解説

食虫植物における形態複雑化メカニズムの解明

福島健児^{1,2,*}, 藤田浩徳¹

¹基礎生物学研究所

²総合研究大学院大学

*現 コロラド大学デンバー校

Carnivorous plants produce morphologically complex leaves that serve as a trapping device. Among a variety of the trap leaves, pitcher-shaped leaves have been considered to have evolved by drastic morphological changes, since no evolutionary intermediate has been identified in both extant and extinct species. Here we review roles of organ polarity and cell division patterns in the pitcher development, as well as applications of vertex dynamics model to understand leaf development. Development and evolution of pitcher leaves are inferred from both experimental and computational approaches.

Carnivorous plants / *Sarracenia* / adaxial-abaxial polarity / vertex model

1.

食虫植物の形態進化

食虫植物は、小昆虫を主とした動物を“食べる”ことで貧栄養環境への進出を果たした植物である。25万種とも30万種とも言われる多様な被子植物のなかで、現在までにおよそ700種が食虫植物として認識され、それらすべてが葉を使って捕虫を行う。罠の性状は分類群により様々であり、たとえばモウセンゴケ属は葉の表面に無数の腺毛を備え、トリモチ式に虫を捕らえる(図1A)。初夏の園芸店で一際目を引くハエトリソウは、獲物との接触刺激を感知し、挟み込み式に虫を捕らえる(図1B)。タヌキモ属は水生の食虫植物であり、袋状の葉を減圧して捕虫に備え、獲物を周囲の水ごと吸い込んでしまう(図1C)。ウツボカズラ属やサラセニア属も袋型の捕虫葉を作るが、こちらは陸生であり、落とし穴式に虫を捕らえる(図1D)。分子系統解析の結果をもとに、これらの食虫植物の祖先は光合成に特化した扁平な葉を持っていたことがわかっている¹⁾。つまり、複雑巧みな食虫植物の罠は、祖先を迎ればシロイヌナズナやヒマワリやソメイヨシノと同じように平らな葉だったわけである。では、どのようにして進化したのであろうか。多彩な食虫植物の中でもとりわけ、袋型捕虫葉は劇的な形態進化の例である。平らな葉のどこをどう変えれば、落とし穴式に虫を捕らえる罠が出来上がるのだろうか。筆者らは最近、この疑問の一端を明らかにしたので本稿で解説したい。

図1

食虫植物の捕虫葉。(A) アデレーモウセンゴケ *Drosera adaelae*. (B) ハエトリソウ *Dionaea muscipula*. (C) イトタヌキモ *Utricularia gibba*. (D) ウツボカズラの一つ *Nepenthes bicalcallata*.

2.

表と裏が決める葉のかたち

形態進化を論じる前に、葉がどのようなメカニズムで形作られるのかを紹介する。被子植物の葉は、茎の先端で分裂を続ける細胞群、茎頂分裂組織から分化してくる。茎頂分裂組織は通常ドーム型であり、葉の原基はその周縁部に突起状の細胞塊として生じる。この突起の中で最も初期に起こるイベントのひとつが器官極性の獲得である。従来から、葉には3種類の極性が

Development of Carnivorous Pitcher Leaves

Kenji FUKUSHIMA^{1,2,*} and Hironori FUJITA¹

¹National Institute for Basic Biology

²SOKENDAI (The Graduate University for Advanced Studies)

*Present Address: University of Colorado Denver

図2

葉の器官極性と細胞分裂方向の関係。

あると考えられてきた（図2）。まず一つ目は、先端基部軸に沿った極性である（図2 青矢印）。シロイヌナズナの葉は、先端側が広く、基部側は狭い。先端基部軸極性の一例である。次に、中央周縁軸に沿った極性がある（図2 赤矢印）。一般的な葉の多くは中央部分に最も太い維管束を持ち、周縁部には比較的細い維管束が走る。このような組織分化の違いが中央周縁軸極性として認識されている。最後に、本稿と最も関わりの深い向背軸方向の極性（adaxial-abaxial polarity）がある（図2 黒矢印）。中学校の授業で、葉の表側には柵状組織や導管があり、裏側には海綿状組織や篩管が位置するだとか、気孔は葉の表側よりも裏側の方が高密度であるなどと学んだ方もいるであろう。それこそ正に向背軸極性の例である。特徴的な組織が分化するより前の発生段階では、遺伝子の発現パターンを指標として表裏を見分けることが可能である。葉の発生初期においては、表側は茎頂分裂組織を向いており、裏側はその背面にあたる。このとき、葉原基のどこを表側ドメインに分化させ、どこを裏側ドメインにするかといったパターン形成が、葉の形を決める鍵となる。

葉は、いったいどのようにして平らになるのだろうか。前述の通り、葉の原基は円柱ないしはドーム型の突起である。成熟した葉と比べればとても平らとは言えない。しかし、ドームを縦に二分して片方を表側、もう片方を裏側とし、その境界面を引き延ばすように成長させていくと、ドームはどんどん扁平になっていくはずだ。これが、向背軸極性に依存した葉の扁平化モデルである（図3）²⁾。この発生モデルは、キンギョソウ（*Antirrhinum majus* L.）の変異体 *phantastica* において観察された表現型をもとに提唱された²⁾。この変異体は、葉の表側ドメインの分化を促進する MYB 型転写因子 PHANTASTICA を欠く。その結果、位置的には葉の表側であっても、表側の特徴を有した組織と裏側の特徴を有した組織がモザイク状に入り混じって生じる。そして、表側組織と裏側組織が接する部分には、境界に沿って葉身のような突起が生じる。そのほ

図3

表裏に依存した葉の形態形成モデル。上段が普通葉の発生、下段が盾状葉の発生を示す。水色が表側組織、黄色が裏側組織を表す。

かに、この変異体からは葉身を全く持たない棍棒状の葉も出てきた。組織分化を調べてみると、どうやら裏側の特徴しか有していないようなのである。これらの観察が、向背軸に依存した葉の扁平化モデルの提唱へとつながった。シロイヌナズナなど、他の被子植物を用いた研究でも、このモデルと整合的な結果が得られている³⁾。

葉原基のドームを縦に割っただけの表裏パターンで生じるのはシロイヌナズナのような葉であり、便宜上、本稿では普通葉と呼ぶ。それに対して、葉原基の基部を裏側だけにすると、表裏の境界は先端側にしか生じない。このような表裏パターンの下では、盾状葉と呼ばれる葉が生じる（図3）⁴⁾。葉の基部側は円柱状の葉柄となり、先端側が盾状の葉身を持つ。実際、シロイヌナズナにおいて、表側の分化促進因子の働きを弱めると、普通葉が盾状葉に転換されることがある³⁾。こうなると、表裏パターンを変化させるだけで色々な形の葉を作れそうだ。食虫植物の袋型捕虫葉だって作れるかもしれない。実際、葉原基の形態比較をもとに、袋型捕虫葉は盾状葉と共通の発生様式を持つとする仮説が提案されている⁵⁾。そこで筆者らは、袋型捕虫葉において表と裏に特徴的な遺伝子の発現パターンを調べ、この仮説の検証に取り組んだ。

3.

袋型捕虫葉の表裏

袋型の捕虫葉を作り、落とし穴式に虫を捕らえる食虫植物は、被子植物の中で3回独立に進化している。アジアを中心に分布するウツボカズラ科、オーストラリア南西部に固有のフクロユキノシタ科、そして、南北アメリカ大陸に分布するサラセニア科である。筆

図 4 ムラサキヘシソウの捕虫葉形態。(A-B) 正面 (A) および側面 (B) から見た捕虫葉。B では袋の左半分を取り除いている。スケールバーは 10 mm。(C-D) 捕虫葉の横断切片。切片の位置を B に破線で示す。黄色が篩部 (裏側要素), 青色が木部 (表側要素) を表す。スケールバーは 100 μ m。

者らは、サラセニア科に属するムラサキヘイソウ（図 4A-B）を研究材料として選んだ。国内の栽培業者から継続的に入手が可能であり、袋の形態が比較的単純なためである。ムラサキヘイソウの捕虫葉から横断切片を作製すると、袋の壁部分がドーナツ状に見える（図 4C-D）。図 4D で外側に飛び出しているのはキールと呼ばれる突起である。維管束の向きを見ると、節部が袋の外側を向いている。対して、木部は内側を指す。袋の内側が表で外側が裏なのである。これは、盾状葉のように葉の基部側が裏側優勢になったときに見られる特徴である⁵⁾。キールも同様で、ほぼ裏側化した組織であることがわかる。

袋型捕虫葉が裏側優勢になった器官であることを確認したところで、その発生過程における表裏パターンの解析に取り掛かった。まず、葉の表側での発現が真正双子葉植物で保存されている遺伝子 *PHB* と、同様に裏側での発現が保存されている *FIL* をムラサキヘイシソウから単離した。どちらも転写因子をコードする遺伝子であり、表裏極性の成立に機能する。これらの遺伝子断片から RNA プローブを合成し、RNA *in situ* hybridization 法によって植物体内での発現部位を可視化した。もし、袋型捕虫葉が盾状葉と同じメカニズムで発生すると予想した Franck (1976) の仮説が正しければ、葉原基の基部側が裏側化しているはずで、*FIL* の発現が基部側全体に見られるはずである。しかし、この予想は的中しなかった。葉の基部側でも、表側には *PHB*、裏側には *FIL* という二面的な発現パターンが維持されていたのである⁶⁾ (図 5)。この結果は、袋型捕虫葉の発生様式は盾状葉のものとは異なり、独自のメカニズムを有する可能性を示唆している。

図 5 ムラサキヘシソウにおける *PHBULOSA* (*PHB*) および *FILAMENTOUS FLOWER* (*FIL*) 遺伝子の発現パターン. (A) RNA ISH による mRNA の可視化. 走査型電子顕微鏡により撮影した葉原基の形態と切片作製位置を左に示す. 右の横断切片では, mRNA の局在が紫色の色反応で検出されている. SAM: 茎頂分裂組織 (B) 遺伝子発現パターンの模式図.

4. 裏表パターンでなければ何を変化させている？

袋型捕虫葉が盾状葉のように表裏パターンを変化させて形作りを行うとする仮説は否定されてしまった。しかし、遺伝子発現部位の変化だけが向背軸のチューニングポイントではない。普通葉と比べて、袋型捕虫葉が裏側優勢になっているのは間違いないので(図4)、向背軸に関連した何らかの秘密があるはずである。袋型捕虫葉の発生は扁平な葉原基に始まり、成長するにつれて先端側に穴のような構造が形作られる(図5)。この穴が将来の袋の内側である。発生初期の横断切片を見ると、先端側と基部側の間で形態に明瞭な差異はない。しかし、発生が進んでくると徐々に違いが出てくる。先端側は、両サイドの周縁部が徐々に盛り上がってくる。その結果、二つ折りではあるものの扁平な形になる。一方、基部側は表側中央部が突出してくる。もし、葉の先端から基部まですべての部分で周縁

部の成長が生じるならば、シロイヌナズナのように扁平な葉となるだろう。袋型捕虫葉では、基部が表側方向に盛り上がることで、袋を“とじて”いるのである。先端側と基部側の成長様式に違いをもたらす原因は何か。それこそが袋型捕虫葉を袋型たらしめる独自性であるだろう。

植物は細胞壁を持つがゆえに、隣接する細胞同士の位置関係を崩すのが困難であり、後生動物の発生過程で見られるような細胞移動を起こせない。必然的に、細胞分裂と細胞肥大が形作りの主たる原動力となる。葉の発生初期においては細胞分裂が活発であり、この時期の細胞肥大は、度重なる分裂によって小さくなった細胞のサイズを一定まで補償する。発生が進むにつれ、細胞分裂活性は低下し、逆に細胞肥大活性が優勢となる。ムラサキヘイシソウの葉原基は、細胞分裂活性が優勢の時期に袋の原型を成立させるため⁶⁾、これに鍵がありそうだ。

5. 袋型捕虫葉の細胞分裂様式

一言に細胞分裂といっても、形態形成に影響するパラメーターは多数存在する。分裂細胞の局在、分裂頻度、分裂方向などがその例である。私たちはまず、細胞分裂方向の解析を行った。植物の細胞分裂方向は3種類に分けられる。細胞を正六面体に近似すると、その六面体は3通りに割ることができ、器官軸との関係によって並層分裂、縦分裂、もしくは横分裂と呼ばれる(図2)。並層分裂は組織表層と平行に新たな細胞壁を作るような分裂方向で、組織内の細胞層の数を増やす。垂層分裂は組織表層と垂直な向きに細胞壁を作る分裂で、細胞層の数はそのままに、層内の面積を増やす。さらに、器官の先端基部軸との関係で、垂層分裂は縦分裂と横分裂に分けられる。縦分裂は先端基部軸と平行に細胞壁を作って、葉の幅を太くする。横分裂は頂端基部軸と垂直に細胞壁を作り、葉の長さを増す。

筆者らは、葉原基の横断切片をDAPI(4',6-diamidino-2-phenylindole)染色することで、細胞分裂方向を可視化した。DAPIはDNAを染色する蛍光色素であるため、有糸分裂期の細胞においてはその染色体を可視化できる。有糸分裂期中期の染色体は、姉妹染色体がくっついたまま将来細胞壁を成す位置(赤道面)に整列する。その後、それらは紡錘糸に引かれて将来の娘細胞へと分配される。このように、染色体が整列している向きや分配される角度を捉えられれば、細胞分裂方向がわかる。細胞種によっては染色体の整列面と細胞の分裂面がずれることもあるのだが⁷⁻⁹⁾、ムラサキ

図6 袋型捕虫葉の発生における細胞分裂方向。葉の先端側でくぼみを作る部分と基部側で突起を作る部分において、細胞分裂方向を解析した。(A-D) 葉原基の横断切片における細胞位置。くぼみと突起が分化する前(A-B)と後(C-D)の形態を示す。(E) 各細胞位置の分裂方向。データの分布をバイオリンプロットで示した。白点は中央値、太線と細線はそれぞれ ± 1 および ± 1.5 四分位範囲、曲線はデータ密度を示す。P値はMann-Whitney U-testにより算出した。

ヘイシソウの捕虫葉発生においてはそのようなずれはほとんど生じない⁶⁾。袋型捕虫葉の先端側(表側にくぼみを作る部分)と基部側(表側に突起を作る部分)で、各細胞位置の分裂方向を比べた結果が図6である。普通葉では、どの細胞位置でも縦分裂が主に起こる¹⁰⁾。袋型捕虫葉においても同様に、多くの細胞位置で主に縦分裂が起こっていることがわかる。しかし、表側2層目および3層目に注目すると、葉原基の先端側では、その他の位置の細胞と同じように縦分裂であるが、葉原基基部側では並層分裂を起こしていることがわかる。この表側特異的な分裂方向の違いが、袋型の葉を作る仕組みなのかもしれない。

6. バートックスモデル

細胞分裂方向に特徴があるのはわかった。しかし、それは袋型捕虫葉の発生にどれほど重要なのであろう

か、実験的に検証するためには、サラセニアの葉の基部側で表側2層目および3層目の細胞に縦分裂を強制して平らな葉になるか調べるだとか、シロイヌナズナの葉原基で同位置にある細胞を並層分裂させて袋型になるか調べるといったアプローチがあるだろう。しかし、シロイヌナズナのように研究リソースが整った植物であっても組織特異的に細胞分裂方向を操作するのは極めて難しい。そこで筆者らは、葉の発生をモデル化し、形態形成をコンピュータ上で再現することで細胞分裂方向の影響を検証することにした。

モデル解析のための基本的枠組みとしてバーテックスモデルを用いた¹¹⁾⁻¹³⁾。この数理モデルでは、細胞は多角形もしくは多面体で表され、その頂点（バーテックス）における力の釣り合いとして細胞の運動が記述される。多細胞組織はそれら細胞の繋がりネットワークとして捉えられ、細胞分裂、細胞死や細胞移動などはネットワークの追加、削除もしくは繋ぎ替えとして表現される。バーテックスモデルは、様々な多細胞組織へと適用が広がるのと同時に、最近では実験結果との定性的・定量的検証、3次元空間モデルへの拡張などが精力的に行われてきており、多細胞組織の形態形成機構の新たな解析手法として急速に広がりつつある。

ここでは葉原基の横断切片上での形態変化を想定し、2次元モデルを考える。組織内部は、多角形として表現された細胞が隙間なく配置しており、頂点や細胞境界は隣の細胞と共有している（図7A）。従ってすべての頂点の位置が確定すれば、各細胞の位置や形が決まり、そして組織の形態が確定することになる。各頂点（ r_i ）の運動はそれに作用する力（ F_i ）に依存して

$$\eta \frac{dr_i}{dt} = F_i$$

の形で表わされる。この式は頂点の質量を無視した場合の運動方程式に対応しており、左辺は頂点の動きに対する摩擦力（ η は摩擦係数）を表している。作用する力はしばしば頂点位置に依存する保存力としてポテンシャル（ U ）を用いて

$$F_i = -\frac{\partial U}{\partial r_i}$$

と与えられる。この場合、各頂点はポテンシャルを最小化するように移動し、それが最小値に達したところで力が釣り合い安定化することになる。従ってポテンシャルを変えることにより、様々な力の条件に柔軟に対応することが可能である。どのような力条件を仮定

図7

バーテックスモデルの概要。(A) 細胞ネットワーク。(B) 頂点の組み替え (T1 transition)。(C) 細胞分裂。

するかは、実際の細胞の挙動に応じて適切に設定する必要がある。よく用いられる条件として、細胞 i がその面積（ S_i ）を一定の値（ s_i ）に保持しようとする力（細胞面積に関する弾性力）

$$U_s = \sum_i K_s (S_i - s_i)^2$$

と細胞境界 j の長さ（ L_j ）を短くしようとする力（細胞境界の収縮力）

$$U_b = \sum_j K_b L_j$$

が基本的な条件としてしばしば用いられる。これらの式において各パラメーターは細胞の力学的特性に関連しており、 K_s はその標準面積に戻そうとする力の効率、 K_b は頂点間に働く張力の効率にそれぞれ対応している。

以上の条件を用いることにより、各細胞は一定の面積を保ちつつ境界を最小化しようと行動するので、比較的大きさが揃っている丸みを帯びた細胞の集団をうまく再現できる。今回扱う葉原基も同様な形態的特徴を示すので、これを基本的条件として用いた。しかしこれだけでは、組織全体の形態が細胞増殖により比較

的柔軟に変形し、一定の形態を保ちにくい可能性がある。一方で植物組織においては、表層の細胞壁が内側よりも厚く、またクチクラ層があることにより、組織の外層が内部よりも強固になっていると考えられる。それを反映させるために、組織表層での頂点間の結合を内部よりも強くすることにより、組織外形が変形しにくくなる条件（表層頂点間 k の弾性力）

$$U_E = \sum_k K_E (L_k / L_E - 1)^2$$

を加えた。 L_E は弛緩状態での表層頂点間距離、 K_E は弾性力の効率に対応する。

動物細胞を対象にした場合、隣接する頂点が極端に接近した時に頂点の組み替え（図 7B）を行うことにより、細胞の配置換えを行わせるのが一般的である。この設定は細胞移動によって引き起こされるダイナミックな形態変化の再現において極めて有効である。一方で植物細胞は通常動くことはなく、細胞間の相対的位置関係は変化しないので、今回のモデルにおいて頂点の組み替えは禁止している。またそれに伴い、頂点同士が極端に近づくのを避けるために頂点間の反発力

$$U_R = \sum_j K_R / L_j$$

を導入している。以上を考慮して、今回のモデルにおける力の条件として最終的に

$$U = U_S + U_B + U_E + U_R$$

をポテンシャルとして用いた。

細胞分裂は既存の細胞に新しい頂点と細胞境界を追加して二分割することにより行われる（図 7C）。もし細胞増殖がなければ、すべての力が釣り合い平衡状態に達したところで組織の形態が定まることになる。しかし細胞分裂が起きると、そこでの局所的な力のバランスが崩れ、新たな安定状態に向かって組織の変形が行われることになる。この細胞増殖とそれに伴う組織変形を繰り返すことにより、組織の成長過程をコンピュータ上に再現することができる。さらには実際の実験では検証が難しいような、力の条件や細胞分裂様式を変化させた“仮想実験”をモデル上で容易に行うことも可能である。このことは形態形成機構の理解に非常に有用であると同時に、バーテックスモデルなどの数理モデルを用いる大きな利点でもある。

7.

袋型捕虫葉の形態形成シミュレーション

実験的に観察された細胞分裂様式が形態形成に与える影響を検証するため、著者らは葉の発生過程を模した 2 次元のバーテックスモデルを構築した。まず、袋型捕虫葉の先端側と基部側が分化する前の横断切片像に似せた 100 細胞からなる組織を作り、それを初期形態とし（図 8: 左）、 *PHB* と *FIL* の遺伝子発現パターンをもとに、表側と裏側の表皮細胞を指定した（図 8）。次に細胞分裂活性であるが、もちろん活発な部分とそうでない部分がある。発生初期のシロイヌナズナの葉は、周縁部で細胞分裂活性が高いことが知られている¹⁴⁾。ムラサキヘイソウの葉でも矛盾しない観察が得られたので、葉の周縁に相当する表側表皮と裏側表皮の境界から細胞分裂を促進するモルフォゲンを拡散させた（図 8）。表皮細胞は内部の組織から分子シグナルを受け取って細胞分裂活性を調節することがわかっている¹⁵⁾。そのため、表皮細胞の分裂は隣接する内部の細胞の分裂に依存するようモデル化した。表層から 3 層目までの細胞層における分裂方向を縦分裂としたとき、図 8A のように表裏どちらも面積を増す成長パターンが得られた。これはシロイヌナズナの普通葉や、ムラサキヘイソウにおける葉原基先端側のくぼみと同じような発生様式である。植物の発生においては、細胞分裂とは独立に起こる細胞肥大がしばしば重要な役割を果たすが、ここでは、細胞分裂に伴って減少した細胞面積を補償するときのみ細胞肥大が起こるようモデル化し、実際の発生をうまく再現できている。このことから、我々が対象とした初期の器官発生においては、細胞分裂と細胞肥大を共役させたモデルで形態形成を捉えることができるようである。さて、この形態形成モデルを使って袋型捕虫葉の発生を再現できるかどうか、この解析の肝である。袋型の発生

図 8 葉発生の形態形成シミュレーション。A では表側 2, 3 層目の細胞に垂直分裂を強制しているのに対し、B では同位置で並層分裂が起こるよう設定してある。

に必須な先端側のくぼみと基部側の突起を作る際、葉原基の表側2, 3層目の細胞分裂方向が顕著に異なることは既に述べた。この細胞位置の分裂方向を切り替えたとき、コンピュータ上に構築されたモデルはどのような形態へと発生していくだろうか。図8のAとBを比べると、分裂方向の違いのみによって、くぼみと突起の作り分けが再現されているのがわかる。表側組織を並層分裂させてできた構造は、実際の捕虫葉原基で観察されたように裏側優勢になっている(図8B)。表側ドメインの挙動を見てみると、細胞層を増やすばかりで表面成長を起こしていない。それに対して、裏側ドメインは縦分裂によって徐々に表面成長し、発生が進むにつれて相対的な表面積が増してくる。初期状態では表裏のバランスが取れていても、細胞分裂方向の違いによって裏側優勢となるのである。分裂方向のほかに、初期形態や細胞分裂頻度のパラメーターについても複数検討した。しかしながら、くぼみと突起の作り分けは分裂方向を変えたときのみ生じた。これらの結果から、組織特異的な細胞分裂方向こそが袋型捕虫葉の発生に必須の要素であると結論付けた。分裂方向制御の分子機構はいまだ不明である。しかしながら、そのような制御メカニズムの獲得が、捕虫葉の劇的な形態進化を可能にしたであろうと推察する。

8.

おわりに

被子植物の葉は形態的に多様な器官である。本稿で登場したのは普通葉、盾状葉、そして袋型捕虫葉の3タイプだけであるが、その他にも剣状葉、エリカ葉、偽葉などと呼ばれる様々な形の葉がある。本研究における袋型捕虫葉の解析から明らかになった“組織特異的な細胞分裂方向の変化”が、葉の形態的多様性のどれだけを説明できるものなのかはまだわからない。ムラサキヘイシソウに特異的な現象なのかもしれないし、実はいろんな葉形態を生み出し得る調節点なのかもしれない。この点については、様々な植物種への広がりを見せる発生進化的研究の今後に期待したい。

謝 辞

本稿の内容について有用なコメントを提供してくれた長谷部光泰博士に感謝する。また、グラフィカルア

ブストラクトに使用した写真は倉田智子博士よりご提供いただいた。ここに感謝の意を述べる。

文 献

- 1) Albert, V. A. *et al.* (1992) *Science* **257**, 1491-1495. DOI: 10.1126/science.1523408.
- 2) Waites, R., Hudson, A. (1995) *Development* **121**, 2143-2154.
- 3) Fukushima, K., Hasebe, M. (2014) *genesis* **52**, 1-18. DOI: 10.1002/dvg.22728.
- 4) Gleissberg, S. *et al.* (2005) *Dev. Genes Evol.* **215**, 313-319. DOI: 10.1007/s00427-005-0479-8.
- 5) Franck, D. H. (1976) *Bot. Rev.* **42**, 345-388. DOI: 10.1007/BF02870147.
- 6) Fukushima, K. *et al.* (2015) *Nat. Commun.* **6**, 6450. DOI: 10.1038/ncomms7450.
- 7) Mineyuki, Y. *et al.* (1988) *Protoplasma* **147**, 200-203. DOI: 10.1007/BF01403348.
- 8) Palevitz, B., Hepler, P. (1974) *Chromosoma* **46**, 297-326. DOI: 10.1007/BF00284884.
- 9) Oud, J. L., Nanninga, N. (1992) *J. Cell Sci.* **103**, 847-855.
- 10) Esau, K. (1977) *Anatomy of Seed Plants*, Wiley, New York.
- 11) 奥田 覚ら (2014) *生物物理* **54**, 31-34. DOI: 10.2142/biophys.54.031.
- 12) Fletcher, A. G. *et al.* (2013) *Prog. Biophys. Mol. Biol.* **113**, 299-326. DOI: 10.1016/j.pbiomolbio.2013.09.003.
- 13) Honda, H., Nagai, T. (2015) *J. Biochem.* **157**, 129-136. DOI: 10.1093/jb/mvu088.
- 14) Nakata, M. *et al.* (2012) *Plant Cell* **24**, 519-535.
- 15) Kawade, K. *et al.* (2013) *Curr. Biol.* **23**, 788-792. DOI: 10.1016/j.cub.2013.03.044.

福島健児

福島健児 (ふくしま けんじ)

日本学術振興会海外特別研究員
2015年総合研究大学院大学生命科学研究科基礎生物学専攻修了(博士(理学))
研究内容: 発生進化学, 分子進化学
連絡先: Department of Biochemistry & Molecular Genetics, Research Complex 1 South, 12801 17th Ave., Room #10112, Aurora, CO 80045
E-mail: kfuku52@gmail.com
URL: <https://sites.google.com/site/kfuku52/>

藤田浩徳

藤田浩徳 (ふじた ひろのり)

基礎生物学研究所・共生システム研究部門研究員
1997年東京大学大学院総合文化研究科博士課程修了(博士(理学)), 2009年より現所属。
研究内容: 数理生物学
連絡先: 〒444-8585 愛知県岡崎市明大寺町字西郷中 38
E-mail: hfujita@nibb.ac.jp
URL: <http://www.nibb.ac.jp/miyakohp/asari/htdocs/>