



Evolutionary Theory for

CONSTRAINED & DIRECTIONAL DIVERSITIES

Grant-in-Aid for Scientific Research on Innovative Areas

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 1 No. 3 (2017)

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～



第1回理論情報交換会 第1回大規模解析情報交換会
第3回領域会議 開催報告

目次

開催概要		1
第1回理論情報交換会報告	古澤 力	2
第1回大規模解析情報交換会報告	重信 秀治	3
第3回領域会議報告		
倉谷班 「脊椎動物の筋骨格系の形態進化に見る制約と方向性」		5
入江班 「脊索動物胚発生分子発生システム揺らぎ測定と進化的保存性」		6
長谷部班 「摂動実験を用いた食虫植物の捕虫葉進化機構の解明」		7
深津班 「昆虫—微生物共生可能性の探索と分子基盤の解明」		8
古澤班 「多様な選択圧下での大腸菌進化実験による揺らぎ—応答関係の定量解析」		9
金子班 「進化の揺らぎ応答理論の確立と多階層・発生過程への展開」		10
連載エッセイ(3) 「私が美術館へ行く理由」	倉谷 滋	11

第1回理論情報交換会 第1回大規模解析情報交換会 第3回領域会議 開催概要

日時:2018年3月19日(月) 9:30～

会場:理化学研究所 CDB C 棟 <http://www.cdb.riken.jp/access.html>

1F オーディトリウム

9:30～10:30 第1回理論情報交換会(古澤担当)

10:40～11:40 第1回大規模解析情報交換会(重信担当)

4F S401セミナー室

11:40～13:00 第3回総括班会議

1F オーディトリウム

13:10～13:15 領域代表挨拶

13:15～13:40 倉谷班 「脊椎動物の筋骨格系の形態進化に見る制約と方向性」

13:40～14:05 入江班 「脊索動物胚発生の分子発生システム揺らぎ測定と進化的保存性」

14:05～14:30 長谷部班 「摂動実験を用いた食虫植物の捕虫葉進化機構の解明」

14:30～14:50 休憩

13:10～13:15 深津班 「昆虫—微生物共生可能性の探索と分子基盤の解明」

13:10～13:15 古澤班 「多様な選択圧下での大腸菌進化実験による揺らぎ—応答関係の定量解析」

13:10～13:15 金子班 「進化の揺らぎ応答理論の確立と多階層・発生過程への展開」

16:05～16:25 休憩

16:25～18:00 総合討論

1F ラウンジ

18:00～20:00 意見交換会



倉谷滋領域代表による挨拶



会場の様子

第1回理論情報交換会報告

古澤 力(理化学研究所/東京大学)

第1回理論情報交換会は、領域会議に先立って、2018年3月19日に神戸CDBで開催しました。

【プログラム】

9:30-10:00 藤本仰一(大阪大学)

「かたちの空間に見る揺らぎと進化:多変量データ解析と数理モデルから」

10:00-10:30 香曾我部隆裕(東京大学)

「進化シミュレーションを用いた進化-発生関係の探究」

まず大阪大学の藤本さんに、動植物の形態揺らぎと進化の関係について、進行中の研究を紹介していただきました。最初に、形態の定量化とその多変量解析について解説をした後に、現在行っている花の形態揺らぎと進化の関係について述べてもらいました。この研究では、花びらの数には確率的な揺らぎが存在する一方で、その形態のパターンには一定の拘束条件が存在することを、フィールドでの観察結果から示しました。さらに、簡単な数理モデルのシミュレーションから、その拘束条件が出現するメカニズムを明らかにしています。このようにフィールドでの観察結果と数理モデルを統合することにより、表現型揺らぎと進化の相関関係に迫る研究になっています。

続いて、東京大学の香曾我部さんに、形態形成の進化シミュレーションによる解析について紹介していただきました。特定のパターンを出現させるように制御ネットワークの進化シミュレーションを行い、パターン形成の時間制御の仕組みとその進化的意義について解析した研究です。その結果として、パターン形成のダイナミクスは、他の遺伝子と比べて遅い発現時間スケールをもつ遺伝子によって制御されていること、またそのような遅い遺伝子発現の出現と進化における適応度の上昇とに強い相関が見られることが見出されました。さらに、breeding-true な(親と同じ表現型を生み出す)適応度関数を用いた場合に、Hourglass 的な進化発生関係が出現することが示唆されています。

どちらの講演に対しても、多くの質問・コメントが提示され、活発な議論が行われました。こうした会を通じ、理論研究において何ができるか、どのような実験データが必要かを論じることは、本領域が目指す揺らぎと進化の関係を明らかにする上で重要なステップになると考えています。



香曾我部隆裕による講演

第2回大規模解析情報交換会報告

重信 秀治(基礎生物学研究所)

第1回大規模解析情報交換会は、領域会議に先立って、2018年3月19日に神戸 CDB で開催した。

【プログラム】

10:40-11:40 重信 秀治 (基礎生物学研究所)

今回、領域発足後初となる大規模解析情報交換会では、総括班の大規模解析活動支援班の副担当である筆者が演者として、大規模解析活動支援の概要の説明と、次世代シーケンシング技術の最新動向の紹介を行った。本稿では、講演の概要を報告する。

本領域は総括班に大規模解析活動支援班を設置している。本領域が目指している、進化の制約と方向性の解明のために、次世代シーケンシング等の技術を用いた大規模解析が複数の班で計画されている。例えば、摂動実験や環境変動実験などにより遺伝子発現の揺らぎを定量するためには、大量の RNAseq 解析が必要となる。RNAseq 以外にも、多個体のゲノムシーケンス、ChIP-seq、メチローム、非モデル生物の新規ゲノム解読など、従来の進化研究のスケールを大きく上回る大規模なゲノム解析が想定される。大規模解析支援班は、新学術領域ならではの研究プラットフォームを構築し、そして班員の解析をサポートすることが使命である。ただ、私たちの目標は単にハードウェアとソフトウェアの研究環境を充実させることではない。それらの新しい技術を班員が有効に活用するために、領域内で最先端の解析技術を使いこなすための情報を共有する場を創出することも重要な役割であり、まさに大規模解析情報交換会はその一つである。

現在のところ、大規模解析の主軸は次世代シーケンシング(Next-generation sequencing; NGS)である。超並列に DNA の塩基配列を読み取る NGS の技術は、凄まじい勢いで、生命科学研究の現場に浸透してきている。ゲノム解読はもちろん、トランスクリプトーム解析やエピゲノム解析など、可能なアプリケーションは幅広く、シーケンシングの劇的な低コスト化(ヒトゲノム1人分 1000ドルをすでに実現)も相まって、NGS を駆使した進化研究はますます活況を呈している。次世代シーケンサーの能力向上も目を見張るものがあるが、現在の次世代シーケンシング技術は大まかには2つに分けられる。イルミナ社に代表されるショートリード型と、パシフィックバイオサイエンス(PacBio)社に代表されるロングリード型である。ショートリード型は読める DNA 断片の長さは 100 bp と短いですが、1回のランで得られるシーケンスリード数は数億以上あり、また塩基の読み取り精度もサンガーシーケンサー並に高い。一方、ロングリード型は、塩基の読み取り精度は低いものの(PacBio ではエラー率 15%)、得られるリード長は平均でも 10kb 以上であり、50kb 以上のリードも少なくない。適材適所でショートリード型とロングリード型を組み合わせる使うのが理想である。本新学術領域

では、ショートリード型としてイルミナ社の NextSeq550 を、ロングリード型としてナノポア技術を使ったオックスフォードナノポア社の GridION を導入した。ナノポアはまだ荒削りながら最近特に注目を浴びているシーケンス技術である。後日あらためて記事にしたいと考えている。

このような高い能力を持ったシーケンサーを使いこなすには、シーケンスの「前」と「後」のノウハウが重要である。「前」はライブラリ作製を、「後」はデータ解析を意味する。本領域では、揺らぎを検出ために超多サンプルのマルチプレックス解析のニーズが高い。そのため、支援班では数百サンプルものスケールの多サンプルに対応したライブラリ作製技術の開発に取り組んでいる。次に、データ解析も超多サンプルに対応しなければならない。RNAseq のバイオインフォマティクスは比較的成熟した分野であるが、それでもスピードと正確性の向上を目指し、優れたアルゴリズム、ソフトウェアが次々に登場している。例えば、アライメントを介さないアルゴリズムに基づく Kallisto や Salmon は従来のマッピングベースのツールに比べて、桁違いに高速な RNAseq の発現定量解析を可能としている。領域の課題の中には、新規モデル生物を使った進化研究も含まれ、公募班が加わればその数はさらに増えるだろう。それらの課題で、新規にゲノム配列を決定したいことも多いと思われる。ゲノム配列決定もシーケンスの「前」と「後」のノウハウが重要である。長いインサートのゲノムシーケンスライブラリの作製技術および、ゲノムアセンブルのインフォマティクスはそれぞれ、高難度で奥深い分野である。支援班で技術開発を行うとともに、領域内外の研究者とも情報交換しながら進めていきたいと考えている。

総括班の大規模解析活動支援班のメンバーは長谷部光泰(総括班担当)、重信秀治(総括班副担当)、真野弘明(研究員)、大井祥子(技術支援員)である。また、ワーキンググループとして、入江氏と古澤氏を交えて意見交換も行っている。大規模解析支援に関する相談は、気軽に重信 <shige@nibb.ac.jp> までご連絡いただきたい。班員の皆さんとの連携や議論を通して、大規模解析が面白いサイエンスに昇華できる様な挑戦的な進化研究を皆さんと冒険したいと考えている。



重信秀治による講演

脊椎動物の筋骨格系の形態進化に見る制約と方向性

倉谷滋、平沢達矢、Juan Pascual-Anaya（理化学研究所）

1. 研究の目的

脊椎動物における筋と骨格の結合関係はその発生時に決まり、以後成長によって変わることはない。5.2 億年にわたる脊椎動物進化の大部分では、この筋-骨格結合関係が保たれたまま形態的多様化が生じたが、ごく稀に筋-骨格結合関係が変化した例もある。例えば、4-3.75 億年前にヒレから手足への進化が生じた際、新しい筋-骨格結合関係が数十個成立した。また、四肢動物では新たに筋が舌内部に結合し舌を動かすことが可能となった。しかしそれ以降、カメの胸筋や哺乳類の横隔膜といった少数の例外を除き、四肢動物の系統で筋-骨格結合がつなぎ変わることはなかった。四肢筋や舌筋群の発生では、筋前駆細胞は間葉の中を移動したのち、自身とは別の細胞系譜から分化した腱前駆細胞との間に結合を樹立する。この発生過程には細胞の移動や細胞どうしの相互作用、分化までのエピジェネティック状態変化などに関して揺らぎが含まれているはずで、その特性は進化上の安定性とそこからの逸脱に大きく関与してきたと予想される。本研究は、未解明な部分が多い筋-骨格結合の発生過程を、上記のような揺らぎを含むものという観点から記述し、古生物学的に観測される進化上の表現型の変遷パターンに基づいて、筋-骨格結合の発生機構からその表現型の進化可能性を予測可能にすることを目指す。

2. 研究成果と将来展望

まず、四肢筋の発生機構がどのような可塑性を潜在的に持ちうるかを把握するために、カメの進化における筋-骨格結合の変化に注目した。通常、羊膜類では胸筋の近位部は胸骨の外側に結合するが、カメでは甲形成に伴い、皮骨性の腹甲の内側に結合するようになっている。このカメの胸筋の発生について、改めて詳細に組織学的観察を行ったところ、胸筋の近位部分が分化する発生段階では腹甲は真皮の深層に小さな原基のみが生じ、胸筋原基が真皮と結合し、腹甲の成長と真皮の縮退にともなって二次的に胸筋と腹甲が接することが分かった。予想に反し、筋-骨格結合を担う腱前駆細胞に発現する *Scx* はここには発現しない。

真皮に結合する筋としては他に哺乳類系統において胸筋の一部から進化した皮幹筋がある。マウス皮幹筋については、最近別のグループの研究により、それが真皮と結合する過程で、筋前駆細胞および移動経路の間葉 *Fat1* 遺伝子が発現し、発生に関与することが報告されている。本研究では、カメ胚においても胸筋と真皮が結合する領域で *Fat1* が発現し、*Scx* 発現が欠如するという点でも、マウス皮幹筋の発生機序と類似することが判明した。さらに我々は、舌筋原基が舌内部に入り込んで舌粘膜(真皮に相当)と結合する際にも、*Scx* を発現せず *Fat1* 発現細胞が結合を介在するらしいという結果をマウス胚から得た。これについては他の四肢動物の胚でも同じ結果が得られるか目下研究を進めている。

現時点では、カメの胸筋、哺乳類の皮幹筋、四肢動物で獲得された舌筋が、腱前駆細胞との相互作用から解除され、真皮と結合するに至ったものと推測できる。つまり、これらの筋の進化は、祖先状態とは異なる別の腱前駆細胞と再結合するような変化ではなかった可能性が高い。このことは、筋の発生機構上は筋-骨格結合の「切り離し」も進化可能であること(あるいはその方がより重要である可能性)を考慮する必要性を示唆している。



平沢達也による報告

脊索動物胚発生の分子発生システム揺らぎ測定と進化的保存性

入江直樹、内田唯（東京大学）

1. 研究の目的

進化を通じた動物の形態的多様性は無制限に自由ではない。例えば、動物門ごとにボディプランと呼ばれる基本的な解剖学的特徴は、動物門という大きな分類群内で共有されており、新たなボディプランはカンブリア爆発以降登場していない。こうした基本的な解剖学的特徴が進化的に保守的な理由はよくわかっていないが、胚発生過程の途中段階にある器官形成期が進化的に保存されているからだとする（発生砂時計モデルの）ファイロタイプ仮説が注目されている。我々の研究を含む近年の遺伝子発現プロファイルの比較から、この仮説が脊索動物や節足動物、線虫類や軟体動物などで支持される結果が相次いでいる。しかし、なぜこうした発生の途中段階が限られた多様性しか示さないのかについては、自然淘汰や中立説などの従来の進化理論だけでは十分な説明ができておらず、進化的なメカニズムは不明である。

本課題では、この要因の1つとして、脊索動物の胚発生システムが示す表現型揺らぎと摂動への応答関係に着目し、発生システムの柔軟性と進化的保存の関係について探る。具体的には、実験的介入に加え、大規模な定量実験データ取得とその解析、そして理論解析から発生の途中段階の進化的多様性を制限してきた要因を探る。本課題は、現生動物を用いて、表現型の進化的慣性が生じる仕組みを頑健生や脆弱性といった観点から解き明かそうとする研究計画とも言える。

2. 研究成果と将来展望

器官形成期の保存をもたらす1つの主要仮説として、器官形成期の発生システムが脆弱であり致死となりやすいことから、進化的な変化が器官形成期には許容されず、保存されてきたというものがある。我々はまず、ニワトリ、アフリカツメガエル、ゼブラフィッシュを対象に、高温や転写・翻訳を阻害する外的摂動を加えてこの仮説を検証したが、この脆弱説を支持しない実験結果を得た。次に、脊索動物8種を対象に、進化的に保存されている器官形成期に特異的に発現する遺伝子セットを探索するという安直な解析を行ったところ、意外も脊椎動物の器官形成期には特異的に発現する遺伝子が少ないことが明らかとなった。これは、器官形成期には、その他の発生段階・器官原基にて発現している、いわば使い回し遺伝子の比率が高いことを意味している。詳しい解析により、多くの発生段階で発現する遺伝子ほど変異を受けた際に致死となる傾向が強いこと、そして、こうした多面発現遺伝子の比率が多いほど、進化的に保存された胚段階である傾向があることが判明した。これらの結果は、多面発現拘束という拘束が器官形成期にかかっており、それが進化的な保存性に貢献している可能性を示している。しかし、多面拘束が遺伝子発現という遺伝子制御レベルのことは十分に説明できておらず、今後この問題を掘り下げることで、目的達成を目指す。



入江直樹による報告

摂動実験を用いた食虫植物の捕虫葉進化機構の解明

長谷部光泰、鳴川秀樹、Gergo Palfalvi (基礎生物学研究所)

1. 研究の目的

ダーウィン以来の進化研究が、未だに解明しきれていない問題として、一つ一つの形質は適応的ではないが、いくつかの形質があわさることで始めて適応的になる複合適応形質がどのように進化するかがある。複合適応形質はいろいろな生物に見られるが、複数の形質が確率的な突然変異の蓄積のみによって一斉に進化するのには困難であろうと考えられてきたものの、これまで妥当な代替仮説が存在しなかった。食虫植物の持つ食虫性は、小動物を誘引、捕獲、消化、吸収することではじめて適応的になるので、複合適応形質の典型例である。本研究では、フクロユキノシタの誘引、捕獲、消化、吸収を担う遺伝子を特定し、それらが、協調して進化しえた機構を「揺らぎ応答進化理論」で説明できるかを検証する。さらに、フクロユキノシタの温度依存的な捕虫葉形成に着目し、植物の温度感知に関わるクロマチン状態と協調的な表現型進化の関連を調べる。

2. 研究成果と将来展望

【課題1. 食虫性関連遺伝子の特定】フクロユキノシタ捕虫葉の発生段階別トランスクリプトーム比較を起点として、食虫性関連遺伝子の特定を目指している。本年度は、捕虫葉の大きさや捕虫葉形態、蜜腺、消化腺、吸収腺などの対応を明らかにしている。また、予備実験において部分的な遺伝子組換えが可能であったアグロバクテリウム法を完成させるため、フクロユキノシタの形質転換条件の検討を行っている。食虫植物モウセンゴケ、ハエトリソウについても比較対照のため同様の研究を行うとともに、ハエトリソウの接触刺激伝達機構と記憶機構にカルシウムシグナリングが関与することを明らかにした。今後、モウセンゴケについても解析し、モウセンゴケからハエトリソウへの進化過程を推定する。

【課題2. 環境摂動による遺伝子発現応答の解析】フクロユキノシタに環境摂動を与え、食虫性関連遺伝子の発現応答を測定することで「揺らぎ応答進化仮説」が適用可能かを検証する。本年度は、異なる日照条件(16時間明8時間暗、8時間明16時間暗)、培養温度(15℃、25℃)、栄養(完全、窒素欠乏、リン酸欠乏)の全ての組み合わせとともに、連続明条件で培養温度(15℃、25℃)を変えた条件で(2x2x3+2=14条件)、それぞれ16個の茎頂、成熟捕虫葉、成熟平面葉のトランスクリプトーム解析のためのRNA抽出を開始した。また発生段階を追ったトランスクリプトーム解析のため、さらに発現ゆらぎを解析できるよう、各茎頂ごとに、0.5 mm以上の全ての葉を採取した。最終的に150捕虫葉原基、50平面葉原基を解析する。さらに、ゲノム配列精度を上げるため、フクロユキノシタのゲノムリシーケンス、HiC解析の準備を行った。

【課題3. 温度感受に関わるクロマチン動態の解析】

食虫性関連遺伝子が共通のエピジェネティック制御を獲得して進化した可能性を検証する。本年度は、植物の温度感受に関わるヒストンバリエントH2A.ZのChIP-seqに向けて、免疫沈降の条件検討および遺伝子制御領域の取得を行った。



長谷部光泰による報告

昆虫—微生物共生可能性の探索と分子基盤の解明

深津武馬、古賀隆一、森山実（産総研）、細川貴弘（九州大）
西出雄大（農研機構）、重信秀治（基生研）

1. 研究の目的

生物界において微生物との共生関係は普遍的に見られ、重要な生物機能を有する。このような共生関係がどのように始まり、不安定な初期段階からさまざまな中間段階を経てより安定な関係を構築し、今あるような共生システムが確立したのかは、進化生物学における未解明の問題である。従来の共生研究はすでに高度に確立した共生関係を対象としてきたが、近年の研究により、環境中には特定の宿主生物、例えば半翅目昆虫のカメムシなどに潜在的な共生能力を有する自由生活性の微生物が存在することがわかってきた(Hosokawa *et al.* 2016 *Nat Microbiol* 1, 15011)。こういった環境中の「潜在的共生細菌」「共生可能細菌」の全貌を把握するとともに、既知の「必須共生細菌」や「任意共生細菌」と比較解析し、さらにはそれらを宿主昆虫に継続的に感染させて実験共生進化させることにより、共生進化の条件や可能性、さらには促進要因や制約機構を探る。

2. 研究成果と将来展望

- (1) 共生可能性進化実験モデルの探索および確立：我々が先行研究で確立したチャバネアオカメムシを主たるモデル系として、共生可能性の機構および進化に関する実験を遂行するとともに、他種の昆虫類なども含め、より有望な実験系の探索をおこなう。
- (2) 共生可能細菌群の探索、分離、解析：共生細菌除去幼虫を日本各地の土壌試料に曝露、スクリーニングすることで、環境中の共生可能細菌群を網羅的に探索、分離、同定する。
- (3) 共生能力に関わる分子機構の解析：比較ゲノム解析や RNAseq 解析を駆使して、共生能力に関わる可能性のある遺伝子群を探索する。細菌側の遺伝子については遺伝子破壊や形質転換により、宿主側の遺伝子については RNAi やゲノム編集により、それぞれ機能解析をおこなう。
- (4) 共生能力と共生関連表現型の相関進化解析：異なる細菌間で競争感染実験を実施して、相対共生能力を定量化する。これら異なるレベルの共生能力を示す細菌類について、感染密度、局在、垂直感染率、宿主共生器官の形態や大きさなどの相関、分散、揺らぎを測定し、共生能力と揺らぎ応答の関係について種間レベルで明らかにする。
- (5) 共生可能細菌の実験進化学的解析：共生可能細菌に感染させた昆虫系統を飼育維持し適応度の高い個体を選抜して体内細菌を次世代に感染させることを継続的に繰り返して進化実験をおこなう。

今回は特に、カメムシ以外の昆虫における「潜在的共生真菌」に関する最新の知見についても紹介したい。



多様な選択圧下での大腸菌進化実験による揺らぎ-応答関係の定量解析

古澤力 (理研 生命システム研究センター)、若本祐一 (東京大学 総合文化研究科)

1. 研究の目的

生物システムは環境変動に応じて、柔軟にその内部状態を変化させ、新たな環境に対して適応・進化する能力を持つ。一方で、その表現型変化は任意の方向に起こるのではなく、そこには明確な制約と方向性が存在する。その制約と方向性が出現するメカニズムを明らかにすることは、無方向でランダムな多様化過程を前提とした従来の進化理論では説明することが難しいさまざまな現象を、統一的に理解する新たな進化理論の構築に繋がる。

そこで本研究課題では、大腸菌進化実験を用いることにより、表現型変化の制約と方向性の存在を定量的に明らかにする。表現型揺らぎの計測、そして細胞モデルの計算機シミュレーションと融合することにより、揺らぎ-応答関係がどのように成り立ち、そこから進化過程の抑制と方向性をどのように予測できるかを検証する。

2. 研究成果と将来展望

・自動培養システムを用いた複数環境・複数系列での進化実験

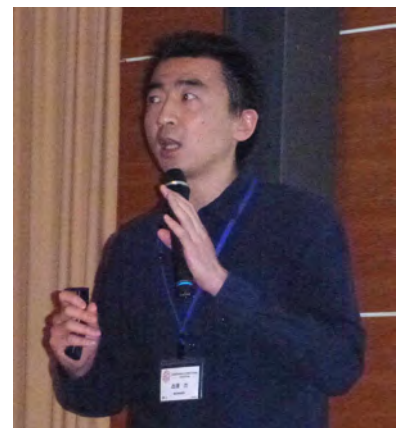
表現型進化がどのように拘束されているかを明らかにするために、自動培養システムを用いた複数環境・複数系列での大腸菌の進化実験を行った。95 種類のストレス環境を添加した環境下で大腸菌を 30 日間培養し、その過程におけるトランスクリプトームとゲノム配列の変化などを定量した。その結果、ストレス環境への耐性をもたらすトランスクリプトームの変化は、比較的低次元に拘束されていることが示唆された。今後、この進化の過程において拘束されている方向と、表現型の揺らぎの大きさがどのような関係にあるかを明らかにする。また、金子班と共同で、計算機シミュレーションと理論解析から、こうした表現型進化の拘束と揺らぎの大きさに関しての理論的検証を進める。

・高変異率環境下での大腸菌進化実験を用いたゲノム配列変化と表現型揺らぎの解析

近縁種のゲノム比較から、タンパク質の配列進化速度は遺伝子ごとに大きく異なっていることが知られている。どのような進化的制約によってこうした違いが生じているかを理解するため、UV 照射や変異源を添加した環境下で大腸菌の進化実験を行い、そのゲノム配列変化が持つ特徴を解析している。今後、こうした配列変化とトランスクリプトーム変化、そして揺らぎ測定を統合し、表現型揺らぎと進化ダイナミクスとの関係を明らかにする。

・1 細胞レベルでの揺らぎ計測と遺伝子操作系の構築

若本グループでは、顕微鏡下での 1 細胞計測を行いながら、光遺伝学の手法を用いて遺伝子操作を行う系の構築に成功した。この系を用いることにより、揺らぎの計測を行いながら、同時にゲノム配列への摂動とその応答を解析することが可能となる。今後、この系を用いて抗生物質耐性の適応進化過程における揺らぎと遺伝子摂動への応答を解析する。



古澤力による報告

進化の揺らぎ応答理論の確立と多階層・発生過程への展開

金子邦彦(東大総合文化)、藤本仰一(阪大理)

1. 研究の目的

揺らぎを含む細胞内の多成分のダイナミクスから、可塑性やロバストネスといった性質を記述するマクロ状態量を抽出し、この量の揺らぎと応答の関係から表現型の可塑性と進化しやすさの定式化を完成させる。ついで、このマクロ量が遺伝的変化、環境変化とともにどう変化するかを表してワディントン流のポテンシャル地形と対応づける。次に、複数種の集団が相互作用をとり入れた階層進化理論への展開を行う。第三には、表現型を形作る発生過程が進化を通してどのように変化していくかを理論とシミュレーションで調べることにより、古来から議論されている、発生過程の進化拘束を定量的に表現する。

2. 研究成果と将来展望

(1)表現型進化のポテンシャル理論 古澤力との共同研究で、進化を通して安定した表現型が形作られるために、表現型が変動できる領域が状態空間内に制限され、その結果、環境変化による表現型変化と遺伝的変異による変化が強く相関してくることを示した。数理的には、これは遅く緩和するモードの生成として表現され、その進化シミュレーションによる確認も行った。さらに環境、遺伝子変化の変数として適応度(成長速度)のポテンシャル地形を表わす定式化を行って、遺伝子変異による発現量変化が環境変化によるそれを打ち消すように起こるということを定式化した。今後、理論の一般化や適用条件を求める。一方で、2倍体有性生殖の場合に表現型安定性とメンデル遺伝の関係も議論し始めた。

(2)階層進化理論 分子—細胞—個体—個体集団の階層をまたがる進化シミュレーションと理論を進めている。竹内信人との共同研究で分子/細胞レベルでの進化の相克と遺伝子の起源、また階層的 Price 方程式による理解を進めた。一方で個体集団に至る階層では、多種相互作用による表現型可塑性と共生進化の起こりやすさについての研究を始めている。

(3)進化発生対応の理論 発生過程を単純化したパターン形成モデルの進化シミュレーションを行い、進化—発生対応を調べているが、この際(1)でもみたような遅いモードの重要性を確認し、それが生じる理由を解明している。今後発生の砂時計仮説とロバストネスの関連への研究へと広げて行きたい。藤本グループでは、花器官配置の種内揺らぎが幾何的に可能な配置に比べて制約されていることを見出した。制約された揺らぎの発生基盤として、数理モデルから器官原基の差分成長などを見出した。発生過程が特定の器官配置へ制約されることが花器官数の決定に関与するかを今後解明して行きたい。また、昆虫の翅の折れ畳み構造の進化を研究するための準備(ショウジョウバエ蛹ライブ観察系、構造の定量化、RNAi、折れ畳み過程の数理モデル)を進め、折れ畳み方向が一部反転する変異体を見出した。折れ畳みを生み出す発生の制約条件を、今後は進化シミュレーションからも探索する。



私が美術館へ行く理由

倉谷 滋

最近、美術館へ行く癖が付いてしまった。出不精で運動不足の私にとっては、まれに見るよい傾向だと思っている。では、一体何を求めて美術館に行くのか。いざ自分のこととして考えてみると、なかなか面白いことが分かってきた。じっさい昔は、絵など画集を見ていれば充分だなどと思っていたのだ。

たとえば、「絵は本物見なきゃダメだよ」という人がよくいるが、本当に分かって言っているのか、ちょっと疑問だ。たとえば、照明その他の展示状況によっては、良く出来た画集の方がはるかにマシということはあるし、落ち着いた雰囲気の中での鑑賞など、およそ「厳か」などとは言い難い現代の美術館ではまず不可能。そもそも、休日の展覧会など、客が多すぎて落ち着けない（しかしこういう時代、多くの人が美術館へ足を向けるというのは、それ自体喜ぶべきことなのだろう。それを否定するつもりは毛頭ない）。そもそも私は、順路通りに鑑賞するというのが耐えられない質で、ざっと見渡して気に入った絵があったら、その前に一〇分でも二〇分でも居続けたいが、その他の作品は無視してしまうという、周囲の真面目な人々にとっては甚だ迷惑な動き方をする困った客なのだ。それが申し訳ないので、これまで足が遠のいていたのである（美術館の方でも観客が列を作ってお行儀よく順番通りに鑑賞することなどはなから期待してないらしく、係員が「空いているところから自由に見てくれ」と客をそそのかしていたりする。素晴らしい）。だから、できれば自宅でじっくり画集を見ていたいし、自宅で画集を見ている時間は結構長い。しかしそれでも、本物を見に美術館に行く意義はいくつもある。

まず、本物の持つ「アウラ」に触れる唯一の機会が、すなわち美術館の展覧会なのである。いわばこれは、お目当ての歌手のコンサートに通うコアなファンの心境と同じで、それ以上でも以下でもない。音響や照明など二次、本物と時間や場所を共有しているという、ただそれだけで満足なのだ。であるから、これはかなりミーハーな目的なのである。じっさい、そのために展覧会に行くという人も多かろう。「ああ、これが本物なのかー」と言うた

めに、あとで人に「本物見たことあるぜー」と言うために展覧会に行くわけである。それをとやかく言おうとは思わない。それで満足できる人にとっては幸いこの上ない機会なのだし、人がケチを付けることではない。かくいう私とて、実物に触れたいと思うほど好きな絵はいくつもある。このあいだ神戸に来たブロンズイーノの「ピア・デ・メディチの肖像」などまさにそれだ。どうしたらこんな素晴らしい絵が描けるのか。なんと美しく、はかないのだろう。最初に見たときから気になって仕方がなく、いつのまにか大好きになっていた。言わば私にとって片思いの女性のような絵だ。あの「青」は至福の色、ピアを引き立たせる美の象徴といってもよい。青絵の具が画家の筆を通し、命を得たのだ。そういった名画が自分の金で買えない以上、国内の美術館でそれに出会えるというのはまさに僥倖、絵の前でどれだけ長い時間粘れるか、どれだけそばに寄れるかが勝負となる。そしてできれば、触りたい（無理だけど）。で、他の絵にはてんで目もくれない。むろん、入場料が勿体ないなどとは思わない。

第二に、画集では再現不可能なディテールやタッチやテクスチャーを見る唯一の機会が、展覧会なのである。実際、私が美術館へ行く主たる目的はそれであって、当然そうしてまで見てみたい絵というのは、あらかじめある程度知っているものであることが多い。当然、そういう絵は何か複製を手に入れたり、自分で作ったりして飾っているもので、本物があると聞くと、実物を確かめずに居れなくなるのだ。この行為はしたがって、鑑賞と言うより、ディテールの確認と画家のテクニックの解析といった方が正しい。しかし、それもまた解像度無限大の実物ならではのこと。ただし、最近老眼がひどくなってきて、それもなかなか難しくなってきた。誰か、美術館用老眼鏡というのを発明してくれないだろうか。いずれにせよ、サイズの大きい細密な絵は、いくら画集を見せられても何が描かれているのかさっぱり分からない。

先日、対談の取材で実物を見る機会を得た、伊藤若冲の「糸瓜群虫図」もそうした絵のひとつ。その時初めてスズメガの幼虫が二匹描かれているのを確認した。この手の絵は、様々な距離から、様々な焦点距離でもって鑑賞すべく描かれているので、画集に収めること自体が困難で、その意味でいわゆる印象派の絵からは最もかけ離れている。私は、若冲的な絵を前にすると、近づいたり離れたりせずには居れず、申し訳ないが周りの観客が邪魔で仕方がなくなる。印象派の絵こそ、逆に展示に最も神経を使うべき世にも厄介な代物であって、鑑賞者の網膜の画素数と、画家の筆のタッチが作り出す光の点描の解像度が一致するような場所に立つと、最もリアルに見えるはずなのだが、そういった鑑賞が可能な機会はなかなかない。こういう絵は、逆に鑑賞のための適正焦点距離を自分で捜さねばならない。

第三の目的は、第二に似るが、一体どういつもりで画家がその絵を描いたのか、そしてそれを見た当時の人間は何を思っただろうなどと、臨場感豊かに想像することである。このエッセイ執筆時、兵庫県立美術館での展示、「怖い絵展」の目玉、ドラローシュの「レディ・ジェーン・グレイの処刑」はその一例で、1833年に描かれたこの絵は縦2.5m、横3mもある大傑作である。ヘンリー8世の姪、ジェーン・グレイが政権争いに巻き込まれ、わずか16歳で斬首される直前の様子を描いた、世にも恐ろしい絵だ。美しきジェーンが目隠しをされ、斧を持って待ち構える首切り役人の横で、司祭に導かれて首切り台を手探りで探している。

ロンドン留学中の夏目漱石をも凍り付かせたというこの絵のパワーは、確かに実物大で見なければ分からない。とにかく凄まじい。それを目の当たりにすると、思わず恐怖で声を上げそうになる。「怖い絵」というなら、これ以上怖い絵はそうそう無い。評論家タルデュールによれば、このドラローシュという画家は、「見る者の神経系に攻めかかる」テーマをかたちにする、並外れた才能を持っていた。無論、そのサイズも計算されたものであったろう。それを追体験するには、確かに美術館に行ってお本物を見るしかないのである。絵画を見るという体験が、ほのぼのと美を鑑賞することからほど遠いことがわかる。

第四の目的は、自分の好みの画家を発掘すること。私はいわゆる名画というのではなくて、マックス・クリンガーとか、アルノルト・ベックリーンとか、ギュスターヴ・モローとか、オディロン・ルドンとか、いわゆる正統派から距離を置いた異端の画家達が滅法好きなのだ、この手のマイナー画家に出会い、自分の好みを自覚するためには、こまめに絵に触れるしかない。とにかく、気になる展覧会ならまず入ってみる。展覧会のポスターが自分好みなら、それはよい兆候だ。出張中に時間があるなら、東京駅丸の内出口の東京駅ギャラリーを覗いてみる。運がよければ、自分好みの画家に出会えるかも知れない。この世界に自分の好きなものが増えて行くのは、何とも気分のよいものである。今日出会えた好みの画家は、ギュスターヴ＝アドルフ・モッサ。ファム・ファタール（運命の女、あるいはしばしば悪女）を描くのを得意としたようだ。国内ではまだ画集が出たことはない。さっそうと帰宅して、英国アマゾンで画集を注文したところ。

加えて、第五の目的があるとすれば、ショップで画集やTシャツなどのグッズを買うことだろうか。よく絵はがきなども売っているが、使い道がないので私は買わない。Tシャツにはこだわりがあるので、気に入ったものがあつたら間違いなく買う。なにしろそれは、買い損ねたが最後、まず永遠に手に入らない。それもまた、美術館に行く理由。基本的には、物見遊山のつもりで行くのが正解だ。そこには、多くの人が喜ぶ公認の名画と、自分だけの価値を見いだせる秘密の名画が両方とも待っている。場合によってはトラウマさえ植え付けられる。おまけに、ちゃんと土産物屋まで付いている。ああ、美術館があつてよかった、よかった。

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 1 No. 3

発行：2018年3月23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/>