

かたちと遺伝子

1

<連載オープニング記念対談>

生物の形態形成は どこまで わかったか？

倉谷 滋
長谷部 光泰



編集部：地球上に最初に誕生した簡単な形の生命から、現在の多種多様な形の生物が進化してきました。そんな生き物のさまざまな姿を見たときに感じる「なんでこんな形をしているんだろう？」という素朴な疑問に、これまでの生物学は答えることができませんでした。この半世紀に著しく発展した分子生物学は、私たちが知りたかった「生き物の形づくりの秘密」にも、徐々に答えを積み上げ始めています。

2002年の『生物の科学 遺伝』では、「生物の形」をテーマに掲げ、動物と植物の形態研究の最先端に精通したお二人の研究者に、最新の研究成果をまじえて「形」に関する思索をめぐらせていただきます。

まずは、私たちが大きく異なっているとらえている動物と植物の形態形成の特徴について整理することから話を始めていただきますよう。

倉谷：そうですね。とりあえず動物、といっても多細胞体制で比較的メリハリのついた形をもつ後生動物と言ったほうがいいと思いますが、こういった動物はたいがい、「完結したサイズ（決まった大きさ）の胚^{はい}」をもっています。それは成体でも同じことで、

頭から尻尾までのちゃんとした範囲が決まっていて、しかもそれが大きさに決まっている。その中にどのように形のパターンを作り出すか、そしてそれをどのように進化的に使い回していけるのか（あるいは、それをどのように打開するのか）、というような進化の方針がみえるような気がしますね。「進化の方針」という目的論的な言い方をしてしまうというのは、とりもなおさず、そういった形を実現するための発生のしくみが進化的選択の標的になってきたのではないかと、という意味ですけど。

それぞれの動物門が、ある一定の、互いにかけて離れた独特のボディプラン (body plan)、つまり、形づくりの青写真をもっている。脊椎動物^{せきつい}と昆虫は、一見よく似ているけどまったく異なった基本設計図に基づいて作られているわけです。逆に、ボディプランによって定義されるのが動物門ともいえるわけです。とすると、実際の進化の結果は、使えるプランのとりあえずのレパートリーに近いものを示していて、さらに、このようなボディプランの多様性ができあがる前にも、何か発生上の拘束に近いものはできあがっていたんじゃないか、などと考えてしまいます。つまり、あり合わせの遺伝子やら発生機構を使って、むちゃくちゃなものを作ればいいのかというようなものではなかった。むしろ「このようにするしか他に道はない」という状況ができあがっていたという気がするんです。

たとえば左右相称動物の進化に話を限れば、前後軸に沿って、身体の一部の発生上の運命を決めるホメオボックス遺伝子がありますよね（ホックス遺伝子群；*Hox*）。前後軸と背腹軸はこのようにして作るしかなく、前後軸にはホックス遺伝子をこのようなパターンで発現するしかなかった、みたいな…。これは結局、スラックらがズータイプ (zootype) という概念で言おうとしていたことです (Slack *et al.*, 1993; *Nature*, 361, 490-492)。左右相称動物の祖先には、前後軸に沿ってある一定のホックス遺伝子が発現していて、これをもとに多様化していった（するしかなかった）ものが後生動物なんだ、と。

ある意味、ホックス遺伝子の発現パターン（ホックスコード*1）は、動物であることの証です。いわゆるカンブリア爆発（約5.45億年前）とか、バージェス頁岩の怪物（約5.25億年前）というのは、それよりずっと後のことですよ。

長谷部：後生動物*2においては、前後軸などの基本的なボディプランは、現生の主要な動物群ができあがる前、すなわちカンブリア爆発のころまでにはだいたいできあがっていたということですね。

植物の場合は、最も研究の進んでいるシロイヌナズナでもボディプラン形成の分子機構がまだ十分に解けていません。また、被子植物（花の咲く植物）以外の植物の形態形成の研究はほとんど進んでいません。しかし、これまでの知見を総合して考えると、4億年くらい前、すなわちシダ植物が進化したころには、被子植物にみられるような茎頂から葉を作り続け無限成長するようなボディプラン、ある意味で後生動物の前後軸形成に対応するものが確立していたようです。もちろん動物とは異なった遺伝子かつ分子機構を使っていますが。

後生動物のズータイプ形成は新口動物*3と旧口動物*3の分岐以前でしょうから7億年ほど前、まだ動物が陸上化する前にすでに確立されていたことになりますよね。植物の場合、約4億5000万年前に陸上化したんですが、そのあとで大きなボディプランの変化が起こったことになります。もちろん、ボディプランの変化といっても目的論的に進化するわけではありませんので、いろいろなボディプランをもった原始的陸上植物ができて、その中で運良く陸上生活に適していたものが生き残ったということです。

*1 形態的分化の方向を決めるスイッチの働きをする遺伝子が、胚の前後軸に沿って入れ子状に発現しているパターンのこと。この発現パターンは、多くの後生動物*2に共有され、形態進化の土台になったと考えられている。

*2 単細胞性の原生動物に対応する多細胞動物のこと。襟鞭毛虫のような原生動物から海綿動物のような祖先へと進化した可能性が高い。

*3 初期発生のときの胚に形成される原口が成体の口になる動物を旧口動物、原口に由来せず別の場所から口ができる動物を新口動物と呼ぶ。

陸上植物の祖先のゲノム（生物種を規定する遺伝情報のすべて）というのが、倉谷さんのおっしゃる「発生拘束」というか構造的制約に当たるわけですよ。まったく新しい遺伝子を作るといのはなかなか大変でしょうから。

植物の場合は、重力に逆らって上へ上へ伸びるという体制が適応的です。水の中にいる植物はみな、へろへろしている、というか重力に逆らって体を支える必要がありません。しかし、ひとたび陸上化すると重力に逆らって上へ上へと伸びる体制のほうが有利になります。植物は光合成をしますので、光のよく当たる上のほうが良いわけです。そんなときに現在の陸上植物のもつボディプランが確立され、それをもった系統が現在まで生き残っているというのは納得できます。

動物の場合に、いろいろな可能性の中からズータイプが選ばれてきたというのは、どんな適応的メリットがあったのでしょうか。やはり左右相称になり速く複雑に動けることで捕食の効率が上がったことですか？あるいは、ズータイプができあがる前の段階で、後々ズータイプへと進化する遺伝子が適応的であるという状況はあったのでしょうか？

倉谷：いきなり本質的なところにきましたねえ。そこが実際、最近の進化発生学の目的にも近いものじゃないでしょうか。こういった問題については、私はいつも「外的要因」と「内的要因」を区別して考えるようにしているんです。発生の分子機構や進化的つながりについては、かなりのところまでわかってきた。しかし、「なぜこの形に？」といった究極的問題については、確かにおっしゃる通り環境や生態に代表される「外的要因」のようなものもちだすしかないし、そうしなければ淘汰も起こらない（発生上で生ずる内部淘汰のようなものもあります）。さらにそこには偶然もかかわってくるでしょう。よく言われているように、進化をもう一度繰り返しても、まったく同じ動物や植物に帰結するとは限らない。ここは発生学の最も苦手とするところですね。

一方で発生学や形態学の領域としての「内的要因」には、ゲノムの構成から必然的に導かれてくる「限界」とか、祖先のボディプランが設定してしまった発生機構から逃れられない、いわば「形態形成機構のクセ」とでもいうべき事情があると思うんです。そういったもろもろの「縛り」を発生拘束と、とりあえずは呼ぶことができるかもしれません。生物学者がさまざまな生物を分類したり、その系統関係を推定したり、異なった生物の身体の中に相当する器官（相同器官）を見つけだしたりできるのも、こういった拘束があるおかげですよ。

難しいのは、上の内的要因もまた発生パターンを縛って相同的パターンを生みだし比較形態学者を喜ばせているだけではなく、それ自体が外的要因に応答してさまざまなやり方で変形してきたらしいということなんです。でなければ、動物門がこれほど多様であるわけがないし、原腸陥入や胚葉形成の方法、形態も本来一通りであっていいはず。ところが実際はそうではない。

この問題の解答は知りませんが、それがなぜ難しいかということとはわかります。普遍的形態プランとか相同性とか、とにかく「変わらない」ことを約束する内的要因が存在する一方で、実際の生物の形は外的要因に応答して変わり続けてきたからです。その二つの要因が絡まり合って、いわゆる「進化」と呼ばれる現象が進行してきたのではないのでしょうか…と言ってしまうと対談が終わってしまいそうです

が。あるいは「変わらないんだけど、変わってしまう」というのが進化か…。

長谷部：内的要因と外的要因を明らかにしていく、まさしくエボデボ（Evo Devo；進化発生学の略称、Evolutionary Developmental Biology）の醍醐味ですよ。内的要因、すなわち発生拘束としてのゲノム構成がいつごろ確立したのかについて話を移したいと思います。

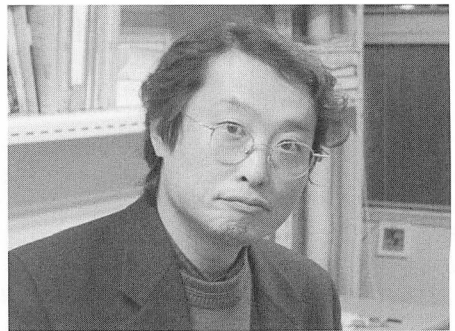
植物と動物の祖先は、約十数億年ほど前に、まだ単細胞生物だった段階で分化したと予想されていますよね（もちろんここで言う植物というのは緑色植物、動物は後生動物です）。ということは、植物と動物は独立に多細胞化したということです。つまり多細胞生物のボディプランを作る機構は、動物と植物で独立に進化した。だから多くの点が異なっているはず。しかし、単細胞の段階とはいえ、元は同じ生物だったわけですから、数十億年前の手持ちの遺伝子は同じだったわけです。そこから、どのように多細胞生物を進化させてくるかという段階で、生物が使う手段というのはそんなに多くなかったのではないかと思うのです。たとえ数十億年あったとしても、遺伝子の数は有限ですし、遺伝子の制御系も星の数よりは少ないはずですから。

たとえば、動物も植物も未分化な組織をいくつかの部分に分けて、それぞれを異なった形態にしている発生様式をもっています。動物の体節形成、植物の花器官形成がそうですよね。また、染色質構造を

くらたに しげる
倉谷 滋 氏のプロフィール

現職：岡山大学 理学部 生物学科 教授

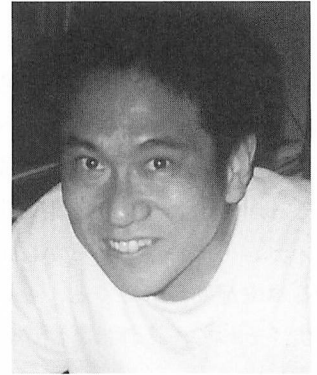
1958年大阪生まれ。京都大学大学院（動物学）から琉球大学医学部助手、米国での6年間のポスドクの後熊本大学を経て、現在のポストに。昨年度から理化学研究所 発生再生科学研究センターのチームリーダーを兼任。大学院時代より一貫して、脊椎動物頭部の形態進化を研究。以来、よそ見をしたことがない。現在はヤツメウナギやスッポンの形態形成を通じて、進化の機構を研究中。再燃した趣味の昆虫採集（蛾類）は、ややもすると研究テーマになりかねない状況。



は せ べ みつやす
長谷部 光泰 氏のプロフィール

現 職：基礎生物学研究所 進化機構第2研究部門（総合研究大学院大学
分子機構論専攻 併任）教授

1963年千葉県生まれ。子どものころから植物が好きだったが、どの植物図鑑を見ても植物の類縁関係があいまいにしか書いていないので自分で調べようと思って東京大学理学部附属植物園の岩槻邦男研究室へ。遺伝子を用いた分子系統解析で陸上植物の系統はほとんどわかったが、できた系統樹を見ていたら系統樹の分かれ目ではいったい何が起きたのだろうと不思議に思えてきて、形の進化の研究を開始。手始めに花の咲かない植物で花を作る遺伝子の祖先を探そうと、米国のパデュュー大学へ。苦勞の末、遺伝子がとれて無事帰国。1997年に基礎生物学研究所に新設された進化の分子機構を調べる種分化機構第2研究部門へ。2000年から現職。http://nibb.ac.jp/~mhasebe



変化させるような遺伝子が、発生過程においても重要な働きをしている点は、植物でも動物でも共通しています。こんな機構は単細胞の段階で確立され、それを少し改変するだけで多細胞段階でも使っているのかもしれませんがね。もちろん、細かい点はいろいろ違うのですが。

そんなわけで、動物と植物の共通性というのはきっと存在するはずで、それを探ることは、数十億年前の祖先生物のゲノムを推定する作業と同じわけです。

一方で、植物と動物、それぞれに固有な内的要因がいつごろ確立したかという問題があります。

植物の場合には、単細胞、あるいは単純な多細胞ボディプランをもっていた緑藻類から陸上植物が進化してきたのですが、その間にずいぶんゲノム自体が変わってきたようです。脊椎動物の進化の過程では2度にわたってゲノム全体が重複し、遺伝子数が4倍になったと考えられていますが、植物の場合にははっきり何回ゲノム重複が起きたかということはまだわかっていません。しかし、それでもずいぶん重複は起きたようです。陸上植物の中でも、同じ遺伝子族（共通祖先に由来する類似した遺伝子の集まり；gene family）について被子植物とコケ植物を比較すると、コケ植物は被子植物に比べてずいぶん遺伝子数が少ないようです。もちろん、遺伝子によってはコケが多いものもあるのですが、全般的

にみて、ということです。遺伝子の配列などもずいぶん変わっているようです。ただ、植物では、動物のホックス遺伝子群のように、発生に重要な働きをもついくつかの遺伝子が規則正しく並んでいるという例は、シロイヌナズナの全ゲノム配列をながめてもなさそうなのですが。

ゲノム構成だけでなく、同じ遺伝子の発現様式や機能もずいぶん変わっていますね。それで、現在の陸上植物のゲノム構成がほぼ確立された時期ですが、おそらく植物が陸上化する前後だったのではないかと考えています。これは、ボディプランのうえではずいぶん違うコケ植物と被子植物で、発生にかかわる遺伝子の機能がお互いによく似ているからです。緑藻類で陸上植物の発生にかかわるような遺伝子が解析された例はあまり多くないのですが、これまでの研究結果をみる限りは、陸上植物とはずいぶん違っているようです。

後生動物の場合は、いつごろ現在の後生動物の多様性の原点になるような内的要因が確立されたのですか。やはり、^{えりべん}襟鞭毛虫類から^{くら}海綿類が進化したころですか？

倉谷：「内的要因が確立した過程」という問題ですね。これについては、やはり分子的側面、細胞学的側面、多細胞体制になってからのボディプランの側面、というように段階的に捉えてゆくのが適切なような気がします。そこの最初のところをかなりハー

ドに解説しているのが、メイナードスミスとサトマリーの著した『進化する階層』（シュプリンガー・フェアラク東京、1997）でしょう。階層という、なんだか分かったような分からないような気にさせられるものですが、ここで述べられているのは、システムがどのような組成・構成をしているか、そしてそれがどのような自己組織化のプログラムと増殖システムを獲得しているかによって、淘汰の対象になる単位が変わってくる、ということだったと思います。そして、それは言語の進化まで説明してしまうらしい。

たしかに、個々の事例については偶然の作用する要素が多いのだけれど、全体としてみたときに、進化過程がどのような組織化を獲得してしまうか、ということについては、ある種必然的な、徐々に階層を積み上げてゆく組織化の過程として理解できるという気がしますね。そういえば、デネットも『ダーウィンの危険な思想』（青土社、2000）の中で、「進化は偶然の産物かも知れないが、昨日までアメーバだったものが今日いきなりトラになるなどということとは絶対はない」みたいなことを言っていました。たしかにその通りです。

多細胞体制ができあがるころというのは、まさにその進化的淘汰の舞台が一つ大きな階層にジャンプする瞬間だったのだと思います。もちろん「瞬間」といっても、そこでは群体を作るとか、粘菌に似た生活環をもつとか、いろいろなバリエーションや逃げ道はあっただろうし、同じゲノムを用いながら、状況に応じて群体を作ったり、多細胞状態になったりというような、多型的な状態を経て徐々に多細胞へ移行するという方法もあったと思いますが…。

おっしゃるように、襟鞭毛虫類はいくつかの遺伝子について後生動物とよく似た配列をもっています。しかも、彼らはしばしば群体を作る。逆に、多細胞動物から二次的に単細胞になったものもいたらしい。

この間、「多細胞動物の細胞接着分子の中でも、ホモフィリック（同じ分子と接着したがる）な分子というのは、そもそも同種の細胞の群体形成のため

に適応していたのであって、群体そのものが多細胞体制の起源ではないにしても、後の本物の多細胞化にとって重要な下地、つまり前適応（exaptation）になったのではないか」などという口を滑らしたら、京都大学の竹市雅俊先生が「そりゃそうでしょ」とおっしゃっていました。私の妄想というのは、同種の細胞だけを見分ける方法として、細胞接着分子、それも自分自身を見分ける能力をもった分子があったら手っ取り早かっただろうということなんです。単一多細胞個体の中で器官形成のことだけを考えるのであれば、細胞接着さえできればどんな分子であってもいいはずなんです。

はじめに私が言った「完結した形」に話を戻せば、海綿というのはあまり動物らしくはないですね。しかし、決して植物ではないですよ。一方で、クラミドモナスとかボルボックス（緑藻類）は植物ですが、群体を作りますよね。やはり、細胞があるレベルのゲノム上の、あるいは細胞学的な組織化を経たしまうと、半ば必然的に多細胞的状态を目指してしまうということなんですか。一種、相似的现象として、多細胞のまねごとをするための最小限のゲノムの組成や、細胞学的構築、あるいは生態的環境のようなものが見つかるとうれしいですね。

長谷部：単細胞から多細胞に進化するには、細胞接着分子の進化と共に、細胞分裂後二つの細胞が切り離されない機構というのも大事ですよ。細胞分裂でできた二つの細胞をくっつけるか、切り離さないか、この二つのどちらか、あるいは両方を獲得できれば多細胞化は可能なんですよ。

後生動物以外の生物では、どちらかという細胞を切り離さない機構のほうが多細胞化に大きく役だったようです。細胞壁をもたずに細胞膜上のタンパク質同士が接触できるなんて、生物全般からしたら極めて例外的な現象ですよ。後生動物はユニークですね。このあたりの話は『蛋白質 核酸 酵素』のエボデボ特集号（2001年8月号特集「発生進化の分子機構—動物と植物の共通性と多様性」）で筑波大学の井上 勲さんがわかりやすくまとめていらっ

しゃいます。

ポルボックスもそうですが、生物によって、なんとも不思議な多細胞化を遂げていますよね。陸上植物だって見方によってはずいぶんへんてこな多細胞なんです。

陸上植物の細胞は原形質連絡という構造でつながっているのですが、このつなぎ目を小胞体が通っているんです。もちろん細胞質もつながっている。ですから、多細胞といっても細胞同士は中身がつながっているんですね。後生動物の場合は、まさしく細胞接着で、二つの細胞は膜で厳格に区切られていますが、陸上植物の場合は細胞質まで共有している。よくいわれるたとえですが、陸上植物はでっかい単細胞生物なんです。

核分裂と細胞分裂が必ずしもリンクしないものも緑色植物には多々見受けられます。核分裂はするけど細胞分裂をしないでどんどん大きくなって、数十センチになる緑藻もありますよね。これで単細胞ですから驚きです。もちろん核はたくさんありますけど、こんなことがどうして起こるのか、遺伝子のレベルでわかったら面白いですよ。

やはり、多細胞生物の進化を明らかにするには細胞生物学と進化学のあらたな融合が必要だし、徐々にそれが始まっているように感じます。

余談ですが、大学院生のときに大腸菌である遺伝子をクローニングしようと思ったんですが、どうしても大腸菌がうまく増えてくれない。よくあることですが、試験管の底にネトーっとくっついてるんですね。いったいどうなっているんだろうと思って顕微鏡で見てみたら細胞がつながっている。修論の提出期限直前でゆっくり観察してられなかったの、細胞分裂がおかしくなったのか、それともあとからくっついたのかはわかりませんでしたけど。大腸菌でも多細胞になれるんだなあに関心しました。

話が戻りますが、システムにかかる淘汰。これは面白い問題ですよ。最近よくいわれるゲノムの発想なんてのも同じコンセプトですよ。たくさんになると個別のものを扱っていたのとは違ったことが

起きうるといふやつ。生物くらい複雑になると、ちょっと風が吹いたら大もうけする桶屋^{おけ}はたくさんいると思うんですよ。

そろそろ話を終わらさないといけないようですが、生物学科って世界中にありますけど、どこも動物と植物を研究している人ってほとんど交流ないですよ。使っている言語も違うし。でも、それはそれで良くて、ある時点まで植物、動物だけしか知らないで育つ。そして、あるとき、なんと違う世界があるもんだと驚く。倉谷さんはそうでもないのかもしれないんですが、私は植物学教室育ちだったので、基生研（基礎生物学研究所）にきてたまたま動物の先生と同じ研究室になり、目から鱗^{うろこ}の感じがしてとても面白かった。この連載も書く前からとても楽しみです。

倉谷：私も思い出話をしますと、京都大学理学部では岩槻邦男先生の「植物形態学」を聴講していたんですよ。植物関係ではそれだけだったかなあ。他に実習でもいろいろやりましたけど。それで、岩槻先生のその講義は、維管束植物の系統進化を個体発生過程から推理するという、先生オリジナルの学説を中心に据えたもので、それが面白くてねえ。ヘッケルの反復説を比較植物発生学に応用するというのは、当時の私にしてみれば、それこそ目から鱗でした。反復説それ自体には問題があるでしょうが、その話の面白いところは、維管束植物の芽が出たころの形態が、別の原始的な植物（名前は忘れましたが）の成体に似ているという…。その発想が素晴らしいんですよ。私の主な興味は脊椎動物だったんですが、この講義はたしかにたいへん印象深かった。大学の講義というのは、こうでなくちゃね。自分の学説をクライマックスにしないような講義だったら下宿で教科書読んでればいいわけですよ。偏向した学生が出てくる危険性はあるけど…。あ、それが本来の京大か。

話を戻しましょうか。多細胞化ということは、やはり、進化の大きなテーマの一つで、岡山大学でも阿形清和さんと、この問題について飲み屋でひとし

きり議論したことがあります。で、問題はやはり、「群体か分裂か」とか「システムの移行」ということになるわけです。システムの移行についていつも気になるのが、私自身はあまり得意でない社会生物学的な問題でして、「誰が子孫を残すのか、何のための多細胞化か」つまり言い換えれば「得をするのは誰か」ということなんです。

映画『七人の侍』（東宝、1954）の中で、「みんなで力を合わせて落ち武者をやっつけよう！」ということになったとき、比較的安全なところに身を置いていた農民の一人が、「そんな割のあわねえこと、ワシにはできねえ。抜けさしてもらおう」と個人主義的に造反しようとしますよね。それを志村 喬演ずる隊長が「自分勝手なことを言うヤツは、今すぐここで叩き切る」とたしなめるわけなんです。このところの決断というのが、まさにシステムの移行に相当すると思うんです。今のような時代にあの映画を観ると、このくだりが一種、ファシズムのようにみえてくるのが面白い。

ようするに「個人的に自分、つまり細胞の一つ一つがどう生き延びるか」という単細胞レベルの文脈から、「個人の安全は時として危険にさらしても、システム全体は守らなければ」という多細胞社会規範のレベルへの移行がどのように進行しえたか、長谷部さんの先ほどの表現をお借りするなら、自分の属するシステムが「ちょっと風が吹いたら大もうけする桶屋」かもしれないということに、どこでどのようにして気づき納得したかという問題なんです。それが群体であろうが、分裂したクローンであろうが、当初は自分と同じ細胞を量産できるものたちの集まりであつたに違いない。ならば（クローンの拡大だけを目標にするなら）、自分が勝手に造反するのが確実で、手っ取り早い成功の方法だった。実際にそうやって「抜け駆け」する細胞も多かったでしょう。

一方で、多細胞個体というシステムの損得を考え

たときに、「表皮」とか「内胚葉上皮」に特殊化することで、栄養摂取や個体の保護を専門的に司る細胞がいたほうがいいのは当たり前。しかし、そういう「分化」を経た細胞にはもはや分裂（生殖）能は残ってはおらず、それは自分以外の仲間に託すことで納得しなければならない。粘菌なんか、それに近いことになっていますよね。見方を変えれば、ボディプランの進化というのは、個々の細胞の損得を越えたところに成立しているわけですね。こういう納得は、個々の細胞のゲノム構成がきわめて近くないと無理でしょうね。

それに関係するかもしれない話として、阿形さんは、「個体の中での細胞の競争」という、とんでもなくユニークな視点をおもちです。プラナリアの新成細胞（neoblast）というのは、例の再生のときに活躍する多分化能をもった細胞集団なんです。これはこれで個体の中でどのようにして自分のクローンを増やそうか、始終考えているんだと。そしてその結果が再生という現象に繋がるんだと。岡田節人先生の「細胞社会学」のコンセプトも、進化生物学的に読み替えると面白いかもしれませんね。

編集部：形態形成過程の進化はさまざまな内的要因と外的要因が複雑に絡み合った現象であり、その複雑さを生みだした多細胞化についてだけでも、まだまだ話は尽きないようです。この続きは、次回からの連載でご執筆いただきます。

この「生き物の形づくりをめぐる研究」は、今回話にのぼった細胞生物学、社会生物学、生態学をはじめ幅広い分野からの視点が加わることにより、ますます面白く進展していくことと思います。本連載が試論の一つの場となり、さらに議論が深められていくことを期待しております。

* 次回の筆者は倉谷 滋氏です。