



Evolutionary Theory for

CONSTRAINED & DIRECTIONAL DIVERSITIES

Grant-in-Aid for Scientific Research on Innovative Areas

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 3 No. 4 (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～



シンポジウム「動物形態のパターン進化：アロモルフォーゼ再考」
開催報告

目次

第 90 回動物学会でのアロモルフィックなシンポジウムについて	倉谷 滋	1
シンポジウム「動物形態のパターン進化: アロモルフォーゼ再考 (Revisiting Aromorphose: Evolution of morphological patterns and origins of higher taxa)」概要		3
シンポジウム講演要旨		
脊椎動物の脳における新規構造の獲得	村上安則	4
脊椎動物の胚発生における反復説の検証	上坂将弘、倉谷滋、 武田洋幸、入江直樹	5
動物生活史におけるボディプランの変更:「個性性」を超えて	三浦徹	6
カブトムシの角形成機構から新規形質の進化を探る	新美輝幸、森田慎一、 大出高弘	7
連載エッセイ(14) 空間のドラマツルギー:進化発生学的試論としての	倉谷 滋	8

第 90 回動物学会でのアロモルフィックなシンポジウムについて



<会場の大阪市立大学杉本キャンパス>

いつまでも厳しい残暑が続きますが、みなさま御達者ですか。今回は先日、大阪市立大学杉本キャンパスにおいて開催されましたシンポジウムについての報告です。

一九世紀より、動物の進化的変化にはいくつかの異なったレベルのものが区別されてきました。そのひとつは「イディオアダプタツィオン」、すなわち個別的進化とも呼ばれることのあるバリエーションの創出、そしてもうひとつが「アロモルフォーゼ」、進化的新規形態です。進化現象において生ずる変化のうち、最も普通だと考えられているのが前者、希に生じて、大きなタクサを作るものになるものが後者、ということになるでしょう。分かりやすく喩えるなら、鳥類を鳥類たらしめているのは「翼の獲得」というアロモルフォーゼだが、それぞれの鳥が互いに異なった翼をもつのはイディオアダプタツィオンによる、とでもいうことができるでしょう。

最近、「進化的新規形質 (Evolutionary Novelties)」という概念がよく用いられますが、これはしばしば祖先的な前駆体が存在しないことを要件とする場合が多いようです。しかし、コ・オプションは新規形質をもたらしながらも、それを作っている発生プログラムが相同物である場合があり、深層的には必ずしも新しいというわけではないことが多くあります。対して、アロモルフォーゼはむしろ比較形態学的な概念で、形態的パターンが大きく質的な変化を経験し、それによって生じた新しい器官構造が、さらなる適応放散や多様化の基盤となっているような場合と理解することができます。しかし、化石系列を見ると再びアロモルフォーゼは連続的なイディオアダプタツィオンの結果とも見ることができ、両者の厳密な区別が本質的に難しいことが分かります。あえて区別するなら、アロモルフォーゼは、一種の発生拘束として、大きなタクサに属する生物の形質を、ある一

定の範囲に押さえている新しい形態形成のルールとも観ることができるかも知れません。このような観点から、本シンポジウムを新学術領域研究「進化制約方向性」の共催として開催した主旨がご理解頂けると思います。

というわけで、倉谷滋と深津武馬がオーガナイザーとして、「動物形態のパターン進化: アロモルフオーゼ再考 (Revisiting Aromorphose: Evolution of morphological patterns and origins of higher taxa)」と銘打った本シンポジウムでは、脊椎動物の進化をテーマとする村上安則、上坂将弘、昆虫の進化をテーマとする三浦 徹、そして新美輝幸(以上敬称略)の合計 4 名の演者に登壇して戴きました。お陰様で多くの聴衆が集まり、大変興味深いシンポジウムであったとの高評を戴きました。以下に記録として、講演要旨を収録いたします。

領域代表 倉谷 滋



シンポジウム S13

動物形態のパターン進化: アロモルフォーゼ再考

(Revisiting Aromorphose: Evolution of morphological patterns and origins of higher taxa)

共催:新学術領域研究「進化制約方向性」

オーガナイザー:

倉谷 滋 Shigeru Kuratani (理研・BDR)

深津武馬 Takema Fukatsu (産総研・生物プロセス)

公益社団法人 日本動物学会 第90回大阪大会

大阪市住吉区杉本 3-3-138 大阪市立大学杉本キャンパス 全学共通教育棟 C 会場 (811)

第2日目: 2019年9月13日 (金) 9:00-11:30

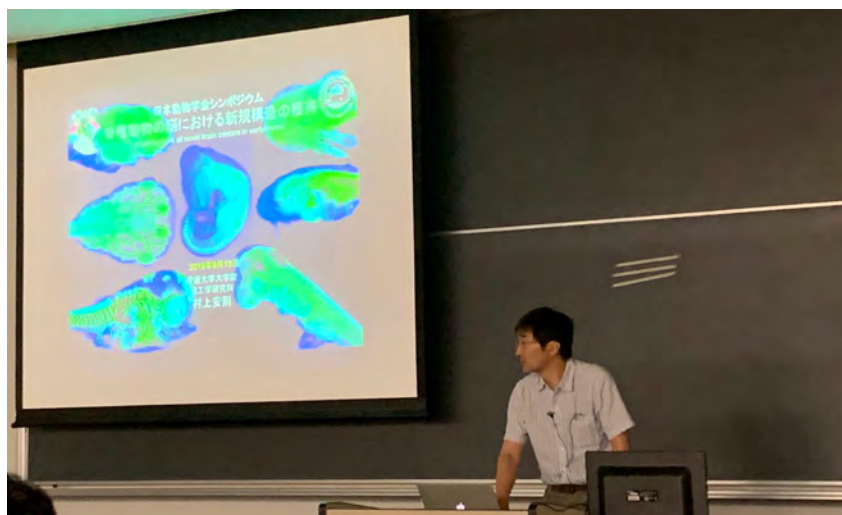
動物の形態やボディプランの不連続的進化、あるいは新規パターンの進化は、生物多様性の中心的要因でありながら、これまで広範に研究されてこなかった。このような問題を考えるうえでは、発生学的レベルの洞察が必要になる。そこで、進化系統学的に鍵となる動物群を扱う研究者を集め、進化系統樹上での形態的相同性や細胞型の相同性や遺伝子発現の挙動を確認し、発生機構の大きな変化の本質に迫るのが本シンポジウムの目的である。



S13 1 脊椎動物の脳における新規構造の獲得 Establishment of novel brain centers in vertebrates 村上安則 Yasunori Murakami (愛媛大・院理工・生物環境科学)

現生の全ての脊椎動物系統では、その成体の脳において、前端の終脳から間脳・中脳・後脳を経て後端の髄脳に至る構造が共通してみられる。この進化的保存性の背景には発生機構の共通性があると考えられる。すなわち、脊椎動物の脳形成に関わる発生機構が進化の初期段階で確立され、それが系統間で高度に保存されてきたために、脊椎動物の脳は何れの種でも共通の脳領域を発生させるに至ったと推察される。事実、これまでに調べられた幾つかの脊椎動物において、その発生期の脳には独特の分節構造や発生中心(オーガナイザー)があり、それらのパターンは系統間で極めてよく似ている。しかし、脊椎動物の運動機能において本質的に重要な役割を担う小脳については、円口類(ヤツメウナギ類・ヌタウナギ類)では極めて貧弱か、あるいは全く認められない。このことは、小脳は円口類と顎口類の系統が分岐した後に顎口類の系統で新規に確立された構造である可能性があるが、それを確かめるためには円口類と顎口類の種で小脳系形成に関わる発生機構を比較研究することが極めて重要である。また、終脳は脊椎動物の姉妹群である頭索類や尾索類にはみられない。したがって、終脳は脊椎動物の共通祖先あるいはそれ以降の早い段階で、脳の基本構築そのものに変化が生じ、全く新規なパターンが創出された可能性が考えられる。ただしそれを明らかにするには、終脳の基本構成ならびにそれを作り出す発生機構が脊椎動物間で共通なのかどうかを明らかにしなければならない。また、脊椎動物の脳は前後軸に沿った領域の並びは共通しているにも関わらず、各領域はそれぞれの系統ごとに独自の形態を示す。例えば、嗅覚の発達した系統では終脳の嗅球が肥大し、視覚の発達した系統では中脳の視蓋が肥大している。さらにはナマズ類など一部の条鰭類では、後脳と髄脳の領域に味覚や電気感覚の情報処理に関わる中枢が膨出する。したがって、脊椎動物の脳進化の過程では、その基本構成を保ったまま、各領域の比率や大きさを変化させることで、異なる行動生態や生理機能に対応できる中枢を出現させることも頻繁に行われてきたようだ。

こうした系統間、系統内での大規模な形態変化の背景には、脳をつくりだす機構、具体的には脳の領域化、ニューロンの増殖・分化、神経回路形成環境の変化が関わっていると考えられる。したがって、脳形成に関わるこれらの機構について、様々な動物群を扱い、その脳発生機構の共通点と相違点を明らかにして、脊椎動物の脳の起源と、その多様化を可能にした仕組みが何であったかをつきとめることが極めて重要である。我々は円口類、軟骨魚類、条鰭類、羊膜類を用いて、発生過程と遺伝子発現パターンの比較を行う事で、脳の起源と多様化に関わる発生機構の変化の本質を探ってきた。その結果、脳の形成に関わる主要な遺伝子とその発現様式は、円口類と他の脊椎動物で極めてよく似ていることが明らかとなった。このことは、終脳や小脳などの領域をつくりだす発生機構は脊椎動物の共通祖先の段階で既に出来上がっていた可能性を示唆している。さらに、ナマズなど特殊な脳形態を持つ種を用いた研究から、系統間にみられる脳の各領域のサイズの変化についても幾つかの遺伝子が関わる可能性が示唆されている。このような神経発生機構の保守性と柔軟性は、脊椎動物の脳が構造的基盤を共有しながらも形態的・機能的多様化を生じることを可能にし、それによって脊椎動物は基本的生理機能を維持しながら四肢や翼などの様々な新規形質を使いこなせるようになり、地球上の様々な環境に適応放散していくことが可能になったと推察される。



S13 2 脊椎動物の胚発生における反復説の検証 Testing the recapitulation in vertebrate embryogenesis

上坂将弘 Masahiro Uesaka¹, 倉谷 滋 Shigeru Kuratani¹, 武田洋幸 Hiroyuki Takeda² 入江直樹 Naoki Irie² (1 理研・形態進化, 2 東大・院理・動物)

動物の形態に見られる驚異的な多様性の背後には発生過程の変更の歴史がある。この発生過程の進化は完全にランダムではなく、何らかのバイアスが存在するようだ。特に脊椎動物の発生過程には、「発生の後期ほど、進化的により新しい特徴が生じてくる」ように見える例が複数知られており、これらは「個体発生は系統発生を繰り返す」とする反復説と整合的にみえる。反復説の真偽は決着していないが、もし正しいならば、新しい進化的変更はより後期の発生段階に反映され、発生の初期ほどより大きい生物分類群の特徴が現れる可能性も考えられる。しかし、これまで発生過程が反復的に進行するかどうかは実験的に検証されたことは殆どなかった。

近年の遺伝子発現プロファイルの比較解析から、個体発生の初期ほど進化的に古い特徴が見られるわけではないことがわかってきた。我々のグループを含む先行研究から、脊椎動物間で最も保存された遺伝子発現は発生中期(咽頭胚期)で見られ、この保存は動物門を超えては検出されないことが示されてきた。この結果は、発生中期がより初期の段階よりも進化的に保存されていることを示唆し、反復説とは一見矛盾する。しかし一方で、発生中期以降に限れば、脊椎動物の出現以降の進化で変更された発生プロセスが順次進行していく傾向が見られるかもしれない。

以上を背景として、我々は、脊椎動物の後期発生過程と進化的変更の間の関係性を調べた。遺伝子発現の多様性は、系統特異的に様々に変化してきた遺伝子制御が関わっているため、特に遺伝子制御領域の進化に着目し、「脊椎動物の発生過程は、進化的に古い遺伝子制御領域から新しい領域へ順次活性化しながら進行する傾向があるか」を検証した。

脊椎動物の代表的な系統群から3生物種(メダカ・ニワトリ・マウス)を使用し、各発生ステージの胚におけるオープンクロマチン領域をゲノムワイドに決定することで、発生過程において活性化される遺伝子制御領域を推定した。併せて、比較ゲノム解析から各オープンクロマチン領域の進化的な古さを推定した。各ゲノム領域の進化的な古さと、その領域がオープンになる発生ステージの情報を統合して、進化と発生との関係性を調べた。その結果、検証した脊椎動物3種すべてにおいて、進化的に古いゲノム領域ほど先に、新しい領域ほど後にクロマチン状態がオープンになる傾向が観察された。これは、遺伝子発現制御のレベルにおいて脊椎動物の胚発生が反復的に進行することを示唆している。一方、この傾向は発生過程全体を通して見られたわけではなく、遺伝子発現レベルで保存された発生中期以降のみで見られた。また、反復傾向に従うオープンクロマチン領域は、特に脊椎動物の誕生以降の進化の過程で獲得されたものであることもわかってきた。本発表では、以上の研究結果と併せて、反復的な傾向が見られた発生段階と遺伝子制御領域の進化的年代について考察し、発生過程に見られる進化の傾向について議論したい。



S13 3 動物生活史におけるボディプランの変更:「個性性」を超えて Alteration of bodyplans in animal life cycles: Beyond“individuality”

三浦 徹 Toru Miura (東大・院理・臨海)

遺伝子型と表現型は1対1の対応のように思われがちだが、ゲノム中には一通りの表現型がコードされているのではなく、状況に応じた様々な表現型が記されていることの方が実は多い。それは、変態を経て幼体と成体の表現型が異なる場合がそうあるし、また、社会性昆虫のカースト多型のように環境条件に応じて発生経路が変更されることで複数の表現型が発現する場合も含まれる。そしてそれらの表現型の変更(≡アロモルフォーゼ)は、その種が持つ生活史と密接に関係している。我々は長きにわたりシロアリのカースト分化、特に兵隊分化について研究をしてきた。環境条件を感受して生理状態、すなわち体内のホルモン濃度の変更されることで、発生プログラムが変更されるという仕組みがその根底には存在している。その個体が置かれた環境条件依存的に、そのカーストに割り当てられたタスク(仕事)に特化した形態となるよう、ボディプランが変更されるのである。兵隊分化の場合には、付属肢の発生調節に関わる因子(dachshund 遺伝子)の発現様式が、幼若ホルモン依存的かつ大顎特異的に発現上昇することにより、大顎のみが誇張した形態となることが示されている(Sugime et al. 2019)。

最近になって、研究の対象を海産動物に拡張して研究を進めているが、生活史におけるボディプランの変更・修飾は、様々な動物門で見ることができる。詳細な生理発生機構は未解明な部分が多いが、シリス(環形動物)、ミノウミウシ(軟体動物)、クラゲムシ(有櫛動物)などにおいても、後胚発生の過程において同様のボディプランの変更・修飾過程を見ることができる。動物は「個性性」が明確であり、個体の中での位置情報が極めて綿密に定められている。その一方で、個性性を逸脱する群体性や社会性などといった現象も特定の系統では見ることができる。本発表では、動物が高度かつ柔軟な体制を持つことができるに至った進化プロセスとそのロジックについて議論を深めたい。



S13 4 カブトムシの角形成機構から新規形質の進化を探る Towards an understanding of the

evolutionary novelty found in the horn formation mechanism of the Japanese rhinoceros beetle

新美輝幸 Teruyuki Niimi^{1,2}, 森田慎一 Shinichi Morita¹, 大出高弘 Takahiro Ohde^{1,3} (1 基生研・進化発生, 2 総研大・生命科学, 3 京大・院農)

特定の分類群で獲得された進化的に新しい形質(進化的新規形質)は、多様な生物の成り立ちを紐解く上での鍵となる。この進化的新規形質の獲得は、既存の構造を単純に改変する場合(e.g. クワガタムシの発達した大顎)とは異なり、発生システムの根本的な変更が必要であると考えられ、進化発生学における課題の一つである。我々は進化的新規形質の獲得に対し、カブトムシ(*Trypoxylus dichotomus*)の角をモデルに様々な方法を駆使してその分子基盤の解明からアプローチしている。これまでに、候補遺伝子アプローチや次世代シーケンサーを用いた比較トランスクリプトーム解析により、多数の角形成にかかわる遺伝子の同定に成功している。本シンポジウムでは、これらの角形成にかかわる遺伝子の解析から明らかになってきたカブトムシの角の形成過程および分子基盤の一端を紹介し、他の甲虫との比較を踏まえ、角の獲得について議論する。



空間のドラマツルギー：進化発生的試論としての

倉谷 滋

2014 年 7 月執筆

子供の頃から夜更かしが好きだった。深夜ラジオに興味を持ったのは中学に入ってからだが、それ以前も土曜の晩となるとベッドの中でこっそり本を読むのがクセになっていた。午前0時、日付が変わる瞬間、夜空を覆う巨大な時計の秒針に合わせ、この地球という星が確かに回っていると感じていたものだ。「カチカチ……」と時計の音しか聞こえない静寂と暗闇、宇宙と連なる透明な空気が、疑似冒険旅行のためのセットアップ。特に気に入っていたのはヴェルヌ (Jules Verne) の『海底二万里 *Vingt mille lieues sous les mers*』や『地底探検 *Voyage au centre de la terre*』のジュヴナイル版。

因みに、『海底二万里』の翻訳を最近読み返したのだが、これがさっぱり面白くなってしまっていることに気がついた(本書のファンがいたなら申し訳ない)。幼い頃は縮約版を結構楽しんだつもりなのだが、大人になって全編を読むのはちょっと辛い。そもそも主人公達は基本的にずっとノーチラス号に囚われの身で、たまに海中を冒険するとしても、水族館や自然番組で海の生物がこれほどまでに紹介しつくされてしまったいま、文章で魚類や甲殻類の名前を羅列されたところで、「ワクワクしろ」という方が土台無理なのである。自然保護や動物愛護などどこ吹く風、この小説の中で乗組員が海牛を捕らえる場面など、思わず「止めてくれ!」と叫びそうになる。互いに脈絡のないハプニングの連続を見ると、ひょっとしたらヴェルヌ本人も、話作りに苦労していたのではないかと思わせる節がある。

おそらく『月世界旅行 *De la Terre à la Lune*』も、いま読むのは辛いだろう。1969 年のアポロ 11 号以降、月は謎の世界ではなくなってしまい、大砲から打ち出される初速だけに頼って月まで飛ぼうなどという荒唐無稽さに付き合うには、現代人はあまりにも物理学と生理学を知りすぎてしまっている。しかし、である。『地底探検』だけは今でも十分に面白い。この間、これを翻案した映画が出来たが、そ

れももっともな話。たぶん、設定の荒唐無稽さが最初から明らかになっているからだろう。

じっさい子供の頃、ほとんど毎週のように「地底探検」を繰り返し読んでいた。たいてい読み通すことは出来ず、主人公達が地底湖で頸長竜に遭遇するあたりで寝てしまうのであったが、調子の良いときは一気に読み切り、(あまり品は宜しくないが) E. R. バロウズ (Edgar Rice Burroughs) の『地底世界ペルシダー *At the Earth's Core*』などを続けて開くこともあった。



ことほどさように地底モノが好きなのだろう、いまでも地下に潜る話を聞くと浮き浮きするし、その感動は今でも、岩波文庫の完全版『地底探検』や、奥泉光によるその翻案『新・地底旅行』など読むと鮮やかによみがえる。ひょっとするとそれは誰にでもある胎内回帰願望(あるいはその逆)か、等と思ったりもする。が、子供の頃ならそれは海中や空中であっても良かったのかもしれない。『地底旅行』に出会ったのは全くの偶然で、友人の母親にプレゼントされたのだ。どうやら私は、冒険物語の進行を空間の中での物理移動に連動させるといふ、あの構成に魅せられていたらしい。

『地底探検』において主人公たちは、日常や平和が設定された「地表」から出発し、地底という「異界」を訪れ、再び地表に戻ることをも

って冒険を終える。移動方向は多少平面的になるが、洞窟を通るプロセスをもってコナン・ドイルの『失われた世界』も同じ仕掛けを持つ。高さの変化が話の展開と軌を一にしているのだ。

同様な筋立ては、枚挙にいとまがない。ジャン・ジュネの『デリカテッセン』、フリッツ・ラングの『メトロポリス』などなど……。主人公の日常生活は^{プレーン}平地に属し、平和な日々の内容はいかにもつまらないが、ひとたび事件が起こるや、建築物の^{ストーリー}階^{ストーリー}がそのまま物語をなし始める。ドラマとは、多層の伽藍を組み立てる、いわば建築作業に等しい。といて、別に地上を水平移動する話が面白くないというのではない。じじつ、多くの戦争映画や西部劇、ある意味それらの構造を踏襲した黒沢映画にはそういうものが多い。むろん、人気のTVドラマ『ゲーム・オブ・スローンズ (Game of Thrones、略称GOT; アメリカ HBO 作製:2011-2019)』もそのひとつだ。これら「平面映画」のドラマツルギーは立体映画とは別のカテゴリーに属し、基本的にそれらは英雄譚(恋愛ものをも含む)か、さもなければ戦記物として分類できる。そして、その舞台となるのは「踏破すべき大地」なのである。

日本文化史研究家のタイモン・スクリーチによれば、日本人にとっての異界は伝統的には一種の「面」(これまた、プレーンである)として認識され、それがこの世をなすところの「面」とは異なった次元、あるいは、単純な距離とは限らない何らかの障壁によって隔てられた場所にあると考えられていた。階層をなす「面」の積み重ねとしての世界観である。「高天原」もそういう意味では、日本のどこかにありそうで、またことによるとこの世ならぬ「天」に存在するのかもしれない。同様に、^{ヤマタノオロチ}八岐大蛇^{スサノヲノミコト}伝説における素戔嗚尊が亡き母を慕って赴く「黄泉の国」も、そこへゆくこと自体がタブーとされていた。そのタブーが面の不連続性を作り出す。

対して、西洋文明においてもっばら認識されたこの世の構造、スクリーチ言うところの「ユニタリー平面」は、地図の完成をもって網羅

され、踏破がその理解であった。確かに戦争は「地図を塗り替える」。人間の心はたえず地図を欲し、そして地図の限界を脱しようと試み、次元を拡大する物語の構築を通じてそれを模索してきた。その営みにおいて、平面に対し垂直に立つベクトルが指向されたとしたなら、その根拠を人間の解剖学的形態に求めているのも面白い。

フランスの哲学者ジョルジュ・バタイユはかつて、「直立することを覚えた人間には、その体軸が示す上方への希求の帰結として、進化において失われた第三の眼、すなわち、『松果体眼球』が再び得られることになる」と説いた。デカルトが魂の在処を求めたことでも知られるこの松果体には、いまでもカナヘビなどにそのほんらいの眼としての構造が残っている。それが視覚器官として機能していた頃、これを動かしていた筋(外眼筋)がいまの上斜筋(m. obliquus superior)となり、対眼のみを視覚に使うようになった折、それが左右に交差しつつ下降したもので、それを支配する滑車神経はいまでも脳幹の背側で交差するのだと、一九世紀にそんな奇抜な説がまことしやかに提唱されたことがある。

それはともかく、一方で、進化生物学者ドローによる有名な法則は、「進化においてひとたび失われた構造は、二度と取り戻すことはできない」と説く。とりわけその器官が系列相同物のひとつではなく、それ独特の発生機構や遺伝子制御ネットワークに依存する場合はなおさらそうである(もっとも、松果体眼の発生機構は対眼のそれとおそらく多くを共有し、再獲得のチャンスは多少残っているかもしれない)。第三の眼が無理ならば、その代替物として、*Homo sapiens*たるヒトは虚構としての「物語」をせつせと組み立て、植物のごとく空に高く成長し、地中に深く根を張る上下運動を実践しているのかもしれない。ならば、物語は我々の「進化する生」の本質とも見なせよう。

余談だが、SFではなくファンタジーとしてみるなら、メリエスによる『月世界旅行』の映像化は確かに素晴らしい。そして、その製作現場を復元した最近の映画、『ヒューゴの不思議な発明(マーティン・スコセッシ監督)』は一見の価値がある。

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 3 No. 4

発 行 : 2019 年 9 月 19 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/>