

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~



The 2nd Asia Evo Symposium: "Phenotypic Evolvability" 開催報告

表紙:The 2nd AsiaEvo Conferenceのポスターイメージ (入江直樹)

目次

The 2 nd AsiaEvo Symposium: "Phenotypic Evolvability" 開催報告	入江 直樹、古澤 力	1
Symposium 4: "Phenotypic evolvability" 概要		3
Possible constraints by developmental robustness	Naoki Irie	4
Toward prediction and control of microbial evolution: Analysis laboratory evolution	of phenotypic constrai Chikara Furusawa	nts in 5
Mean-scaled evolvability: new results and challenges	Christophe Pelabon	6
Interspecific niche competition increases morphological diversi communities	ty in multi-species mic Xiao-Lin Chu	crobial 7
The role of developmental bias in the diversification of bat molars	Alexa Sadier	8
連載エッセイ(37) ヘッケルと反復説 – その3	倉谷 滋	9

The 2nd AsiaEvo Symposium: "Phenotypic Evolvability"

開催報告

入江 直樹(東京大学)

古澤 力(理化学研究所/東京大学)

2021 年 8 月 16~19 日にアジア圏の進化生物学者が集う国際進化学会、AsiaEvo の第二回が東京(オンライン)で開催され、本領域に計画班として参画する入江直樹と古澤力がシンポジウム「Phenotypic Evolvability」を開催しましたので、ここに報告します。

現存の生物の表現型の進化について、我々はどの程度予測ができるのだろうか。また、どういった 情報あるいは指標をもとにこうした予測を定量性と検証可能性をもって議論できるだろうか。本シ ンポジウムでは、こうした問題に分子レベルから理論、個体発生、集団進化のレベルなどで挑戦 する進化生物学者を講演者として招きました。今回の AsiaEvo の取り決め上、招待講演者はオー ガナイザーを含めて3名のみという縛りがあり、本領域からは入江及び古澤、そして、ノルウェー科 学技術大学の Dr. Christophe Pelabon が 30 分枠で講演しました。一方で、入江班分担者の上坂 将弘が別企画として招待を予定していたアメリカ UCLA の Dr. Alexa Sadier に 15 分枠で講演頂 き、さらに一般公募から Dr.Xiaolin Chu (北京師範大学)に講演いただきました。各演者の講演内 容については、以下に収録した講演概要を参照ください。特に Dr. Christophe Pelabon には、本領 域研究では比較的議論が不十分であった、集団遺伝学的観点を踏まえた表現型進化について 講演をいただき、大変興味深い議論となりました(近いうちに Hansen 氏とともに論文を発表予定と のことです)。講演者がアメリカ・ヨーロッパ・アジアという3地域に分かれたため、シンポジウム開催 は日本時間で21時から23時という夜遅い時間帯となりましたが、最大129名の聴衆にご参加い ただき、表現型の進化可能性について熱く議論を交わすことができた有意義なシンポジウムとなり ました。本領域が立ち上がる前、ほんの5年ほど前には、進化可能性といった問題に実験的に挑 戦することは非現実的、あるいは眉唾ものといった風潮すら感じられましたが、今回は全くそうした 雰囲気を感じず、進化生物学におけるパラダイムがいよいよ移り変わろうとしていることを肌で感じ たシンポジウムとなりました。



最後に、2nd AsiaEvo の Scientific Committee にも計画班の入江、公募班の石川麻乃、田中幹子 が参画したことから、学会全体の様子についても簡単にご紹介致します。今回の AsiaEvo 全体の 参加者はオンラインかつ、時差の大きい地域(アジア圏のみならずヨーロッパやアメリカ大陸など) からの参加者も多かったのですが、全体で合計 1534 名の参加がありました。第一回と違った点は オンラインだったというだけでなく、Plenary Lecture Session があったことです。2016 年に中国深セ ンで開催された 1st AsiaEvo では、進化研究は非常に多岐に渡るためどの研究が素晴らしいとい うお墨付きを与えるかのような"Plenary Talk"は設けないという方針だったのですが、今回の東京 での大会はこれを一部方針転換し、やはり研究分野がいかに多様と言えど、現代進化学の基本と なる理論や知識については、先駆者に Lecture してもらうのが良いのではないかということになり ました。光栄なことに、nearly neutral theory を提唱された太田朋子先生に特別に"Plenary Lecture" の演者としてご講演いただき、大変な盛況となりました(AsiaEvo 参加登録者はオンデマンドでも 改めて Lecture を視聴できるようになる予定です)。次回は、2023 年あるいは 2024 年にシンガポ ールでの開催が予定されています。その頃には本領域で一緒に研究したみなさんの成果もさらに 発展していることでしょう。今から待ち遠しく思います。



Symposium 4: Phenotypic evolvability

Symposium proposal

Organizer: Naoki Irie (Univ. of Tokyo)

Co-organizer: Chikara Furusawa (RIKEN)

How far can we predict the phenotypes of future evolutionary outcome? What kind of features and/or information of organisms can be utilized for understanding (and even quantitatively measuring) evolvability of their phenotypes? In this symposium, we will invite four speakers who tackle these problems. Animal body plan evolution, experimental evolution using bacteria, theoretical approaches, and plant evolution will be covered by the speakers.

Invited speakers

Naoki Irie (University of Tokyo)

"Possible evolutionary constraints by developmental robustness"

Chikara Furusawa (Center for Biosystems Dynamics Research, RIKEN)

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

Christophe Pelabon (NTNU, Institute of Biology)

"Mean-scaled evolvability: new results and challenges"

Contributed speakers

Xiaolin Chu (Beijing Normal University)

"Interspecific niche competition increases morphological diversity in multi-species microbial communities"

Alexa Sadier (UCLA)

"The role of developmental bias in the diversification of bat molars"

S4-1: Possible constraints by developmental robustness

Naoki Irie¹, Yui Uchida², Masahiro Uesaka², Haiyang Hu³, Philipp Khaitovich⁴, Cynthia A. Bradham⁵, Shigeru Kuratani⁵, Wen Wang⁶, Jr-Kai Yu⁷, Guojie Zhang⁸

¹University of Tokyo, Japan; ²RIKEN, Japan; ³China Pharmaceutical University, China; ⁴Skolkovo Institute of Science and Technology, Russia; ⁵Boston University, USA; ⁶Chinese Academy of Science, China; ⁷Academia Sinica, Taiwan; ⁸Copenhagen University, Denmark

Phenotypes are not freely changeable during evolution, and some phenotypes appears to be a lot more conservative than other phenotypes, such as basic anatomical feature (or body plan) in animal. What makes these differences in phenotypic evolution? Extended modern synthesis, including natural selections and random effects by genetic drift are the major explanations provided for this question, however, classical arguments insisted that developmental constraints could also be one of the factors, limiting the phenotypic diversification. Based on our recent transcriptomic-based study, we found possible contribution of pleiotropic constraints at regulatory level behind this conservative eature of animal bodyplan. Specifically, we found that genes expressed in bodyplan establishing phase of vertebrates is intensively recruited to other biological processes, and the degree of the recruitment not only correlated with essentiality for normal development, but also showed positive correlation with their evolutionary conservation. Re-utilization of existing genes has long been known to facilitate evolutionary diversification (e.g., creating novel traits etc.), however, our findings imply that gene re-utilization has a double-edged sword effect toward evolution, limiting effect on the diversification. These results imply that the more complex regulatory system the organisms have, the more constrained (or less evolvable) they become. We will also talk about our recent findings over the potential relationship between robustness of developmental system and evolvability.

Possible constraints by developmental robustness

Naoki Irie Univ. of Tokyo Dept. of Biological Sciences & Universal Biology Institute

生物普遍性研究機構



(a a a a a a a

Q

S4-2: Toward prediction and control of microbial evolution: Analysis of phenotypic constraints in laboratory evolution

Chikara Furusawa^{1,2}

¹Center for Biosystems Dynamics Research, RIKEN; ²Universal Biology Institute, The University of Tokyo

Biological systems change their state in order to adapt and evolve to changing environmental conditions. However, despite the recognition of the importance of clarifying the adaptive and evolutionary capabilities of organisms, research on the evolvability and plasticity of organisms remains at a qualitative level. To clarify how evolutionary processes are constrained in high-dimensional phenotypic and genotypic space, we performed laboratory evolution under various (>100) stress environments and analyzed phenotypic and genomic sequence changes [1,2]. These comprehensive analyses revealed that changes in expression are restricted to low-dimensional dynamics, while diverse genomic changes contribute to similar phenotypic changes. To further analyze the nature of the evolutionary constraints, we performed computer simulations of adaptive evolution using a simple cellular model. Again, we found that changes in cell state in adaptation and evolution are generally restricted to low-dimensional dynamics [3]. Based on these results, we would like to discuss the nature of phenotypic plasticity and constraints in bacterial evolution and possible strategies to predict and control evolutionary dynamics.

[1] S. Suzuki, T. Horinouchi, and C. Furusawa, Nature Comm., 5:5792 (2014)

[2] T. Maeda et al, Nature Comm., 11:5970 (2020)

[3] C. Furusawa and K. Kaneko, Phys. Rev. E, 97(4-1):042410 (2018)



S4-3: Mean-scaled evolvability: new results and challenges

Christophe Pelabon NTNU, Institute of Biology

Evolvability is the ability of organisms to evolve. On a short timescale, evolvability corresponds to the ability of a population to respond to directional selection and it depends on the amount of additive genetic variance. However, the classical standardization of additive variance by the total phenotypic variance to yield heritability has hampered our ability to understand variation in evolvability and to further test hypotheses about genetic constraints. When measured as mean-scaled additive variance, evolvability can be readily compared across traits, environments, populations, or species. Here, I first reviewed new insights that this measure of evolvability provides to understand variation in evolvability. I also showed that this measure of evolvability provides a better metric, independent of selection, to link micro- and macroevolution. Finally, I presented some limitations and challenges that remain for measuring meaningfully evolvability of ecologically important traits.



hristophe pelabo

S4-4: Interspecific niche competition increases morphological diversity in multi-species microbial communities

Xiao-Lin Chu^{1,2}, Quan-Guo Zhang², Angus Buckling¹, Meaghan Castledine¹ ¹University of Exeter; ²Beijing Normal University

Intraspecific competition for limited niches has been recognized as a driving force for adaptive radiation, but results for the role of interspecific competition have been mixed. Here, we report the adaptive diversification of the model bacteria Pseudomonas fluorescens in the presence of different numbers and combinations of four competing bacterial species. Increasing the diversity of competitive community increased the morphological diversity of focal species, which is caused by impeding the domination of a single morphology. Specifically, this pattern was driven by more diverse communities being more likely to contain key species that compete with the derived dominating morphotype. Our results suggest that sympatric adaptive radiation is driven by the presence of niche-specific competitors.

The 2nd Asia Evo Conference

2021.08.16

北京印彩大学 EXETER

Interspecific niche competition increases morphological diversity in multi-species microbial communities

> Xiao-Lin Chu Chuxl@mail.bnu.edu.cn



S4-5: The role of developmental bias in the diversification of bat molars

Alexa Sadier¹, Sharlene Santana², Karen Sears¹ ¹UCLA; ²UW

One long-standing question in evolutionary biology is why some phenotypes are frequently realized while other theoretically possible ones seemingly never are? This paradox has commonly been hypothesized to be caused by constraints on developmental processes that can bias or favor the expression of certain phenotypes. However, while this idea has received considerable interest as of late, it has never been demonstrated experimentally using a wide range of species, mainly because the eco-evo-devo field was lacking the tools to investigate variation of developmental programs in non-model organisms.

To fill this gap, we use the dramatic diversity of bat teeth as a natural experiment. We study how the inherent structure of the tooth GRNs can both bias and facilitate evolution by testing if the modular structure of GRNs can explain both the conservation and the incredible diversity of molar shape seen in bats. To do so, by using integrative approaches mixing anatomical, developmental and modeling experiments, we identify core and sub-modules of the tooth GRN and link them to morphological variation.



ヘッケルと反復説 – その3

倉谷 滋

反復説を巡る書籍をまとめてみよう。そもそ もの始まりはこれだったかも知れない、カー ル・エルンスト・フォン=ベーア Karl Ernst von Baer 1828 年の『Entwickelungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion』。ここであ の有名な「ベーアの法則」つまり、動物の最も 一般的な特徴が現れ、続いてより特殊な特徴 の出現が続くという一般則が問われた。



分類群の絞り込みと同様の序列でもって、進 化的により新しい形質が順序よく追加してい くと一般には理解されるが、原文をよく読む と、最も一般的な発生原基が現れた後に、そ の原基から特殊なかたちが徐々に作られてゆ くと書いてある。つまりベーアは、原基が分 化する変遷過程を描写したわけだ。こういっ た視点はたしかにベーアに影響を受けたリチ ャード・オーウェン Richard Owen に良く似て いる。ようやく腑に落ちた。かくして、ベーア の学説も世間ではあまりちゃんと理解されて いないようなのだ。比較発生学者パンダー Pander の発見に基づき、動物の体が胚葉から なるという「胚葉説 Germ Layer Theory」もこ のモノグラフで初めて提出された。上皮や管 腔といった膜構造が形態の基本だとベーアは 考えていたのである。

次にフリッツ・ミュラー著**『Für Darwin』**。後 に紹介するエルンスト・ヘッケルの人生には 「二人のミュラーMüller 博士」が深く関わっ ている。その一人は偉大なる解剖学者にして 生理学者でもあったヨハネス・ミュラーであ り、この師を通じてヘッケルはゲーテの自然 哲学を知ることになり、自然や生命に対する 観察眼と研究アプローチの基盤が形成されて いった。いま一人のミュラーがこのフリッツ・ ミュラーであり、甲殻類が種によりさまざま な幼生型の系列を持つことを示し、生活史に おける幼生型の変遷が甲殻類の進化系統関係 と整合性を持つことを明らかにしたのである。 進化論に根ざした最初の反復説の提唱者はフ リッツ・ミュラーだったというわけだ。いわ ば彼は、ダーウィンにとってのウォレスと良 く似た位置にある。





そしていよいよヘッケルの登場。ヘッケルが 32 才の頃に書き上げた『一般形態学: Generelle Morphologie der Oarganismen Bd. 1 & 2』(1866)。これぞ、あの「生物発生原則」 が定義された本で、何はなくともまずこれを 説明しなきゃいけないのだが、そもそも私は 本物を見たことがない。

「生物発生原則: Biogenetisches Grundgesetz」 の名はヘッケルが 1872 年のモノグラフ『石灰 海綿類 (Haeckel, E. (1872) Die Kalkschwämme. Eine Monographie in zwei Bänden Text und einem Atlas mit 60 Tafeln Abbildungen)』に初めて用い たもので、それがさらに 1874 年の『人類創成 史: Anthropogenie』と、1902 年の『自然創造 史: Natürliche Schöpfungs-Geschichte』で継続使 用され、定着した。

特筆すべきは、個々の生物群の系統関係、分岐の仕方の理由についてすべて解説がなされていること。目次を見ただけで目が回る。誰でも分類学的に好き嫌いがあって、すべての生物系統について記述する努力は並大抵じゃない。で、その結果がまとめて描かれているのが巻末に付された8つの図版の系統樹。細かく見るとなかなか面白い。



たとえば、コワレフスキーがホヤとナメクジ ウオの脊椎動物との近縁性を報告したのが 1866年、したがって、ここではホヤはまだ軟 体動物に分類されている。一方、偶蹄類と鯨 類が姉妹群になっていて(さすが、ヘッケル!)、 その幹に「Ungulates」とある。厳密には姉妹 群ではなく、クジラが旧偶蹄類の内群になけ ればならないのだが、この分類名ってひょっ として先取権あるんじゃ・・・?



と思って記述を見ると、それについては『第2 巻』の CXLVI 頁に詳細に説明されていて、ク ジラがとりわけカバに近いことも看破してい る(!)。が、残念ながらカバからクジラに至 る中間段階としてカイギュウ類が位置づけら れている。これは外れた。惜しい。カイギュウ 類はゾウとかキンモグラに近いアフリカ獣類 のひとつなのだ。より簡単な記述は『自然創 造史』にも繰り返し書かれている。



さて、ヘッケルの初の一般向け書籍である『自 **然創造史:Natürliche Schöpfungsgeschichte』**。 私の持っているものは 1902 年の第 10 改良改 訂版で、むかしアムステルダムの古書店でタ ダ同然で買った。英訳版のタイトルは「The History of Creation – or the development of the earth and its inhabitants by the action of natural causes」で、1887 年版を読んだ。1910 年英語 版も製本だけはしてある。残念ながらまだド イツ語版第 1 版を見ていない。



啓蒙思想の18世紀、孤高の学者モーペルテュ イが遺伝学的機構に基づく進化論を仄めかし、 大博物学者ビュフォンが刺激を受け、さらに ラマルクに隔世遺伝し、世紀が改まって『動 物哲学』が著された。ひとたび地下深く埋没 したその思想を発掘した人物が誰あろう我ら がヘッケルだった。ヘッケルにしてみれば、 『種の起原』以前に出版されたもののなかで 最も価値のあった本が、ダーウィンと同い年 のこの『動物哲学』。かくして英国におけるよ り1年遅れて出版された独訳版『種の起原』 をイッキ読みしたヘッケルの人生は、1860年 変わるべくして変わった。で、ヘッケルが『動 物哲学』のスタイルを意識しつつ書いたのが この『自然創造史』であり、これはなんと「聖 書に代わる書物」として目論まれていたとい う。



だからこその「Creation」。でなけりゃ、一般科 学書にこんな語は用いない。実際読んでみる となるほどと思わせるところがたくさんある。 1902 年版の中にはピテカントロプス (ヘッケル による造語)の想像図が描かれていて、これはヘ ッケルがサルとヒトを繋ぐミッシング・リン クとして自ら想像し、化石も出ないうちから 描き上げた。すごい。

1887年版出版の直後から、ヘッケルは古生物 学者からの支持を受け、反復説の絶頂期を見 ていた。あらためて考えてみると、反復説の 栄枯盛衰は10年単位で変化しており、一方で ヘッケルは数十年かけて何度も自著を改訂し た。彼はやはり、何をおいてもまず形態学者 であり、発想が簡単に機械論になりうる生理 学と違うところで、反復説もまた形態学者へ ッケルならではの「単子(モナド)論」から出て きたゲーテ的にして自然哲学的な教義なので ある(と思う)。胚の図版もそう思ってみなきゃ いけないのだろう。同時に、そこが非常に危 ういのである。その状況が 1880 年代から 20 世紀初頭にかけてどう変わったか、それが問 題。

次にヘッケルの『人類創成史: Anthropogenie』 第1版(1874)。これはとにかく絵が多くて楽 しい。色々調べていると、(ダーウィンの『種の起 原』もそうだが)、版を重ねるごとに著者の考え が変わってくるということがあって、ヘッケ ルもその例に漏れない。が、世の中の人は第1 版を大事にするようで、最初に若気の至りで 書いてしまった誤謬がいつまでも同じ調子で 引用されたりする。そこがちょっと困るし、 何より著者が気の毒だ。だから、理想的には 第1版と最新版を両方読むのが良いのだろう。 加えて翻訳版も。が、場合によっては途中の 版に最も優れた考察があるかも知れないし、 ことヘッケルの場合は特にそんな気がしてな らない。が、そこまで凝るつもりはないし、そ の余裕もない。



本書の英訳『The Evolution of Man』など、編集 さんから「英語版用に、今度はちょっと短め のをお願いします」と言われたヘッケルが、 書いているうちにノって来て、気がついたら オリジナルよりもずっと長くなってしまった という曰く付きの本で、これまで出版に合わ せて泣く泣く原稿を短縮させられたりしてい た私なんかからすると、凄く羨ましい話だ。

実際調べてみるとその通りで、例えば1874年 のオリジナル版には8種の動物胚を並べた、 毀誉褒貶かまびすしい例の有名な図版がある のだが、1910年の英語版ではヒトも含めて21 種も載せてある(このエッセイの最後の図)。ある 特定の人びとにとっては冗談じゃない。なぜ って、その英訳版にはオリジナルになかった 新しい情報やアイデアが書かれているかも知 れないのだ。いや、絶対書かれているだろう。 こうなると、もう気になって仕方がない。も うひとつは、いろいろな本に話が分散して載 っていることで、例えば、ハクスレーが大西 洋の海底から粘液状の物質を引き揚げ、それ が生命の起源ではないかと考えて「バチビウ ス・ヘッケリ」の名前を与えた逸話は有名だ が、それも含めて微妙に表現の違う「モネラ」 の話が、『一般形態学』にも『人類創成史』に も『生命の不可思議』にも『宇宙之謎』にも出 てくる。決定版はどれなのだろう。で、場合に よってはその出来事があった年を間違えて記 述していたりするので(特にヘッケルが歳取ってか らの本にはその傾向が強いので、そのまま鵜呑みにして はいけない)、また困るのだ。まぁ、そんな調べ 物もそれはそれで楽しいのだが。



で、ここで紹介する『Atlas zur Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Wirbelthiere』はヘッケルの『自然創造史』第 1版の翌年に出版された『ヒト、ならびに高等 脊椎動物頭部の発生アトラス』というタイト ルの、当時チュービンゲンの解剖学者であっ たエミル・ドゥルシーによるモノグラフ。こ こには数種の脊椎動物胚の外部形態のスケッ チや組織切片の描画が並べられているが、神 経胚から咽頭胚を経て、後期胚に至る発生段 階の一部しか示されず、統一性を欠き、系統 的な理解には残念ながら至らない。用いられ ている動物はヒトと家畜のみ (ウシ、ニワトリ、 ヒッジ、ブタ) であり、しかもそれはヘッケルが のちに図表に用いることになる動物群と大き くかぶる。19世紀末期に盛んに野生動物の胚 が収集された比較発生学の大博物学時代とは 異なり、この頃のデータは非常に貧弱で、偏 ったものだったのである。



しかし、そんな時代も長くは続かない。Keibel, F. (1906) **Die Entwickelung der äusseren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten Monaten.** In O. Hertwig (ed.). Handbuch der Entwickelungslehre I. Verlag von Gustav Fischer, Jena. vol. 2, pp. 1–176.を見ると、 これでもかといわんばかりに動物胚の目白押 しである。



ヘルトヴィックの『比較発生学ハンドブック』 でこれを知ったのだが、じつはこれは1895年 から発行された『Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere』から の抜粋で、後者の本物はまだ一度しか見たこ とがない。いずれにせよ、世紀が改まる頃ま でには、多くの脊椎動物胚の真の姿がかなり 正確に知られていたことがわかる。ヘッケル の図表をめぐる問題は複雑で、しかもスキャ ンダルめいた話が多いのであまり真剣に調べ る気にもなれないのだが、少なくともカイベ ルには世直しの動機はあったらしく、同時に ヘッケルの反復説は拒絶していたうえに、ヘ ッケルの強力な論敵であったウィルヘルム・ ヒスにこの図版集を捧げ、おまけにヘッケル の愛弟子のヘルトヴィックが創刊した発生学 叢書に記載しているぐらいだから、ヘッケル がやけっぱちになったりしていたとしても十 分にうなずける。

で、やけっぱちヘッケルが書いたのが『人類 創成史』の英訳版、『人類の進化: The Evolution of Man』(1910)。2部に分かれ、前編はヒトの 発生、後編はヒトの進化を扱う。1874年に出 版されたドイツ語版の副タイトルは Keimund Stammesgeschichte となっていて、それが 英語版ではそのまま第1部(Embryology or Ontogeny)と第2部(The Evolution of the Species or Phylogeny)に分割しているわけ。三木成夫 の「宗族発生」が「Stammesgeschichte」から来 ていたと、このあいだようやく気がついた。 で、あの有名な「20種胚揃踏み」のカラー図 表が 1910 年英訳版 305-310 頁に挿入されて いる。すでに紹介した『Anthropogenie 第1版』 (前ページ)では8種だ。そして、それがいまで も盛んに引用される最も有名な図となってい る。なんか、かなりややこしい話なのだが、詳 細を知りたい方は Nick Hopwood の『Haeckel's Embryos – Images, Evolution, and Fraud』(2015) の解説をどうぞ。

初出:「Facebook 衝動的に書籍紹介」(2020-21年)



Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 5 No. 7

- 発 行: 2021年9月17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:<u>http://constrained-evo.org/</u>