

ゴールで生活するアブラムシの安全快適な住まいづくりと社会生活

沓掛磨也子¹, 植松圭吾², 深津武馬¹

¹産業技術総合研究所

²総合研究大学院大学

〒305-8566 茨城県つくば市東 1-1-1 中央第 6

Secure and comfortable fortress of gall-dwelling aphids and their social life

Mayako Kutsukake¹, Keigo Uematsu², Takema Fukatsu¹

¹National Institute of Advanced Industrial Science and Technology (AIST)

²SOKENDAI, The Graduate University for Advanced Studies

1-1-1 Higashi, Tsukuba, Ibaraki, 305-8566, Japan

Keywords: evolution, gall, honeydew, manipulation, social aphid

DOI: 10.24480/bsj-review.12b2.00203

1. はじめに

多くの動物は巣の中で生活を営む。最近、ヒトの世界では「巣ごもり生活」が脚光を浴びているが、どんなに籠もろうとしても、まったく外に出ない生活というのは案外難しいのではないだろうか。本稿で紹介するアブラムシ類には、ゴールとよばれる植物組織からなる巣の中で、長期にわたり、究極の巣ごもり生活を実現している種が存在する。長い巣ごもり生活で生じる困難を、アブラムシはどのような方法で解決しているのだろうか。ここでは、昆虫と植物の間で繰り広げられてきた巧妙かつ高度な進化的戦略について紹介する。

2. アブラムシのゴールと社会性

ゴールとは、虫こぶ、虫癭（ちゅうえい）ともよばれ、昆虫などにより植物上に形成される特殊な構造物である。ゴールの形態は、「こぶ」のような単純なものから、複雑かつ精巧な形をしたものまで実にさまざま、観察する人の目を楽しませてくれる（図 1A, 図 2）。このようなゴールは、昆虫が植物の特定の部位に物理的または化学的な刺激を与えることにより形成される。刺激を受けた若い植物組織は、肥大化または奇形化し、通常ではけっして現れない形に成長する。一方、昆虫はゴールの内部で植物組織を摂食（または吸汁）しな

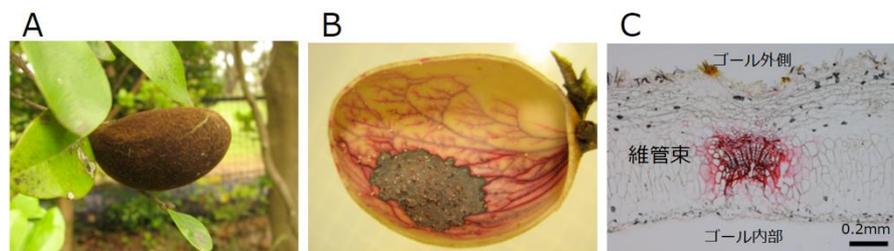


図 1. モンゼンイスアブラムシの閉鎖型ゴール

(A) ゴール外観 (B) サフラニン溶液を吸収したゴール内部の様子 (C) Bの組織切片像 (画像はKutsukake et al. 2019から転用)

から生活する。よって、ゴールは外敵から身を守るための巣であり、また豊富な栄養源である。ゴールの形態はアブラムシの種ごとに異なっているが、同じ種がつくるゴールの形は安定しており再現的である。このことは、ゴール形成がアブラムシ側の何らかの遺伝的因子によって厳密に制御されていることを示している。ゴールが異常な形をした植物組織であることを考えると、アブラムシ由来の因子が、植物の発生プログラムをハイジャックし、自分の都合の良いように植物の形態形成を操作したと考えられる。

このような理由から、ゴールの形態は、植物における昆虫の「延長された表現型」とみなされている (Stern 1995, Inbar et al. 2004)。

アブラムシは地球上に約 5,000 種存在するが、そのうちゴールを形成する種は 10% にも満たないと言われている (Blackman & Eastop 2000, Wool 2005)。一方、アブラムシには、個体間で分業をおこない社会生活を営む種が存在する。そして、一部例外はあるものの、すべての社会性アブラムシが、ある季節になると植物上にゴールをつくることから、ゴール形成と社会性進化には密接な関わりがあると考えられている (Aoki 1987, Foster & Northcott 1994, Stern & Foster 1996, Pike & Foster 2008)。ゴールは外敵から身を守り、エサを供給してくれる大切な巣である一方、ひとたび外敵や病原体に襲われれば全滅する危険がある。そのような危険を避けるため、一部の個体が兵隊に分化し、自己犠牲的にゴールを守っているのである。兵隊の主な仕事は、外敵を攻撃することであるが、それ以外にも、ゴール内で生じる様々な労働に従事する。ここではゴール内での清掃行動に着目する。

3. 開放型ゴールにすむアブラムシのゴール清掃とワックス生産

巣ごもり生活での困難の一つに、巣内の衛生環境を維持することが挙げられる。生物は生きて以上、排泄物や不要なゴミを排出するが、それらを適切に処理しなければ、病原菌が発生したり、生活空間が著しく制限されたりして危険にさらされる。衛生環境の維持には、巣の構造も重要である。アブラムシのゴールには、外部に通じる開口部をもつ開放型ゴールと、開口部がまったくない閉鎖型ゴールの 2 種類が存在する。開放型ゴールの開口部は、ゴールの下部 (地面に近い方) にあいており、アブラムシが排泄する甘露や、脱皮殻、死体といったゴミは、この開口部から外に捨てられる。このような仕事はゴール清掃とよばれ、主に兵

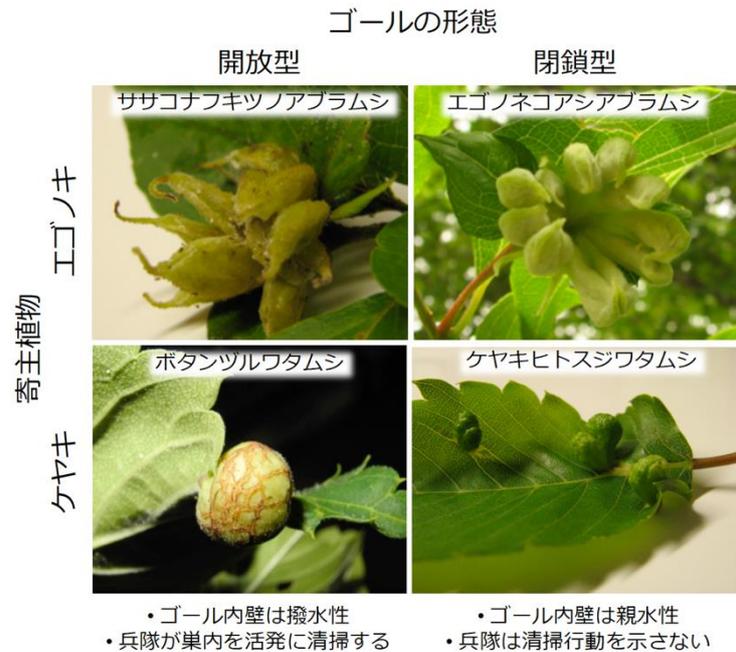


図2. さまざまなアブラムシの開放型/閉鎖型ゴール (画像はKutsukake et al. 2019から転用)

隊によっておこなわれる (Aoki 1980, Aoki & Kurosu 1989, Benton & Foster 1992, Uematsu et al. 2018)。ゴール内の清掃はアブラムシの生存にとって重要である。野外のゴールを枝ごと上下逆向きにして、わざと掃除できないようにしたところ、内部のアブラムシはほとんど死亡してしまった (Benton & Foster 1992)。その死因は、アブラムシ自身が出した甘露であった。甘露はアブラムシの排泄物で、液状でしばしば糖分を高濃度で含み粘性があるため、ゴール内で大量に蓄積すると、アブラムシは付着したり溺れたりして死んでしまう。このような事故を未然に防ぐため、通常ゴール内の甘露は、アブラムシが背板から産生する粉状のワックスに包まれた甘露球として、周りに付着することなくゴール内に存在している (Pike et al. 2002, Uematsu et al. 2018)。これにより、兵隊はトラップされることなく、甘露球を安全かつ効率的に開口部まで運ぶことができるのである。

4. 閉鎖型ゴールの植物組織による甘露の吸収除去の発見

一方、閉鎖型ゴールの場合、有翅のアブラムシがゴールから飛び立つ直前まで開口部が開かないため、最低でも数ヶ月間、種によっては1年以上も外界から完全に隔離されている。いったいどのようにして、アブラムシは蓄積する甘露に溺れることなく、この長期にわたる巣ごもり生活を生き延びているのだろうか。この疑問は長年にわたり謎のままであったが、筆者らの研究により、その答えが明らかになった (Kutsukake et al. 2012)。ここで登場するモンゼニスアブラムシについて紹介したい。本種は常緑樹であるイスノキに完全閉鎖型ゴールを形成する社会性アブラムシで、ゴールは2年以上の期間にわたり、完全に閉鎖している (図 1A) (Kurosu et al. 2009)。ゴール内には数百匹、最大で2,000匹以上のアブラムシが生活している。ところが驚いたことに、ゴールの内部には、多数のアブラムシと大量の粉状ワックスは存在するものの、甘露はどこにも蓄積していなかった。ゴールからアブラムシを取り出してしばらく観察すると、アブラムシは確かに甘露を排出した。このことから、ゴール内の甘露は何らかの方法で処理されていることが示唆された。そこで、ゴール組織が甘露を吸収したのではないかという仮説を立て、これについて検討した。野外のゴールに食紅液を1 mlを注入して、翌日ゴール内を調べたところ、液はまったく残っておらず、ゴール組織が赤く染まっていた。次にサフラニン溶液を用いて同様に実験したところ、ゴール壁が葉脈状に染色された。つまり、注入した溶液はゴール内壁に吸収され、維管束を通じて排出されるしくみが明らかになった (図 1B, C)。続いて、ゴールがショ糖液を吸収するかどうかについても調べた。水の場合は16ゴール中15ゴールで100%の量が吸収されたのに対し、2%ショ糖溶液は10ゴール中8ゴールで90%以上が吸収された。4%ショ糖溶液では10ゴール中6ゴールで35-90%が吸収され、8%ショ糖溶液では11ゴールすべてで40%以下しか吸収されなかった。このことは、ショ糖濃度が上がるとゴール組織による吸収率は減少することを示している。ちなみに、モンゼニスアブラムシの甘露を糖分析したところ、0.5%以下のグルコースが検出された。これは十分にゴールに吸収される濃度であり、また一般的なアブラムシの甘露に比べるときわめて低い濃度であった。このことから、モンゼニスアブラムシは、甘露がゴールに吸収されるように自身の生理状態を調節し、甘露の糖濃度を低く抑えている可能性が考えられた (Kutsukake et al. 2012)。

5. アブラムシにおけるゴール吸水機能の獲得の進化

このような閉鎖型ゴールにおける吸水性は、モンゼンイスアブラムシだけでなく、それ以外の種においても見つかった (図 3)。モンゼンイスアブラムシが属するムネアブラムシ族においては、近縁種のイスノフシアブラムシの閉鎖型ゴールも吸水した。また、それ以外の種についても、いずれも甘露が蓄積していない閉鎖型ゴールであることから、同様に吸水していると考えられた。別のグループにおいては、ツノアブラムシ族のエゴネコアジアブラムシ (第 6 章参照) や、ワタムシ族のケヤキヒトスジワタムシ (第 7 章参照) の閉鎖型ゴールも吸水性を示した (Kutsukake et al. 2012, Uematsu et al. 2018)。以上をまとめると、アブラムシにおける閉鎖型ゴールの吸水性は、少なくとも独立に 3 回進化したと考えられる (図 3) (Kutsukake et al. 2019)。

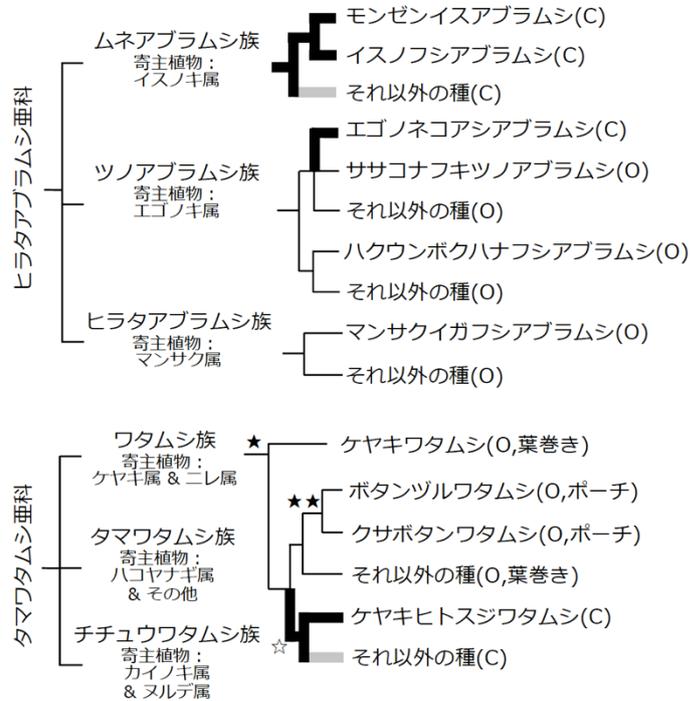


図3. ゴール吸水性/撥水性の進化

黒の太線はゴール吸水性の獲得、グレーの太線はゴール吸水性の獲得が予想されることを示す。
 ★はゴール内壁の密集したトライコームの獲得、★★は極めて密集したトライコームの獲得、☆はトライコームの消失を示す。カッコ内のCは閉鎖型ゴール、Oは開放型ゴールを示す。系統関係はSano & Akimono (2011)とKutsukake et al. (2012)に基づく。

6. ゴール吸水性はアブラムシにより誘導される

ところでゴールが吸水するという性質は、植物とアブラムシのどちらによって決定されているのであろうか？ここでは、エゴネコアジアブラムシとササコナフキツノアブラムシという、同じ寄主植物にゴールを形成する 2 種のアブラムシに着目して、この問題について考えてみたい。これらのアブラムシは、いずれもエゴノキにゴールを形成する近縁種である。ゴールはバナナの房に似た外観をしており (図 2)、サブゴールと呼ばれる 10 個程度の小房で構成され、それぞれの小房で 50-100 匹程度のアブラムシが生活している (Kurosu & Aoki 1988, Kurosu & Aoki 1990, Kurosu & Aoki 1994)。ゴールの形成過程もよく似ており、いずれも葉の付け根にある腋芽から形成され、ゴールの継続期間は 3 ヶ月程度である。2 種のゴールの大きな違いは、開口部の有無である。エゴネコアジアブラムシは閉鎖型、ササコナフキツノアブラムシは開放型のゴールを形成する。兵隊によるゴール清掃については、ササコナフキツノアブラムシの兵隊は活発に清掃するのに対し、エゴネコアジアブラムシの兵隊はこの行動を示さない (Kurosu & Aoki 1988, Kurosu et al. 1990)。そこで、これら 2 種のゴール吸水性

について調べた。野外で実験したところ、エゴネコアシアブラムシのゴールは注入した水を確かに吸収した (Kutsukake et al. 2012)。続いて、ゴール内壁の性質を比較したところ、エゴネコアシアブラムシの閉鎖型ゴールの内壁は水になじむ性質 (親水性) を示したのに対し、ササコナフキツノアブラムシの開放型ゴールの内壁は水を弾く性質 (撥水性) を示した (図4)。さらに、透過型電子顕微鏡による観察から、親水性を示したエゴネコアシアブラムシゴールの内壁表面層は、不連続かつスポンジ様の構造なのに対し、撥水性を示したササコナフキツノアブラムシのゴール内壁表面は、厚くて強固なクチクラ層で覆われていることがわかった (図4)。これらの結果から、2種のゴールは、内壁表面の植物クチクラ層の形状が異なっており、これにより、内壁による吸水性や水に対する親和性が決定されていることが強く示唆された。さらに重要な点として、植物が同一であることから、このようなゴールの内部形態や生理状態の違いを生み出しているのは、アブラムシ側であるということが明らかになった。

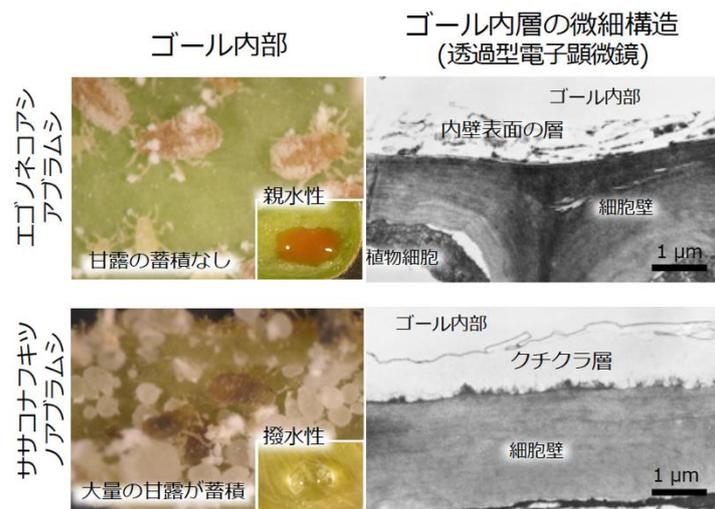


図4. ツノアブラムシ族2種のゴール内部の様子と内壁表面のクチクラ層 (画像はKutsukake et al. 2019から転用)

7. 開放型ゴールの撥水性を向上させるトライコームの発達

最近、もう一つ別の興味深い現象が発見された。ボタンヅルワタムシは、ケヤキの葉に開放型ゴールをつくるアブラムシである (図2)。兵隊は清掃行動を示し、開口部から甘露をゴール外に捨てる。このゴールの内部を観察したところ、通常では見られないほど多数の毛状突起 (トライコーム) が発達しており、その密度は、同じ葉の非ゴール領域と比べて約 30 倍に達するほどであった (図5) (Uematsu et al. 2018)。さらに調べたところ、このトライコームは、アブラムシのワックスとともに、ゴール内部の撥水効果を高めることに寄与していた。撥水性の指標である接触角は、無処理のゴール内壁で 150 度と高い撥水性を示したのに対し、ワックスを有機溶媒で溶かして取り除いたゴール内壁に対しては 130 度と減少した。葉の非ゴール領域 (トライコーム, ワックスともになし) では 90 度以下と撥水性はさらに弱まった (Uematsu et al. 2018)。このように、ボタンヅルワタムシのゴールにおいては、トライコームとアブラムシのワックスが同時に存在することで内部の撥水効果を高め、アブラムシが甘露を効率的に運搬できるしくみになっていた。このような生物表面におけるミクロスケールでの階層構造は、しばしば撥水効果をもたらす。ハスの葉に見られる高い撥水性はその代表例であり、「ロータス効果」として知られている (Barthlott & Neinhuis 1997)。ボタンヅルワタ

ムシのゴールで明らかになった密集したトライコームは、近縁種のクサボタンワタムシの開放型ゴールにおいても観察されたが、ケヤキヒトスジワタムシの閉鎖型ゴールにおいては見られなかった (図 2, 3, 5)。ケヤキワタムシの葉巻きタイプの開放型ゴールにおいては、ボタンヅルワタムシの開放型ゴールの半分程度であった (Uematsu et al. 2018)。このように、同じケヤキの葉に形成されるゴールにおいても、トライ

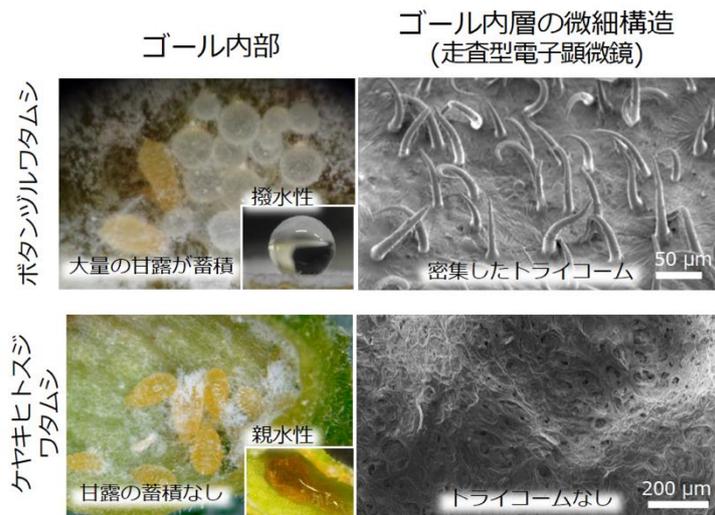


図5. ワタムシ族2種のゴール内部の様子と内壁表面のトライコーム (画像はKutsukake et al. 2019から転用)

コームの発達程度はアブラムシの種により異なっていた。つまり、開放型ゴールにおけるトライコームもまた、ゴール形成アブラムシによる「延長された表現型」と言えるであろう。

8. まとめと今後の展望

ゴールで生活するアブラムシの排泄物処理の問題については、ゴール形態に対応した2つの戦略が存在することが明らかになった。開放型ゴールにおいては、甘露はゴール内のアブラムシによって排出される。ゴール内壁は、厚い植物クチクラ層とアブラムシ由来ワックスで覆われ、高い撥水性を示す。これにより、アブラムシは甘露を容易に運搬することができる。一方、閉鎖型ゴールにおいては、植物組織が甘露を吸収して除去する。ゴール内壁の表面は親水性で、スポンジ状の層を通して植物組織に吸水される。興味深いことに、これまでに調べたアブラムシのゴールは、閉鎖型ゴールはいずれも吸水性かつ親水性を示し、開放型ゴールはいずれも撥水性を示した (図 2, 3)。このように、ゴールの形態と吸水性の関係は完全にリンクしていたことから、この関係は生態学的に非常に重要であると考えられる。閉鎖型ゴールは防衛面では優れているものの、排泄物やゴミを外に捨てられないという重大な欠点があった。これに対して、アブラムシは閉鎖型ゴールにおいて吸水性を進化させることにより、この問題を解決し、防御と衛生維持を両立させたのであろう。このような視点で考えると、閉鎖型ゴールにおけるゴール吸水は、アブラムシによる「植物を介した間接的な社会行動」と解釈することができる。また、すでに述べた通り、閉鎖型ゴールにおける吸水性は、これまでに少なくとも3回独立に進化してきた。今後、まだ調べられていないタマワタムシ族やチチュウワタムシ族のゴールについて調査を進めることにより、ゴール吸水性の進化の全体像を明らかにすることができるであろう。

もう一つの興味深いことは、ゴール吸水に関わる植物クチクラや、撥水性を高めるトライコームの分子発生メカニズムである。ゴールは、幹母とよばれるゴール創設虫が植物組織に口針 (針状の口器) を挿入し、唾液を連続的に注入することにより形成される。この唾液中に

は何らかの生理活性分子が含まれており、植物の細胞分裂や増殖を活性化し、植物の形態や生理状態を自分の都合の良いように改変していると考えられる (Stone & Schönrogge 2003, Raman et al. 2005)。そのようなゴール形成に関わる因子として、エフェクターの関与が指摘されているが、詳細についてはまだ不明な点が多い (Giron et al. 2016)。また、ゴール形成中の虫の体や唾液腺にはオーキシンやサイトカニンが高濃度で蓄積していることが報告されており、昆虫由来の植物ホルモンがゴール形成に関与しているのではないかと考えられている (Mapes & Davies 2001, Tooker & De Moraes 2011a, Tooker & De Moraes 2011b, Yamaguchi et al. 2012)。今後、アブラムシの唾液腺で発現するエフェクターや植物ホルモンに関する解析が、ゴール形成メカニズムの解明にとって重要なポイントになると思われる。一方、植物クチクラやトライコームの分子発生メカニズムについては、シロイヌナズナを始めとするモデル植物で研究が進んでいる (Kunst & Samuels 2009, Yeats & Rose 2013, Pattanaik et al. 2014)。これらのモデル生物において得られている知見を利用して、候補遺伝子からアプローチすることも可能であろう。本稿で紹介した、同じ寄主植物上に異なる性質のゴールをつくる2種間での比較 (エゴネコアシアブラムシとササコナフキツノアブラムシ, ボタンヅルワタムシとケヤキヒトスジワタムシ) から、ゴールの吸水性や撥水性に関わる因子を昆虫と植物の両面から明らかにすることができるかもしれない。このようなアプローチを通じて、ゴール形成の分子基盤の解明に迫っていきたいと考えている。

引用文献

- Abbot, P., & Chapman, T. (2017). “Sociality in aphids and thrips” in *Comparative Social Evolution*, eds. D. R. Rubenstein, and P. Abbot. (Cambridge, UK: Cambridge University Press), 124–153.
- Aoki, S. (1980). Occurrence of a simple labor in a gall aphid, *Pemphigus dorocola* (Homoptera, Pemphigidae). *Kontyû* 48, 71–73.
- Aoki, S. (1987). “Evolution of sterile soldiers in aphids” in *Animal Societies: Theories and Facts*, eds. Y. Ito, J. L. Brown, and J. Kikkawa (Tokyo, Japan: Japan Scientific Societies Press), 53–65.
- Aoki, S., & Kurosu, U. (1989). Soldiers of *Astegopteryx styraci* (Homoptera, Aphididoidea) clean their gall. *Jpn J. Entomol.* 57, 407–416.
- Barthlott, W., & Neinhuis, C. (1997). Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. *Planta* 202, 1–8.
- Benton, T. G., & Foster, W. A. (1992). Altruistic housekeeping in a social aphid. *Proc. R. Soc. Lond. B* 247, 199–202.
- Blackman, R. L., & Eastop, V. F. (2000). *Aphids on the world’s crops: an identification and information guide*, 2nd edition. (Chichester, UK: John Wiley & Sons Inc.)
- Giron, D. Huguet, E., Stone, G. N., & Body, M. (2016) Insect-induced effects on plants and possible effectors used by galling and leaf-mining insects to manipulate their host-plant. *J. Insect Physiol.* 84, 70-89.
- Foster, W. A., & Northcott, P. A. (1994). “Galls and the evolution of social behaviour in aphids” in *Plant Galls: Organisms, Interactions, Populations*, ed. M. A. J. Williams (Oxford, UK: Clarendon Press), 161–182.

- Inbar, M., Wink, M. & Wool, D. (2004). The evolution of host plant manipulation by insects: molecular and ecological evidence from gall-forming aphids on *Pistacia*. *Mol. Phylogen. Evol.* 32: 504-511.
- Kunst, L., & Samuels, L. (2009). Plant cuticles shine: advances in wax biosynthesis and export. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12, 721-727.
- Kurosu, U. & Aoki, S. (1988). First-instar aphids produced late by the fundatrix of *Ceratovacuna nekoashi* (Homoptera) defend their closed gall outside. *J. Ethol.* 6, 99–104.
- Kurosu, U. & Aoki, S. (1990). Formation of a ‘cat’s-paw’ gall by the aphid *Ceratovacuna nekoashi* (Homoptera). *Jpn J. Entomol.* 58, 155–166.
- Kurosu, U. & Aoki, S. (1994). Gall formation, outsiders and soldiers of the aphid *Ceratovacuna japonica* (Homoptera). *Jpn J. Entomol.* 62, 793–802.
- Kurosu, U., & Aoki, S. (2009). Extremely long-closed galls of a social aphid. *Psyche* 2009, 159478, 9 pages.
- Kurosu, U., Stern D. L., & Aoki, S. (1990). Agonistic interactions between ants and gall-living soldier aphids. *J. Ethol.* 8, 139-141.
- Kutsukake, M., Meng, X. Y., Katayama, N., Nikoh, N., Shibao, H., & Fukatsu, T. (2012). An insect-induced novel plant phenotype for sustaining social life in a closed system. *Nat. Commun.* 3, 1187.
- Kutsukake, M., Uematsu, K., & Fukatsu, T. (2019) Plant manipulation by gall-forming social aphids for waste management. *Front. Plant Sci.* 10: 933.
- Mapes, C. C., & Davies, P. J. (2001). Cytokinins in the ball gall of *Solidago altissima* and in the gall forming larvae of *Eurosta solidaginis*. *New Phytol.* 151, 203–212.
- Pattanaik, S., Patra, B., Singh, S. K., & Yuan, L. (2014). An overview of the gene regulatory network controlling trichome development in the model plant, *Arabidopsis*. *Front. Plant Sci.* 5, 259.
- Pike, N., Richard, D., Foster, W., & Mahadevan, L. (2002). How aphids lose their marbles. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269, 1211–1215.
- Pike, N., & Foster, W. (2008). “The ecology of altruism in a clonal insect” in *Ecology of Social Evolution*, eds. J. Korb, and J. Heinze (Verlag Berlin Heidelberg, Germany: Springer), 37-56.
- Raman, A., Schaefer, C. W., & Withers, T. M. (2005). *Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods.* (Enfield, NH: Science Publishers Inc, 2005).
- Sano, M., & Akimoto, S. (2011). Morphological phylogeny of gall-forming aphids of the tribe Eriosomatini (Aphididae: Eriosomatinae). *Syst. Entomol.* 36: 607–627.
- Stern, D. L. (1995). Phylogenetic evidence that aphids, rather than plants, determine gall morphology. *Proc. R. Soc. Lond. B* 260, 85–89.
- Stern, D. L., & Foster, W. A. (1996). The evolution of soldiers in aphids. *Biol. Rev.* 71, 27–79.
- Stone, G. N., & Schönrogge, K. (2003). The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends Ecol. Evol.* 18, 512-522.
- Tooker, J. F., & De Moraes, C. M. (2011a). Feeding by a gall-inducing caterpillar species increases levels of indole-3-acetic and decreases abscisic acid in *Solidago altissima* stems. *Arthropod–Plant Interact.* 5, 115–124.

- Tooker, J. F., & De Moraes, C. M. (2011b). Feeding by Hessian fly (*Mayetiola destructor* [Say]) larvae on wheat increases levels of fatty acids and indole-3-acetic acid but not hormones involved in plant-defense signaling. *J. Plant Growth Regul.* 30, 158–165.
- Uematsu, K., Kutsukake, M., & Fukatsu, T. (2018). Water-repellent plant surface structure induced by gall-forming insects for waste management. *Biol. Lett.* 14: 20180470.
- Wool, D. (2005). “Gall-inducing aphids: biology, ecology, and evolution” in *Biology, Ecology, and Evolution of Gall-inducing Arthropods*, eds. A. Raman, C. W. Schaefer, and T. M. Withers (Enfield, NH: Science Publishers, Inc.), 73-132.
- Yamaguchi, H., Tanaka, H., Hasegawa, M., Tokuda, M., Asami, T., & Suzuki, Y. (2012). Phytohormones and willow gall induction by a gall-inducing sawfly. *New Phytologist* (2012) 196, 586–595.
- Yeats, T. H., & Rose, J. K. (2013). The formation and function of plant cuticles. *Plant Physiol.* 163, 5–20.