



Evolutionary Theory for

CONSTRAINED & DIRECTIONAL DIVERSITIES

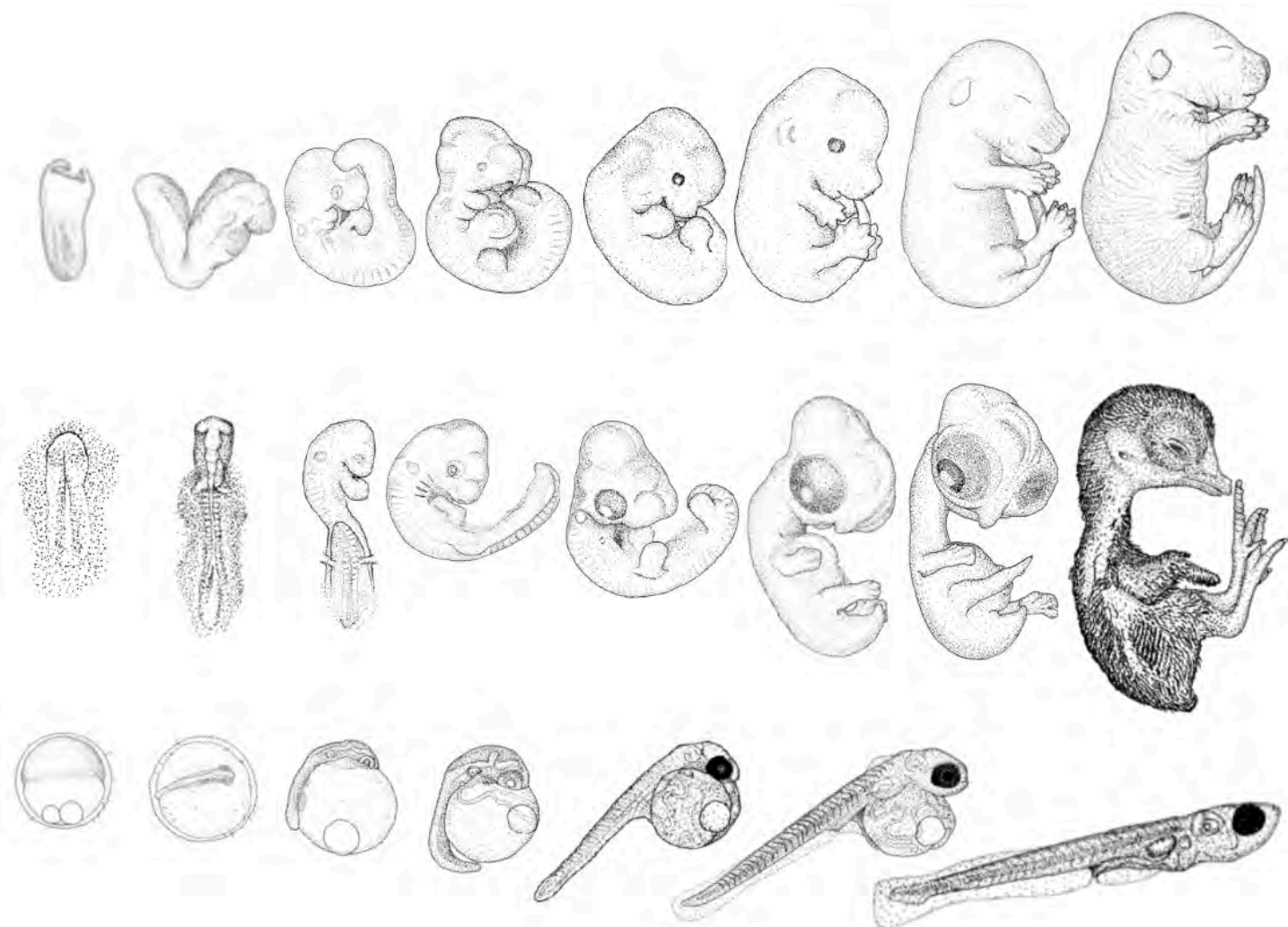
Grant-in-Aid for Scientific Research on Innovative Areas

Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 3 No. 3 (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「発生がもたらす進化の方向性」開催報告

表紙: マウス *Mus musculus*、ニワトリ *Gallus gallus*、メダカ *Oryzias latipes* の発生胚のスケッチ  
(理化学研究所 上坂将弘)

# 目次

シンポジウム「発生をもたらす進化の方向性」開催報告	香曾我部隆裕	1
シンポジウム講演要旨		
過剰発現が適応的に働く遺伝子の体系的同定	守屋央朗 佐伯望	5
発生過程からみる花器官配置のゆらぎと多様化	北沢美帆 藤本仰一	5
らせん卵割型発生における割球運命の保存をもたらす発生システム	守野孔明 和田洋	5
脊椎動物の発生過程は進化を反復するのか？	上坂将弘 倉谷滋	
	武田洋幸 入江直樹	6
連載エッセイ(13) 机	倉谷 滋	7

# シンポジウム「発生がもたらす進化の方向性」開催報告

香曾我部隆裕 (理化学研究所)

去る2019年8月7日から10日にかけて第21回進化学会が北海道大学で開催されました。そこにおけるシンポジウムとして本新学術領域共催で「S02 発生がもたらす進化の方向性」を主催したので、その報告をします。シンポジウムは題目の通り「発生がもたらす進化の方向性」について理解することを目指して企画しました。とはいっても現状(本領域の参加者を除いて)、そのような問題意識が広く共有されていて研究も盛んに行われているとは言い難い状況です。そこで手始めとして、考えるための材料を4人の演者の研究発表を通じて共有してもらうことにしました。特に進化-発生の関係において普遍的に出現する事象について考えたかったので、系統が大きく離れた4つの生物群において進化の方向性が発生によって固められている(あるいは逆にゆるゆるである)例とその研究について話題提供してもらいました。

プログラムは以下の通りです。

## S02 発生がもたらす進化の方向性

時間:2019年8月7日(水) 15:00~17:00 会場:Room5(高等教育推進機構 E311)

15:00~15:05 香曾我部隆裕

趣旨説明

15:05~15:30 S02-01 ○守屋央朗, 佐伯望

過剰発現が適応的に働く遺伝子の体系的同定

Systematic identification of genes whose overexpression is adaptive

15:30~15:55 S02-02 ○北沢美帆, 藤本仰一

発生過程からみる花器官配置のゆらぎと多様化

Developmental basis for the diversification of floral organ arrangements

15:55~16:20 S02-03 ○守野孔明, 和田洋

らせん卵割型発生における割球運命の保存性をもたらす発生システム

Development system that results in the conserved blastomere fate in spiralian development

16:20~16:45 S02-04 ○上坂将弘, 倉谷滋, 武田洋幸, 入江直樹

脊椎動物の発生過程は進化を反復するのか?

Does vertebrate embryogenesis recapitulate the evolutionary history?

16:45~17:00

総合討論

トップバッターである岡山大学の守屋央朗博士には、出芽酵母において発現量が強く制約されている遺伝子とそうでない遺伝子とがあることを紹介してもらいました。出芽酵母において発現量が厳密に決められている(すこしでも変動すると増殖率が激減する)遺伝子は少数派(全体の 2% ほど)で、ほとんどの遺伝子の発現量はゆらいでも適応度に影響がなく、進化で適応とともに変化するのも、その大多数の遺伝子でした。少数の遺伝子の発現量がなぜ制約を受けるかについては、その遺伝子の素性から考察すると、それら遺伝子は連携して代謝や細胞内輸送等に関わっており、ひとつが過剰発現してしまうとフロー全体のバランスが崩れてしまうからではないかとのことでした。

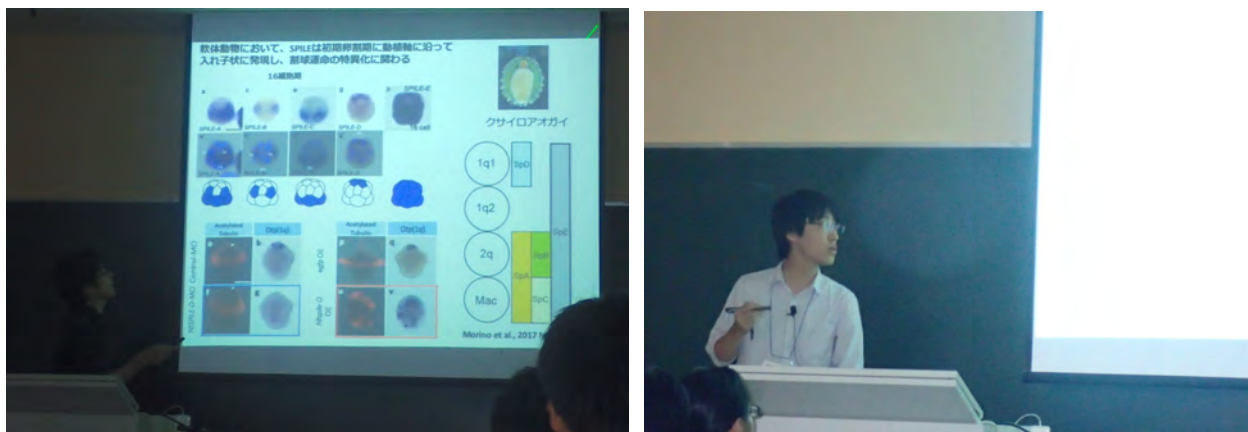


守屋(左)および北沢(右)による講演

続くスピーカーは大阪大学の北沢美帆博士。彼女には被子植物における花器官の配置の秩序(いわゆる花序)について講演してもらいました。花器官の配置は植物間で広く保存されているらせん葉序と異なる典型をもちます。具体的に言うと螺旋ではなく、whorl と呼ばれる同心円状の構造をとります。それら花に特異的な器官配置はらせん葉序に空間上非対称なポテンシャルを導入することで説明できることを数理モデルを使って説明してもらいました。また同モデルを用いると、自然界で見られる花びらの重なり方の規則性も説明できることから、進化で変えることのできないらせん葉序に非対称性をもたらす空間ポテンシャルを印加することで全く新しい空間構造を作ったのだ、という描像は妥当と思われました。

筑波大学の守野孔明博士には、発生システム浮動の具体例として海産無脊椎動物における系統特異的転写因子群と割球運命特異化システムに関する研究を紹介してもらいました。軟体動物や環形動物のように発生初期にらせん卵割をする動物において、卵割後の各割球のその後の発生運命は保存されていることが知られています。守野博士は割球のアイデンティティを特異化する転写因子群として、らせん卵割動物に特有であるホメオボックス遺伝子群の SP1LE を含む多種多様な系統特異的転写因子群を同定し、①(Hox 転写因子群のように)複数の転写因子の発現状態から割球のアイデンティティが特異化されること②(Hox と異なり)割球運命は保存されているにも関わらず、系統特異的転写因子群による割球のコードの仕方は種ごとにバラバラであることを示

しました。このように発生の結果至る状態が保存されているにも関わらず、そこに至る経路が異なってしまう現象は発生システム浮動 (Developmental System Drift, DSD) と呼ばれており、その成立機序は未だよくわかっていません。今後の研究が待たれますが、現状最も有力な仮説として、発生初期の摂動に対する安定性を確保するために冗長なアイデンティティのコードの仕方を獲得したのではないかと、そして一度冗長なコードがつくられると、冗長であるがゆえに進化の際にさらに別の遺伝子でコードされるようになってよく、結果としてコードのされ方が多様になっていくのではないかと考えている、とのことでした。



守野(左)および上坂(右)による講演

最後の演者の理化学研究所の上坂将弘博士に、脊椎動物の胚発生の各段階と系統進化との関係性について話してもらいました。発生中に個体のゲノム配列は基本的に全く変化しないと考えられています。その一方で、ゲノムのエピジェネティックな状態は発生の時間経過とともに変化し、転写因子などが結合できるオープンクロマチン領域が発生段階ごとに異なることが知られています。上坂博士が①発生の各段階における DNA のオープンクロマチン領域を同定し、②各領域の DNA 配列が獲得された進化的時期との間の相関について調べたところ、両者の間には並行関係が見出されました。この結果は発生においてオープンクロマチン領域の推移が進化をなぞる、反復的傾向を持つことを示唆しています。今後、発生中にオープンクロマチン領域がどのような作用機序でコントロールされているのか、なぜ進化を反復しがちになるのかについての更なる研究が待たれます。また、今回観測された反復的傾向がいわゆる発生砂時計の後半部分でしか成り立たなかったのは示唆的です。たとえば発生の初期、中期、後期の違いをクロマチン構造の制御のされ方から特徴付けることは可能なのでしょうか。興味はつきません。

総合討論では主に各演者の講演内容に関しての追加の質問と、それぞれの研究結果がどのように結びつくのかに関して議論が行われました。予定された時間を超過しつつ、聴衆から多くの質問、コメントを受けてシンポジウムは盛況の内に幕を閉じました。今回のシンポジウムは皆が知っている大問題にアタックするというよりは、抽象的で未だ問いになっていないものに具体的なかたちを与えたい、というシンポジウムでしたので、どのくらいの聴衆がついてこれるのかオーガナイザー

として正直かなり心配だったのですが、シンポジウム中の反応やその後の懇親会での会話によるフィードバックから察するに、まあそれなりの影響を与えることはできたのかなと思っています。整地していった、よりまとまりのある、実り多い議論に成長させていくのは今後の(僕らの?)課題です。



総合討論の様子

最後に私ごとになりますが、シンポジウムのオーガナイザーをやるのは初めてのことでした。案の定、反省する点が多々ありましたが、同時にいい経験にもなりました。開催を打診してくれた古澤力さんに感謝いたします。

## シンポジウム講演要旨

S02-01

### Systematic identification of genes whose overexpression is adaptive

過剰発現が適応的に働く遺伝子の体系的同定

○守屋央朗<sup>1</sup>、佐伯望<sup>1</sup>

1 岡大・院環境生命

細胞内のタンパク質群の総体、すなわちプロテオームは、細胞種や細胞がおかれた環境により決まった構成比を示す。これを視覚化すると「プロテオームの形態」ともいえる様相が浮かび上がる。プロテオームの形態にも制約を受けている部分とそうでない部分が存在する。増殖中の出芽酵母では、約 2% (100 種類) のタンパク質のわずかな過剰が適応度を著しく低下させる (Makane et al., *Genome Res.* 2013)。すなわちこれらのタンパク質の発現量は強い制約を受けている。それでは、様々な環境下や進化的文脈においてもこの制約は変わらず存在するのだろうか、あるいはこの制約を超えて適応や進化が起きるのだろうか? この疑問に答えるため、様々な環境下で過剰が適応的に働くタンパク質を体系的に取得する実験系の構築を行った。本講演ではこの実験によって得られたタンパク質過剰による適応—進化について議論したい。

S02-02

### Developmental basis for the diversification of floral organ arrangements

発生過程からみる花器官配置のゆらぎと多様化

○北沢美帆<sup>1,2</sup>、藤本仰一<sup>2</sup>

1 阪大・全学教育、2 阪大・院理

陸上植物の地上部の器官配置には、葉序とよばれる一定のパターンがある。葉序パターンは、葉の配置のほか、被子植物の花の配置や花器官の配置にもみられる。種子植物では、葉序パターンは茎頂分裂組織という多細胞組織で形成される。一方、単一の頂端細胞の分裂により器官配置が決定されるコケ植物や、遠く隔たった系統に属する褐藻でも同種のパターンがみられる。よって、種子植物特異的、茎頂分裂組織特異的ではないパターン形成機構の存在が示唆される。このように系統を超えた安定なパターンがみられる一方で、被子植物の花器官の配置には、葉序の定型とは異なるパターンや、同種内でのゆらぎがみられる。これらの例外的なパターンやゆらぎは、通常のパターン形成機構に外的な位置情報やノイズを加えることで再現できることが、葉序パターン形成の数理モデルにより示唆された。本発表では、被子植物の花器官配置が、形態形成の制約の中でいかに多様化してきたかを議論する。

S02-03

### Development system that results in the conserved blastomere fate in spiralian development

らせん卵割型発生における割球運命の保存をもたらす発生システム

○守野孔明<sup>1</sup>、和田洋<sup>1</sup>



## 1 筑波大・生命環境

らせん卵割動物(軟体・環形動物など)は左右相称動物の一群であり、らせん卵割型発生と呼ばれる発生パターンを示す。らせん卵割型発生の特徴として、卵割がらせん状に進むこと(らせん卵割)に加え、卵の動物-植物極軸に沿って特定の位置に特定の発生運命を持った割球群が生み出されることが挙げられる。この発生運命分配パターンは、例外はあるものの、動物門を超えてよく保存されていることが知られている。本発表では、まずこれまでほぼ未知であった割球運命特異化の分子的な背景について、少なくとも軟体動物において系統特異的転写因子群が重要な役割を果たしていることを示す。一方で、それらの遺伝子レポーターや発現パターンが軟体動物内でも保存されていないことも紹介する。最後に、遺伝子レポーターや発現パターンの変動にも関わらず割球運命が進化的に保存される仕組みについて、発生システムの冗長性や頑健性という観点から議論したい。

## S02-04

### Does vertebrate embryogenesis recapitulate the evolutionary history?

脊椎動物の発生過程は進化を反復するのか？

○上坂将弘<sup>1</sup>、倉谷滋<sup>1</sup>、武田洋幸<sup>2</sup>、入江直樹<sup>2</sup>

1 理研、2 東大・院理

脊椎動物に見られる形態的多様性の背後には、およそ 5 億年にわたって変わり続けてきた発生過程がある。しかし、この発生過程の進化は完全に自由だったのだろうか？「発生は進化を繰り返すように進行する」とする反復説がもし正しいならば、発生過程の進化的変更はランダムではなく、新しい進化的変更ほど後の発生段階に反映されると考えられる。しかし、これまで反復説の真偽は決着がつかず、実験的検証もほとんど行われてこなかった。今回、発生に関わるゲノム領域に着目し、各領域が活性化する発生段階とそのゲノム領域が獲得された進化的時期を推定することで、「発生過程には、進化的に古いゲノム領域が先に、新しい領域が後に活性化される傾向がある」という反復傾向を支持する結果が得られたことを報告する。また、この反復傾向は、発生過程全体を通して見られるわけではなく、遺伝子発現レベルで保存された発生中期以降に限られることもわかってきた。本発表では、これらの研究結果をもとに、反復傾向をもたらした脊椎動物進化とその背後にあるであろう発生機構との関係性を議論したい。

# 机

倉谷 滋

2014年執筆の未発表エッセイに、2019年6月加筆したもの

こんなタイトルで始めると、またいつかのよう  
に高峰秀子になった気分になる。それはとも  
かく、研究者や学者にとって机というものは  
それはそれは本質的に大切なもので、場合  
によっては親兄弟のような親しささえ覚える  
こともあれば、昆虫学者のファーブルが生前、  
自分愛用の机の行く末を案じていたという位  
だから、長年のうちに机に魂が宿ると主張し  
てもバチは当たらないと思うのである。「100  
年経った机が命を得て妖怪となる」などとい  
う話があってもいいと思うのである。

これまで一体いくつの机の世話になったこと  
だろう。小学校で、中学で、はては学生時代  
の下宿で、人生それぞれの時代を象徴するア  
イテムのひとつは紛れもなく机であり続けた。  
現在とは言う、先の引越時に大枚はたいて  
購入したフランス製の骨董机を使っていて、  
それがまたやたらと具合が良く、大層気に入  
っているのである。それを選んだ理由という  
のがそもそも、ファーブル愛用の机と良く似  
ていたからなのだが、とにかくシンプルで、  
華奢な見かけのわりにしっかりしているのが  
良い。これが、英国ヴィクトリアン調とな  
ると、無駄に派手でよろしくない。そんなす  
っきりした机を、バルコニーに面した窓際に  
置き、すでに散々物書きに使った。

もちろん、机さえあればいいというものでは  
ない。目の前の壁には木製棚を架け、昆虫標  
本とか、鉢とか、独和辞典とか、ノーチラス  
号の模型とか、諸々一切の小物を置いている。  
もちろん照明も必要で、部屋全体が一様に明  
るいは落ち着かないし、明るければいい  
でもでもないが、さりとて周囲の明度に大  
きな差が出ないような目に優しい配慮も、私  
のような歳になると大いに必要となる。結果、  
机の前方がごちゃごちゃすることになるが、  
手許はあくまですっきりとさせている。

先にも書いたように、机は壁に向け、かつ窓

際に置く。それが基本である。できるなら西  
側に向けておきたいが、それはひとえに手暗  
がり避けるためだ(当然、左利きの人は東向き)。  
どうしても駄目なときは、欧風に部屋の真ん  
中にポツンと置くことも出来ようが、これ  
では部屋が散らかって仕方がないし、日本人  
の私にしてみるとまずもって落ち着かない。  
それ以前にスペースがない。書斎には出窓の脇  
にベッドも置いてあるのだ。これは、ゲーテ  
に倣ってのこと。いずれ、机は私にとっては  
商売道具も同然、すでにここから5冊の単行  
本が巣立ち、いま6 & 7冊目が完成間近だが、  
それもひとえにこの机のセットアップのお陰  
と言って過言ではなく、机を置ける部屋があ  
るかどうか、私にとってはほとんど死活問題  
なのだ。すなわち、机はそれ自体小さな仕事  
場で、それをクリエイティヴ、かつ、集中で  
き、想像力に満ちた空間にするためには、ち  
よっと知恵を絞る価値はある。さもなければ、  
ソファに寝そべり、日がな一日映画を観るな  
どということになりかねない。

その机で書いた拙著のうち二冊は、数百頁に  
もなろうかという分厚い本で、他人が読む価  
値よりも本人が書いた価値の方が大きいかも  
しれないという代物だ。たぶん、この机と、  
それが提供してくれる異空間がなければ、こ  
のようなものはとても作り出せなかった。ヘ  
ッケルの著書やゲーゲンバウアーの解剖学書  
の横に山尾悠子の作品集など置いてあったり  
すると、ますますそんな気がしてくる。科学  
執筆にとってそれが良いことかどうか、とん  
でもないものを書いてしまったという自覚だ  
けが残った。仮にそれが本当にとんでもなく  
ても、カタカナの「トンデモ」でさえなけれ  
ば良いと居直っている。

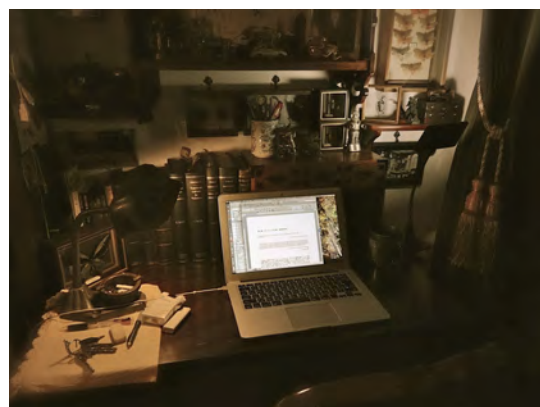
書物に限らない。エッセイでも、論文でも、  
小説でも、いつどこで書いたかによって、内  
容と風情がえらく違ったものになる。一体に  
執筆という活動は、見えないところで複数の

時間や空間が錯綜するものなのである。なぜなら、人間の思考自体が次元を行き来するからだ。自分はここにいる、かつ、ここにはいない。いま書いている文章は、自分の脳の中での一種独特の空間と時間の中から紡ぎ出され、現実の時空と自分の間に何か結界のようなものすら感じる。しばし筆を休めて周りを見渡し、街の中で自分が棲息している位置をあらためて確認し、そしてまた何か思いついては思考に没入する。思考と文字列からなる、この特異空間の中を再び跳梁する。ならば、現実の空間から執筆空間に簡単に没入できるための、いわば「タイムトンネル」のような装置を机の周りに張り巡らせておくのも重要だろう。まるで、巨大ロボットを操縦するコックピットのように。つまり、私にとってはそれが「窓つきの机」なのである。

自分の書斎がこの街の一角にある。とすれば、この窓から遠くに見える、あのポートタワーのてっぺんの喫茶室で珈琲飲んでいる客や、ミント神戸の映画館でエレベーターを待っている誰かからは、北に広がる山の麓の小さな建物のひとつ、その2階の端っこにある窓が、微かにぼおーっと光っているのがわかるであろうし、それを望遠鏡で拡大して眺めたなら、そこの主、つまりこの私が、机でなにやらしきりとパソコンのキーボードを叩いているのが見えるであろう。また一方で、机の上に目を転ずれば、煙草の煙から迷惑そうに飛んで逃げるハエトリグモと目が合うこともある。つまり、机の上の小世界にも山があり、谷がある。神戸港の形が机上に広がり、入れ子構造をなす。それが自己言及性とアナロジーを象徴する。バーバラ・スタフォードの言ではないが、あらゆる叙述の本質はアナロジーなのであり、ひとつのスケールから異なったス

ケールへと移動し、別の世界に焦点を合わせる刹那、先程まで必死に紡いでいた思考の綾が新しい紋様を描きながら突如として眼前に広がり始める。主体と客体が転倒し、主観が客観の姿を得る。たぶん、執筆中の大脳皮質の中ではそんなことが起こっているのだと思う。世界の中で居場所を作る。それがすなわち部屋の中に机を置き、そこでものを書くという行為なのである。

そうそう、もうひとつ。部屋の壁には、ベックリーンの「死の島」の複製を架けた（別に東出昌大を真似ているわけではない。あの映画が封切られるずっと前からそうしている）。私はこれがないと落ち着かない。なんでもこの絵は江戸川乱歩のお気に入りだったそうで、探偵小説家の日影丈吉が書き残しているところに依れば、乱歩の書斎にも同じものが架けてあったらしい。生から死へ、喧噪から静寂への移行。物書きと言う行為は、つくづく時間と空間のあわいに現象するらしい。



### **Constrained & Directional Evolution Newsletter Vol. 3 No. 3**

発行：2019年8月21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/>