

平成9年度千葉県立中央博物館自然誌シンポジウムの記録

形の進化学の現在

平成9年度千葉県立中央博物館自然誌シンポジウム「形の進化学の現在」が1998年3月7日に中央博物館講堂で開催された。このシンポジウムでは、はじめに、主催者から開催主旨の説明があり、その後6人の講演者によって発表が行われ、最後に総合討論を行った。約150名の方が参加され、活発な討論が行われた。ここにそのプログラムと講演要旨を載録した。

プログラム

開催主旨 (9:45-10:00)

森田 利仁 (千葉県立中央博物館地学研究科)
生物の形の多様性と進化—理論的アプローチの進展—
(10:00-10:45)

関村利朗 ((中部大学工学部)
手足の進化とそのメカニズム (10:45-11:30)

野地澄晴 (徳島大学工学部生物工学科)
分子系統と形態進化 (12:30-13:15)

小澤智生 (名古屋大学理学研究科地球惑星科学教室)
脊椎動物頭蓋骨の発生と進化 (13:15-14:00)

倉谷 滋 (岡山大学理学部生物学教室)
生物現象に現れる紋様・パターンについて—その数理的接近— (14:15-15:00)

三村昌泰 (東京大学大学院数理科学研究科)
提言: 巻貝にモデル生物を (15:00-15:45)

遠藤一佳 (東京大学大学院理学系研究科地質学教室)
総合討論 (15:45-16:30)

講演要旨

形の進化学の現在 —シンポジウム開催主旨—

森田利仁 (千葉県立中央博物館地学研究科)

形態進化という問題には、生物学のほとんど全分野がかかわっているといえます。そのためかどうかは別にして、形態の進化に関する議論はときに発散し、分野間の情報交換が希有で、それぞれの分野で独自に理解が進行してしまうという傾向があるようです。特に日本においては、その傾向が強いでしょう。古生物学に深くかかわっている研究者の立場から述べるならば、残念ながら日本の古生物学者の形態進理解は、断続平衡説や種選択説が登場した1970年代以降はほとんど止まっているといえます。古生物教育において、進化総合説や断続平衡説の解説があればよいほうで、形態進化に関する最新の議論はほとんど紹介されていないのが現状です。決して知る必要がないわけ

はないことは、古生物学が進化パターンを事実として整理する際に、そのパターンを説明する進化の概念が大きく影響しているということから分かります。これには、断続平衡説登場後、それまで進化について沈黙してきた多くの古生物学者が、にわかに化石記録の再調査を行い一時的にせよ古生物学の中で進化パターン論が花開いた(?)ことを例として挙げるだけで十分でしょう。知る必要がないからではなく、単に、知る機会を持てないだけであろうと思います。

これは古生物学者が極端に不勉強だからではなく、形態進化という問題が置かれてきた歴史的経緯も関係しているかもしれません。進化総合説以降、一時期、古生物学や発生学などの大進化に関わる分野は進化学の主流から離れ、互い分断されてしまったという歴史があります。しかしにもかかわらず、形態進化という問題は、数理物理学から地質学までの広い専門知識を必要とし、とても、個人個人の研究者の努力ではすべての知識をカバーすることは困難です。そしてその傾向は今日ますます強くなってきています。

このシンポジウムが、形態進化という問題を一つの分野として総合的に研究できない現状に対して、その一助になればと考えています。

生物の形の多様性と進化 —理論的アプローチの進展—

関村利朗 (中部大学工学部)

われわれの周りをみるだけでも、生物は動物、植物に係わらずじつに様々な形をしている。これら生物の形はどのようにして形成され、また、その多様性は如何に生成されたのかを知りたい。この問題は、古くから認識されていたものの、現代においても未解決の最も深遠な問題の一つである。しかし、これまでこの問題は、あまりにも単純化しすぎたり、また、一方では一般化しすぎて哲学的に捉えたりしていたように思われる。最近、コンピュータ・グラフィックなどコンピュータ関連の技術の発展と数理・理論的解析方法の進展とが相まってその理論的研究が急展開しつつある。

さて、生物の形態形成機構として、以下のような幾つかの考慮すべき要因がある。

1) 遺伝子的要因:

発生学、発生遺伝学などで研究されている形態を司る遺伝子群の発現機構。

2) 物理・化学的要因:

生物も元をたどれば、原子・分子から出来ており、原材料という観点から見ても、また、遺伝子産物としての蛋白質、シグナル分子など様々な分子の働きを見ても、結局、物理・化学的制約を受けざるを得ない。

3) 生態学的要因:

植物であれば、光、土壌中の栄養、空気中の二酸化炭素などの外部環境の影響を多分に受ける。また、動物であれば、同種あるいは異種の生物との生存競争など生態学的制約を避けられない。

4) 機能的要因:

生物個体はそれを構成する個々の組織、構造を一つのまとまりのある機能的体系として維持していなければならない。

5) 偶然的要因:

これといった原因を特定出来ない偶然的働き。

などが考えられる。これら要因の働き方は問題の対象によって様々であり、一言では言い表わせないが、個別の問題に限れば比較的わかり易いであろう。そこで、本講演では、以下の幾つかの具体例、例えば、単一細胞としての赤血球の形、多細胞体制としての原腸形成や動物の表皮パターン、生物個体としての草本植物のシュートの形態などの問題に焦点をあてる。そして、上記の諸要因がどのように生物の形態形成に関わるのか、生物の形の多様性を生成する機構は何か、またその進化との関係はどうか、などについての原理的な考え方を探りたいと思う。

参考文献

関村利朗 (1997). 生物の形の多様性と進化—総論—, 数理科学, No. 412, pp. 43-47.

手足の進化とそのメカニズム

野地澄晴 (徳島大学工学部生物工学科)

脊椎動物は前肢と後肢をそれぞれ1対もっている。一方、昆虫は3対の脚を持ち、2対の翅を持っている。それらの形態は多様であり、最も特殊な前肢は鳥類の翼であり、昆虫では葉や花に擬態したものもある。われわれはニワトリ胚とコオロギ胚を用いて、肢の形態形成のメカニズムを研究している。驚いたことに、脊椎動物の四肢の形成メカニズムも昆虫の肢の形成メカニズムも基本は同じであるようだ。最近、翼と脚の形

態を決める重要な遺伝子が発見された。それは、Tbx4とTbx5と呼ばれている。Tbx4は脚に、Tbx5は翼が形成される時に特異的に働き、肢芽が脚になるか翼になるかの運命を決定している。これらの遺伝子と相同な遺伝子は昆虫においても存在している。

また、親指から小指の形態を決める遺伝子の一つとしてソニックヘッジホッグ(Shh)が知られている。Shhは指の形成だけでなく、身体の左右軸の決定、運動神経の分化、肺や腸の形成、眼、毛や歯の形成にも関与している。ヒトではShhに突然変異が生じると単眼になる場合もある。Shhは一つの遺伝子が各形態形成の場で反復して使用されていることを示す典型的な例である。しかも、Shhと相同な遺伝子であるヘッジホッグ(hh)は、昆虫類においても脊椎動物と同様に脚、翅、腸、眼などの様々な形態形成の場において発現している。

そこで、まず、完全変態類のショウジョウバエとは異なる新たな昆虫の系として不完全変態類に属するコオロギを使用し、それぞれの脚の形態形成のメカニズムの一部を比較してみたところ、非常に良く保存されていることがわかった。今後、擬態しているカマキリを用いて同様な研究を行う予定である。さらに、脊椎動物の四肢の形成に関与する遺伝子群と昆虫の脚の形成に関与する遺伝子群を比較してみると、発現の場所、時期、量には変化があるが、関与する遺伝子はほとんど同じであることがわかった。

これらのことから、動物の形態形成の基本的なメカニズムは共通であり、たぶん進化の過程の初期にすでにできあがっていたと考えられる。しかも、それは脚や四肢に限らず、眼や脳も同じであると考えられる。そこで、形態形成単位に関連した遺伝子群の単位を、形態形成遺伝子単位(Morphogenetic Gene Module, MGM)と新しく名付けた。このMGMの重複と反復使用による形態進化について議論する予定である。

分子系統と形態進化

小澤智生 (名古屋大学理学研究科地球惑星科学教室)

生物の形態は個体発生、系統発生、生態などのいくつかの支配要因が関与し決定されている。従って、形態進化の研究もこれらのどの要因を重視するかで異なってくる。発生遺伝学者の立場では、発生における形態形成の過程や突然変異と形態変異との関連などが重要な研究となるであろう。生態学者の立場からは、各個生態と関わる機能形態に関心が向けられるであろう。一方、系統進化学者は、化石記録、形態情報に基づく分岐分析、塩基配列データなどの遺伝子情報などを手がかりに系統関係を復元し、系統進化の過程で形態がどのように進化してきたのかを明らかにしようとしている。

本講演では、演者がかかわってきた形態進化及び分子系統に関わる以下の話題を紹介し、シンポジウムへの話題提供としたい。

(1) 古腹足類キサゴ類の集団に見られる突然変異型。キサゴ類の集団標本を調査していると、極めて低頻度ながら通常の個体と形態上著しい差のあるいくつかの“畸型”が発見される。同一の形態的特徴を持つ“畸型”は、同種の集団間や異種間でも認められる。出現頻度や形態の性質からこの“畸型”は形態に及ぼす遺伝子の効果が大きい突然変異型であると解釈される。キサゴ類で発見される“畸型”とはほぼ同じ形態をもつ種が古生代-中生代の古腹足類ユーオンファルス超科や現生のカタベガイ科に共通して認められ、突然変異型が集団内に固定し固有の形態を持った種が成立した可能性を示唆している。いわゆる hopeful monster の進化上の貢献については賛否両論あるが、演者は進化過程のあるフェーズ（例えば古生代初期）において hopeful monster は進化に大きく貢献したのではと考えている。

(2) キサゴ亜科の系統と形態進化。キサゴ亜科は古腹足類ニシキウズ科の中で最後に分化した単系統であることが130形質にもとづく分岐分析によって明らかにされている。巻貝としては例外的な砂底での内生活（濾過食者）への適応を反映して、その大部分の種の基本形態は互いに類似している。すなわち、底質に潜るのに好都合な螺旋の低く殻表の平滑なトロコイド型の殻を持ち、殻底にはしばしば厚い滑層座が発達している。しかし同亜科を構成する3族の一つパンキピア族は殻形態からはキサゴ亜科とは到底思えない高い螺旋をもった属種より構成されている（事実最近まで別科として扱われてきた）。この事例は殻形態だけにに基づく化石軟体動物の分類に一定の限界があることを示唆している。

(3) 分子系統学が明らかにした哺乳類の系統と形態進化。最近、哺乳類を対象にした分子系統解析が盛んに行われてきている。その主なものは、ミトコンドリアDNAのシトクローム*b*遺伝子の配列データに基づく目・科内の系統関係の解析であり、多くの新知見がもたらされた。演者らも同遺伝子の情報にもとづき、絶滅種マンモス、ステラーカイギュウを含めたテチテリア（長鼻目、海牛目、岩狸目を含むアフリカ起源の哺乳類グループ）内の系統について解析するとともに、テチテリアが単系統群であることを明らかにした（Ozawa *et al.*, 1997: J. Mol. Evol., 44）。ミトコンドリアDNAに比べ分子進化速度の遅い核DNAの配列を用いて白亜紀や古第三紀に起こった古い分岐に関する研究も、この数年来行われるようになってきた。その成果として、食虫類は多くの系統を含む多系統群であり、南アフリカの乾燥地帯に生息する食虫類キンモグラ類、トビジネズミ類は、管菌目のツチブタ類と

ともにテチテリア類（長鼻目、海牛目、岩狸目を含む）と単系統群を構成することが明確になった。このアフリカ大陸起源の単系統群の例に代表されるように、哺乳類では原始的な共通祖先から形態的にも生態的にもきわめて多様性の高い動物がクレード内で進化してきたことを示しており、これまでの形態に基づく哺乳類の分類体系と系統進化のシナリオは大幅な見直しが迫られている。

脊椎動物頭蓋骨の発生と進化

倉谷 滋（岡山大学理学部生物学教室）

脊椎動物の頭蓋骨がどのような成り立ちをしているのか、それをどのような統一スキームで記述することが出来るのか、それは形態学の最初の問題意識であった。現在、それは脊椎動物のボディプランの進化的起源、脊椎動物の形態発生機構というかたちに姿を変え、分子レベルでの説明原理を得、ふたたびその重要性が問い直されている。ここでは脊椎動物の(1)分節的起源と(2)鰓弓骨格系のメタメリズムを中心にレビューする。脊椎動物の頭部分節性は分節分化のマスター遺伝子である、一連のホメオボックス遺伝子の発現と深く関わっている。とりわけHox遺伝子群は菱脳レベルにおいて鰓弓それぞれと1対1に対応した発現パターンを示すが、顎を形成する第1の鰓には発現しない。さらに比較形態学的には顎の前にもうひとつの鰓が存在したとされてきた。細胞系譜と軟骨分化の機序という視点から、この顎前弓領域（＝梁軟骨）は確かに鰓と同様な性格を色濃く持つことがわかる。また、体軸上にHox遺伝子だけではなく、複数の遺伝子コードが存在し、神経堤細胞のパターニングを脊索の腹側で司っていることが推察される。鰓の繰り返し、すなわちプランキオメリズムの上に発現する遺伝子コードは、従来考えられていたより複雑なものであり、後者が前者の上に二次的に重ね合わされ、局所的に分節的規則性を得たものとする考えが最も整合的である。

生物現象に現れる紋様・パターンについて —その数理的接近—

三村昌泰（東京大学大学院数理科学研究科）

はじめに

小さい頃、空に浮かぶ雄大な雲の形、あるいは動物園や水族館でみた鳥、虫、魚等の皮膚に現れる紋様、パターンの不思議さ、美しさそしてそのバラティエーが我々人間の手を借りずに、自然が独自につくりあげたということに心を動かされたものである。

我々が紋様、パターンを眺めて、美しいと感じるとき、それらは対称性（シンメトリー）と密接に関係し

ている場合が多いであろう。1952年、ドイツの数学者であるワイル(Hermann Weyl)は、彼の著書「シンメトリー」において、「日常的な意味では、対称的であるとは均整がとれていて、バランスが良いことを意味します。このとき、対称性とは、各部分を全体に統合する一種の調和を表現しています。まさに、美は対称性と密接に関係しているのです…」と述べている。例えば、バランスという言葉のイメージからは、直ちに左右同形対称(あるいは鏡映対称性という)が思い浮かぶ。これは高等動物(例えば、人間)の形態構造において顕著に見ることが出来るが、5つの腕を持つヒトデは左右同形対称性の他に、72度の回転対称性を持っている。この他にも任意の角度の回転対称性を持つ円や球の形状は色々な所で見る事が出来る。このように自然界には高い対称性から低い対称性まで様々な対称性をもつ紋様・パターンが現れている。

対称性に関して今から100年ほど前、ピエール・キュリー(妻マリーと一緒に放射能の研究を行い、ラジウムとポロoniumの元素を発見した物理学者)は「理論・応用物理学会誌」において、「あることが原因となって、ある結果が起こるとき、原因がもつ対称性はそれによって生じる結果の中に再び現れる」というパラダイムを発表している。この原理は一見すると、正しいように思われるが、もう少し精密な表現が必要である。

自然界には数学で言うような完全な対称性は存在しない!

数学で言うところの対称性はまったく完全なものであると我々は暗黙のうちに認めているが、自然界には完全な対称性を持った形状はほとんど存在しない。対称性を持った形状にも目に見えない小さな「こぼ」や「くぼみ」があったりする。つまり自然界には微小な「でこぼこ」、「ずれ」あるいは「ゆらぎ」等の微小擾乱(乱れ)が常に存在しているのである。

状況によって、微小擾乱は減衰したり、増大したりする!

それにもかかわらず、形・パターンがある対称性をもって我々の前に存在しているということはその対称性が微小擾乱に対して安定でなければならないことを意味している。喩えて言えば、机の上に転がっている鉛筆は「安定」で、鉛筆を逆にして先端で立っている状態を考えると、ほんのかすかな風が当たっただけでぐらついて倒れてしまっ、つまり「不安定」であって自然界には存在しないのである。このことは、もしも完全に対称で、微小擾乱はまったく存在しないような理想状況では、キュリーの原理は正しいのであるが、自然界の対称性には常に微小擾乱が存在しているために、キュリーの原理はそのままでは正しくない。与えられた微小擾乱が果たして減衰するのか、あるいは増大するのか、つまり、安定性を調べなければなら

ない。どのような条件下で微小擾乱が減衰して対称性は維持されるのか、あるいは、微小擾乱が増大して、その対称性が破れ新しい対称性に移行するのかを考察する必要がある。

このような対称性の破れに関連した形、パターンの出現は生物界においても見ることができる。良く用いられる例として、1個の対称性の高い「球形」である受精卵細胞の卵割がある。卵割の最初の段階において2細胞に分かれるとき、ほとんど平面の膜で仕切られる対称な2つの半球が出来上がり、これらは更に2つに分割され、4つの細胞となる。こうして見事な対称性の破れを見ることが出来る。このような細胞分化の例として、動物の皮膚に現れる縞模様や斑点などのパターン形成もその例と考えられるであろう。シマウマや豹などの皮膚に現れるパターンはそこに分布される色素細胞の密度に依存して決まるが、生まれたとき、色素細胞は一様に分布されているが、段々大きくなると、色素細胞が非一様になり、縞状あるいは斑点状に分布することからパターンが見える。これも一様な状態という高い対称性が破れて、低い対称性を持ったパターンが現われたと解釈することが出来るであろう。

ここで次のような問題が起こる:「これら細胞分化における対称性の破れはどのような機構から起こるのであろうか?」この問題に関心を持ったのがイギリスの数学者であり、論理学者でもあったアラン・チューリング(Alan Turing)である。1952年彼の著書「形態発生の化学的基礎」において、このような細胞分化は次のように解釈されると述べている。

「細胞は最初にはまったく均質であるかもしれないが(環境から生じる乱れに対して安定である)、時間が経過し、ある時期になると、(例えば、微小な乱れが引き金になって)この均質な状態が不安定となり、それによってある種の構造すなわち、パターンが出現するのである。」

このような対称性破れを発生させる機構に対してチューリングは拡散促進不安定性という仮説のもとで数学モデルを立て、その解析から、対称性破れの可能性を示唆したのである。

拡散促進不安定性

まずいくつかの化学物質(例えば、赤や、青、緑の色を積極的に作り出す因子)を含む細胞が、膜を通して結合されているとしよう。このとき、膜を通して、化学物質が濃度の高い細胞から、濃度の低い細胞へ濃度差に比例して流れ込む性質を拡散と言う。すなわち拡散とは、2つの細胞内の化学物質の濃度差を減らして等しくさせるような性質である。

性質1 細胞は拡散膜によって結合されている。

次に、細胞内の因子については、細胞分化を積極的に進める活性因子と、それを押さえる抑制因子があり、次の3つの性質を持っていると考える;

- 性質 2 活性因子は自己触媒的に増加する；
- 性質 3 抑制因子は活性因子の増加を抑える；
- 性質 4 活性因子は性質 1 によって増加するが、そのとき、抑制因子を作り出す。

以上 4 つの性質のもとで、2 つの細胞 C_1 , C_2 が拡散膜で結合していると考え、各細胞内の活性因子は自己触媒的に増えるが、それを抑える抑制因子のバランスによって、各々の因子濃度はある定常状態をとっているとしよう。拡散は、細胞 C_1 , C_2 内の因子濃度差を減らしていく性質があるので、この状況では細胞内に少しぐらい擾乱があったとしても、2 つの細胞の因子濃度はやはり同じ定常状態をとることが予想されるが、チューリングが必ずしもその予測は正しくないと言ったのである。すなわち、拡散膜を通して抑制因子の出入りが、活性因子に較べて速い（これを拡散が強いと言います）場合を考える。今、細胞 C_1 にある活性因子が何らかの擾乱によって濃度が少し増えたとする、性質 4 によって、それを抑える抑制因子も増える。しかしながら、抑制因子は、活性因子に較べて拡散が強いので、より速くもう一方の細胞 C_2 内に流れ込む、すなわち、本来、細胞 C_1 内の活性因子の増加を抑える役目である筈の抑制因子が、もう一方の細胞 C_2 に入り、そこの活性因子を抑えることになる。その結果、細胞 C_1 内の活性因子は更に増え、それによって作り出された抑制因子は細胞 C_2 に入り、そこの活性因子を抑えるということになり、2 つの細胞濃度差は更に広がる、つまり、対称性の破れが起こるというわけである。チューリングは数学モデルを通してこのようなパラドックスが起こることを示した。以後、このような不安定性は拡散促進不安定性と呼ばれている。

チューリングのこのような対称破れ機構は、発生生物学の世界ではなかなか認められていない。その主な理由は機構の鍵となる因子が細胞分化において見つからないからである。しかしながら、彼の提唱した拡散促進不安定性は、拡散そして活性因子と抑制因子が性質 1~4 のもとで相互作用によって起こる現象であり、何も生物学的メカニズム特有のものではなく、そこにある普遍性を感じることが出来るであろう。

1994 年、生物から離れて化学の世界に、拡散促進不安定性がおこる化学反応系が見つかり、動物の表皮に現われる紋様に似たパターンが現われたのである。このことの重要性は、チューリングが考えたようにもしも性質 2~4 をもつ活性因子と抑制因子が存在するならば、対称破れが起こるということが確認されたことである。それに呼応する形で、一昨年、科学雑誌 Nature に、近藤・浅井、両氏による精密な観察によって、熱帯魚エンジェルフィッシュの縞模様パターンがチューリングの拡散促進不安定性によって起こる

ことを強く示唆する論文が発表された。この結果、応用数学、特にパターン数学的手法と生物学のパターン形成との距離が飛躍的に短くなったのである。今回の講演ではこの辺りを紹介したいと思う。

提言：巻貝にモデル生物を

遠藤一佳（東京大学大学院理学系研究科地質学教室）

「水面の渦巻き、星雲、旋じ風以外の自然界のらせんはすべて生物によって作られる」（ベイトソン、1982）とまで言われるように、らせんは生物を特徴づける形である。その代表的な例がその多様な形態から多くの愛好家を魅了してやまない貝殻であるが、その基本形はすべて対数らせんにかなり良く近似することができる。では、なぜ貝殻はそのような規則的ならせん形を呈するのだろうか？ 対数らせんでは、その性質上、ある一巻きの形がその次の一巻きと相似形である。このことから、「貝が軟体部のプロポーションを変えずに成長しながら徐々に貝殻を付加させていくので対数らせんの形が生まれる」という説明がよくなされる。しかし、これはほとんど説明になっていないのではないか。

貝殻の成長については、理論形態学的な研究が先行している。Raup は、巻きの拡大率・離心率・転移率という 3 つのパラメータ（と殻口部の形）によってほとんどの貝殻の形を記述できると主張した。しかし、このモデルは貝殻の巻きが対数らせんであることを前提にしているため、なぜ対数らせんか？ という問いに対しては全く無力である。その後 Okamoto と Ackerly によって独立に開発された動漂溝モデルは、対数らせんといった全体的な規則を前提とせずあらゆる貝殻の形を記述することを可能にした。また貝殻の形を表現するには、微小時間での貝殻成長を、伸びる、膨らむ、曲がる、よじれるといった要素に分解して考えると見通しがよいことを明らかにした。しかし、これらの要素の生物学的な基盤は全くと言っていいほど分かっていない。

貝殻は、材質的には主に炭酸カルシウムからできており、外套上皮から分泌される有機マトリックスと、同じく外套上皮から輸送される無機イオンとの相互作用によって形成される。微小時間での貝殻の成長機構を知る上では、これらの外套上皮を構成する各細胞の分裂、活性・不活性化、移動、細胞死などの挙動が重要であることは明らかであろう。特に、曲がる、よじれるといった成長の要素を考えると、細胞群は局所的に統制のとれた挙動をとっていることが想定され、これらの挙動は細胞間コミュニケーションの言語として重要視されている種々の細胞増殖因子（EGF, IGF, TGF-beta, BMP など）によってコントロールされていることが十分予想される。これらの細胞増殖因子の

同定や発現パターンの解析の他に、炭酸カルシウムの沈着機構の解析、人工変異体や“トランスジェニック貝”の作成・解析、あるいは無重力状態での貝殻成長の解析なども有用な情報をもたらすであろう。これらの研究を効率よく進めるには、あるモデル系にまずは努力を集約することが肝要である。殻形態のある意味

での複雑さ、世代時間、飼育の容易さなどを考えると、陸棲あるいは淡水棲の巻貝がモデル系として適していると考えられる。本講演では、未だ絵空事であるこのような研究計画を実現化するための呼びかけをしたいと思う。