の臉に焼き付いて離れない、ある印象深い映像がある。それは、薄暗い洞窟の中にある、白い濁り湯を満たした「池」。その池の中央には岩が突き出し、その上に宝物らしきものが置いてある。その宝物を盗ろうと、今しも一人の女忍者が池の中に足を踏み入れ、宝物目指して歩みはじめる。が、岩に近づくとつれ、彼女の体は徐々に確実に沈んでゆく。少しずつ、少しずつ……。溺れまいと彼女はもがく。それでも欲に眩んだ彼女の目は宝物に吸い寄せられ、迫りくる破滅に気が付かない。彼女の体は今やほとんど沈み込み、やっとな己が運命に気付いた彼女の顔が恐怖に引きつるが最早時すでに遅く、胸が、頭が、手が、乳白色の液体の中に引き込まれてゆく。長い黒髪が乳白色の水面にわだかまる。彼女は、もう二度と再び浮かび上がってはこなかった。かくして、哀れ強欲女忍者、一卷の終わりとござあいイ……（なにしろだいぶ昔のことであるから、多少私の脚色に加わっているかも知れない。が、大体こんな感じであったと思う）。

恐ろしいと同時に耽美で幻想的なこの映像は、実は私が子供の頃（1960年代初期）に白黒テレビで観た何かの時代劇（おそらく子供向け）の1シーンであったらしい。が、今に至るまでそれが何という番組だったのか全く分からない（誰かご存じの方がおられたら、是非教えて下さい。DVD買うから）。それは映画だったかも知れず、ドラマの再放送だったかも知れない。当時は、『月光仮面』とか、『七色仮面』とか、いろいろ古い番組の再放送をやっていたのだ。別のエピソードでは、巨大な「フカ」が出てくるシーンもあったと思う（あるいは、それは別の番組だったかも知れない）。おそらくハリボテだったのだろうが、幼い私にはそれはそれは怖そうなフカに見えたものだ。とにかくそれ以来、一人の女を襲った残酷で強烈な運命が忘れられず、嵩じて乱歩の『黒蜥蜴』を偏愛するようになったのだがしかし、同時にそれは私にとって最初の「底なし沼」体験でもあった。

かくして、私には「底なし沼オブセッション」という嗜好が強烈にできてしまい、冒険譚におけるジャングルのシーンには、とにかく「底なし沼」が欠かせない。「底なし沼」のないジャングルなど、ジャングルとして失格なのである。「底なし沼」が出てくると、もおそれだけで興奮するのである。怖がりながらも、嬉しくてたまらるのである。

例えば、私の最も好きなシーンとして、『大怪獣決闘・ガメラ対バルゴン』（1966年、大映）のなかで、探検隊が人跡未踏のジャングルに行く途中、一番悪そうなオヤジが底なし沼にはまり、危うく命を落としかけるという場面がある。この出来事によって、そこが本来人間などの来るべきではない、かなりヤバい場所だという雰囲気が、最高に醸し出されるのである。いわば「底なし沼」が危険を象徴しているのだ。言い換えるなら、「底なし沼」はそこが秘境であることの証明書なのである。

いまあらためて観ると、その沼も大して怖そうでもなく、ひよっとすると俳優達も内心喜んで演技していたように見えて仕方ない。が、そこに嵌まり込んだオッサンの俳優が、（おそらく風呂桶の中でしゃがみながら）必死の形相で演技し、加えて当時の大映の映画に良くあった仰々しいBGMが場を盛り上げていたもので、原体験でそれを映画館で見ていた私は目一杯没入し、「おおー、すげーすげーっ！」とかなり興奮したのを覚えている。「これは大変なことになりそうぞ」と。そして、この底なし沼をやり過ごすことによって、探検隊はやっと目的の洞窟に辿り着き、巨大なオパール（じつは怪獣の卵）を発見するのだが、そこで別の一人がサソリに噛まれて命を落とす。このサソリというのもまた、危険な熱帯のジャングルに付きもののアイテムなのだが、私にとって「底なし沼」ほどのインパクトはない。とにかく、「底なし沼」が最高に怖くて良いのである。あの「底なし沼」がなかったら、『ガメラ対バルゴン』の魅力はおそらく半減していたに違いない。

もうひとつの有名な「底なし沼」は、やはり何と言っても、『ウルトラQ』の1エピソード『クモ男爵』に登場したものだだろう。人里離れた山間に、巨大なタランチュラの棲む「洋館」(いいねえー)があり、それがまた「底なし沼」に囲まれているという設定で、いつものようにドジな一平君がそこに嵌まり込む。この沼も乳白色に濁っていて(白黒テレビだから、そう見えるのは当然と言えば当然なのだが)、溺れた一平君が、水中から懐中電灯を照らし、自分の居場所を仲間に教える場面が素晴らしくスリリングであった。懐中電灯のお陰で彼は九死に一生を得たのである。このシーンがなかったら、やはり「クモ男爵」の恐怖感も半減していただろう(あくまで「私にとって」という意味だが)。余談になるが、「洋館」というのはそれだけでもゴシック・サスペンスの象徴のような存在で、私の住む町には異人館が多いのだが、どれか一軒ぐらい謎の怪事件が起こったり、マント姿の怪人が隠れていたり、巨大なタランチュラが棲み着いていたり、青い血を流す人形だか人間だか分からない代物がオルゴール聞きながら昼寝していたらいいのに……と思うこと限りない。が、実はどれもこれも入館料取る観光物件にしか過ぎない。

そういえば、最近の映画にはあまり「底なし沼」が出てこない。こんな良いものをどうして使ってくれないのだろうか。おそらくそれは、他に色々怖いものが発明されすぎたからだろう。昔は大したトリックも使えないから「底なし沼」ぐらいがちょうど良かったのかも知れない。が、それでも私は「底なし沼」が大好きなのである。とにかく、秘境には何はなくても「底なし沼」。「底なし沼」がないようなジャングルは、私にとって「ジャングル」と呼ぶ価値などない。それもこれも、事の起こりはといえば、どうやら冒頭に示した女忍者の末路がいまだに効いているらしい。なんというかこう、催眠術にかかったような、憑かれたような女の顔と、その彼女に襲いかかる運命、そして、あたかも意思を持つかのような物言わぬ沼が、無言の魔物というか、文字通り底知れぬ不気味さとも言おうか、その取り合わせが何とも不気味で素晴らしかったのだ。つまり、そういう「えもいわれぬ恐怖感」が、私の幼児体験となっているのである。

「底なし沼」と言っても、下卑たフロイト的心理分析をやられても困る。それはまた、胎内

回帰願望というのとも違うのではないか。むしろこれは好みの問題で、日本映画に「底なし沼」が頻出する一方、例えばアメリカ映画では、底なし沼の一変形として、砂漠の流砂に呑み込まれるシーンを良く見る。映画『ハムナプトラ』において、双翼機の残骸がパイロットごと呑み込まれるのもそれだし、最近では、『スターウォーズ・フォースの覚醒』の序盤で、墜落したタイ・ファイターが派手に呑まれていた。と、思っていたら『スカイウォーカーの夜明け』でもまだしつこくやっていた。アメリカ人はホントに好きなんだな、流砂。

同じように、アメリカ映画が好きなのは、探検隊が洞窟の中で「大グモ」に襲われるというシークエンスであり、特に50-60年代の映画にこのパターンが多かった。私はクモなどよりサソリの方がずっと怖いと思うのだが、アメリカではクモ(海ではタコ)が定番であるらしい。そこが地球だろうが宇宙(!)だろうが、「洞窟と言えばクモ」と、相場が決まっているようなのである(『月のキャットウーマン』とか、『Queen of Outer Space』とか。日本では洞窟と言えば、ゴメスカナメゴンか、さもなきヤガッパの子供なのだが)。そして、クモやタコというアイテムが、ただの洞窟や海を「底なし沼化」しているらしい。ようするに、「そこに入ったら死ぬ」という仕掛けが、いわゆる「合わせ技」で出来あがっているのである。したがって、恐怖を最も単純、ストレートに、単体で表現しているという点では、「底なし沼」は最強にして天下無敵なのである。冒頭にあげた女忍者の例では、「底なし沼」が洞窟の中にあるわけだから、二重の意味で相当にヤバいのである(「カメラ対バルゴン」では、このヤバさが二分しているわけだ)。かくして、だれも底なし沼には勝てないのである。

思えば、「何が怖いか」というのは重要なポイントで、例えばゴジラは大きくて熱線を吐くから恐いのであり、同様にサソリは鉗と毒針を持っているから恐い。こういった具合に、心理的に、本質的に怖いというのではなく、「明確な理由があるから怖い」というのはちょっと恐怖としては情けない。例えば、鉗と毒針を持っていないサソリなどは、早い話がダンゴムシとあまり変わらないのである。大ダコとかサメが絶対出てこない海とか、大グモが棲んでいない洞窟というの、同じように怖くない。そこいくと「底なし沼」は、もお

「底なし沼」と言っただけで怖い。底が知れないから怖い。それはいわば、ラブクラフト的怖さである。別の言い方をすれば、「沼恐怖症」というのはありだが、「サソリ恐怖症」とか「ゴジラ恐怖症」というのはないのである。

やっぱり良いよなあ、「底なし沼」。先にフロイト的分析などするなと言っておいて、自分からこういうことを言うのも何なのだが、「底なし沼」(とか海とか洞窟)はやっぱり「女性的怪物」と言うべきなのではなからうか。なぜと言って、女忍者が命を落としたときは、まるで沼が「旦那の不倫相手を殺している」ようであったし、「ガメラ対バルゴン」で溺れたオヤジはといえば、「美人局につかまって金巻き上げられたスケベなオッサン」といった風情だったからだ。「底なし沼」の女性的性格はもはや否定しようにも否定できない。一方、勅使河原宏監督の『砂の女』(1964年、東宝)に登場した穴、すなわち砂の「すり鉢」は、決して「底なし沼」の変形としてみるべきではなく、ただの状況として蟻地獄的仕掛けとして用いられているに過ぎない。なぜなら、岡田英次演ずる主人公は、穴そのものと戦うのではなく、穴に落ちた結果として、モロに生身の人間としての一人の女(岸田今日子)と対峙するからだ。むしろ、「すり鉢+岸田今日子=底なし沼」という等式が成立していると見るべきである。ならば、すり鉢はただの「洞窟」であり、岸田今日子はさしずめ「大グモ」ということになる。かくして、私が幼い頃に観たあの「洞窟の中の底なし沼」というのは、「洞窟の中にもうひとつの洞窟があって、さらにその奥の方に岸田今日子が棲んでいて、岡田英次とか旦那の浮気相手を待ち伏せしている」という、それはそれは考えるだに恐ろしい、身の毛もよだつような状況が成立していることになる。そりゃ、幼少の頃にこんなもの見せられた日にゃ、夜も眠れないほど怖くなって当然だ。

後記：最近ようやく観ることができた中川信夫監督による変な怪奇映画、『女吸血鬼』(1959年新東宝)において、理想的ともいえる「底なし沼」が出てきたので嬉しくなりました。どれくらい嬉しいとって、天知茂と三原葉子と池内淳子が出ていて、おまけに和久井勉が出ていて、これ以上「新東宝」らしくするの

は不可能だろうというぐらい新東宝映画しているのだが、それらをすべてぶっ飛ばすぐらいのインパクトが、ラストシーン近くの「底なし沼」だったのだ(私にとっては)。この歳になって、久しぶりにハラハラドキドキさせられた。月の光で正体を現す変な吸血鬼・天知(まるで狼男)の住む長崎県山中の「地下城塞」、その中に問題の底なし沼的仕掛けがあるわけだ。ヒーローがこの城塞に通ずる洞窟に入るなり、いきなりそれがカメラの片隅に映る。「あれっ、ひょっとして底なし沼じゃない？」と、私は見逃さなかったね。感涙モノである。まさに、「洞窟の中の洞窟の中の岸田今日子」という「底なし沼の方程式」がここに成就している。

吸血鬼の手下の海坊主がヒーローに突き飛ばされ、沼に落ちて絶命するし、ヒロインもあわや一寸法師(1955年新東宝映画『一寸法師』に出演した和久井勉演ずる)に落とされそうになるし、挙げ句の果ては吸血鬼本人もここに自ら飛び込んで命を落とす。大活躍じゃないか、「底なし沼」！ 天知の身体が徐々に沈んでゆき、水面から突き出した左手が宙を掴む。おお、いいね、いいね。見ようによってはこの沼、景気よく湯気が出ているし、ひょっとすると吸血鬼一味専用の温泉ではなからうかといった風情なのだが、やはりこれは「底なし沼」とすべきなのである。一旦ハマると決して抜け出せないのである(そんなにイイ湯加減なのか)。吸血鬼であろうと、溺れて死ぬのである。それは決して吸血鬼が情けないからではない。「底なし沼」が凄いのだ。まことに、「底なし沼」の威力は絶大なのである。天知茂の妖しい色気も妖艶な三原葉子ももちろん凄いが、さすがに「底なし沼」には負ける。もう、天知が若い女の生き血を吸うシーンなんかどうでも良いのである。女がキャーキャー逃げ回ってうるさいだけなのである。もっと上品にやって貰いたいのである。ただしこの映画、ホラー映画としてかなり良い場面が少なくともひとつある。三原葉子が呪われた油絵を見て、「ああ、怖い、怖い、ユルシテ……」というところがかなりゾッとするのだ(2回目を見るとさらにゾッとする)。私がこれまで見た彼女の演技のうち出色の出来であった(三原の演技はどれをとっても、歳取ったら取ったで何もかもが素晴らしいが)。加えて、天知茂も本領発揮というところか。明智小五郎なんかよりずっとよく似合っている。

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 3 No. 10

発行：2020年1月22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/>