

研究種目： 基盤研究（B）
 研究期間： 2006～2008
 課題番号： 18380010
 研究課題名（和文） 冬生一年生雑草の生活環を制御する種子温度応答機構に関するエコ・デボ・エボ研究
 研究課題名（英文） Mechanisms of temperature-responsiveness of soil-buried seeds to control life spans in winter annual plants
 研究代表者
 吉岡 俊人（YOSHIOKA TOSHIHITO）
 公立大学法人福井県立大学・生物資源学部・准教授
 研究者番号：10240243

研究成果の概要：真性冬生一年草（越年草）と可変性冬生一年草（一・越年草）の生活史の違いを決定づける生態現象は、高温発芽阻害と未発芽種子バーナリゼーションである。高温発芽阻害の生理機構モデルを提示し、一・越年草が春から夏にも発芽するしくみを考察した。また、未発芽種子バーナリゼーションを生態的、発生的に解析して、この現象が緑植物バーナリゼーションとは異なるシステムで花成誘導することを示し、その候補遺伝子を網羅的に単離した。

交付額

(金額単位：円)

	直接経費	間接経費	合計
2006 年度	5,200,000	1,560,000	6,760,000
2007 年度	5,200,000	1,560,000	6,760,000
2008 年度	4,800,000	1,440,000	6,240,000
年度			
年度			
総計	15,200,000	4,560,000	19,760,000

研究分野：農学

科研費の分科・細目：作物学・雑草学

キーワード：冬生1年草、生活史、種子高温発芽阻害、未発芽種子バーナリゼーション

1. 研究開始当初の背景

(1)冬生一年草は生活史の面から真性冬生一年草（越年草）と可変性冬生一年草（一・越年草）に分けられる（図1）。越年草は、秋に発芽し、植物体が越冬した後、翌年の春から夏に開花種子生産する。一・越年草は、主に秋に発芽するが、春から夏にも断続的に発芽し、この時期に発芽した個体は短期間で開花、種子生産する。このように一・越年草は、越年生型生活史と一年生型生活史の両者を送ることができる。そのため一・越年草は、攪乱頻度の高い農耕地にも生育して雑草となっている。

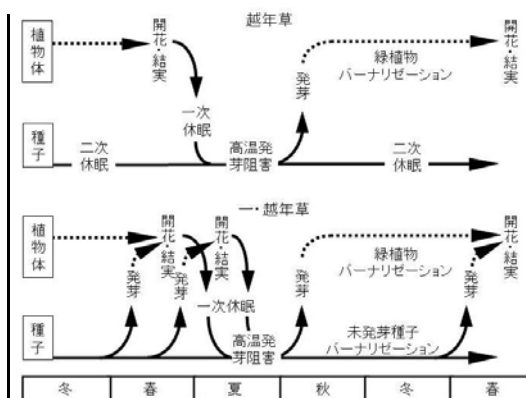


図1 冬生一年草の生活史とそれを制御する主な生態現象。

(2) 雑草防除の基本は、種子の発芽と生産を抑えることである。したがって、一・越年草の発芽がなぜ春から夏にも起こるのか、また、なぜ発芽個体が短期間で開花するのかについて生態・生理・分子的しくみを解明することは、雑草防除学の根本的な課題である。また、それらのしくみを総合して一・越年生という生活史が進化した道筋を理解することは、雑草生物学あるいは植物学の進歩に寄与すると期待される。

2. 研究の目的

(1) 一・越年草の種子発芽が春にも起こるしくみ、および春発芽個体が短期間で開花するしくみ、の2点を生態・生理・分子のレベルから解明し、生態発生進化的考察を行うことが、本研究の全体的目的である。

(2) 一・越年草の種子発芽が春にも起こるしくみ：越年草の種子発芽タイミングが秋であるのは、夏期間は、種子が土壌の温度が種子発芽可能温度の上限値よりも高いために発芽が阻害される状態（高温発芽阻害）に置かれていて、秋になると土壌温度範囲と種子発芽可能温度範囲がオーバーラップして、高温発芽阻害が解除されるためである。越年草種子の高温発芽阻害の生理的しくみを明らかにした上で、一・越年草の種子では、そのしくみがどのように調整されて春発芽が起こるのかを明らかにすることが1点目の具体的目的である。

(3) 一・越年草の春発芽個体が短期間で開花するしくみ：越年草は、冬期間に植物体が低温に遭遇することで花成が誘導される（緑植物バーナリゼーション）。緑植物バーナリゼーションの生理的・分子的しくみは近年著しく解明が進んだ。一・越年草の春発芽個体が短期間で開花するのは、未発芽状態の種子が冬期間に低温遭遇すると春に発芽した個体の花成誘導が起こる（未発芽種子バーナリゼーション）ためである。未発芽種子バーナリゼーション（PGSV）は新規な生態現象であるので、その生態的意味を明らかにした上で、この現象に関与する遺伝子を特定することが2点目の具体的目的である。

3. 研究の方法

(1) 高温発芽阻害の生理的しくみについて種子発芽研究のモデル植物であるレタスの種子を用いてアブシジン酸とジベレリンを中心に調べる。これと他の研究結果を総合して、高温発芽阻害機構のモデルを提示する。越年草のミドリハコベと一・越年草のコハコ

ベを対比して、越年草に比べて一・越年草種子では高温発芽阻害の生理的しくみがどのように調整されているのかを考察する。

(2) PGSVの生態的意味を越年草のオオアレチノギクと一・越年草のヒメムカシヨモギを対比することによって明らかにする。また、100種程度の越年草、一・越年草の生活史を比較することでPGSVの系統発生的位置づけを行う。さらに、PGSVに関与する遺伝子をマイクロビーズアレイの手法によって網羅的に解析する。これらの結果を総合し、PGSVについて生態発生進化的考察を行う。

4. 研究成果

(1) 高温発芽阻害

① レタス種子（研究結果高温によるABA合成の促進とABA感受性の増大、およびGAによるABA不活性化の促進）、また、最近報告された他の研究結果（Argyris et al. 2008, Toh et al. 2008 など）を総合して、冬生一年草種子の高温発芽阻害機構モデルを提示した（図2）。すなわち、高温はABAの内生量を高め（ABA合成の促進、ABA不活性化の抑制）、活性型GAの内生量を低め（活性型GA合成の抑制、不活性型GAへの代謝促進）、また、ABAの発芽抑制作用を高め、GAの発芽促進作用を低めるように遺伝子発現を制御する。さらに、ABAはGA内生量を減少させ、GAはABA内生量を減少させる方向にはたらくので、高温によるABA内生量の増大とGA内生量の低下の作用はさらに強くなる。このような複雑なABAとGAのネットワークの中で、Argyris et al. 2008によれば、ABA合成の鍵酵素であるNCED（9シスエポキシカロテノイドジオキダーゼ）が高温発芽阻害に最も強く関与すると考えられる。

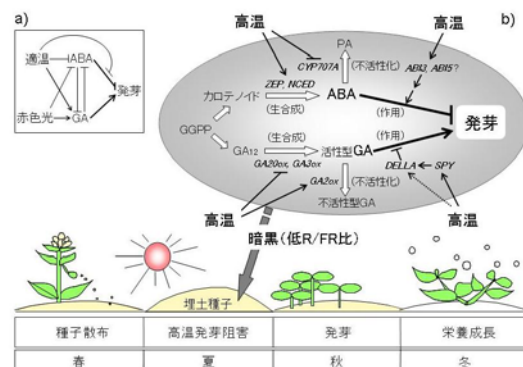


図2 高温発芽阻害機構

② 夏の間、ミドリハコベ種子の発芽の上限温度は土壌の下限温度よりも常に5~10℃低く、厳しい高温発芽阻害を受け続けている。一方、コハコベ種子は発芽温度範囲がミドリハコベよりも約5℃高いので、緩やかな高温

発芽阻害を受けるように調整されていると考えられる。この緩やかな高温発芽阻害は、赤色光照射による GA 内生量の上昇によって解除される。一・越年草のコハコベは、夏期間でも露光に応答して発芽することで、頻繁に土壤攪乱が起こる畑地にも生育できると考えられる。

③ コハコベの優占度が小さい北陸の土壤にコハコベ種子を埋土したところ3ヶ月以内にほぼ全ての種子が死滅したが、コハコベの優占度が大きい近畿の土壤では種子死滅が起こらなかった。種子死滅に土壤微生物が関与していることが明らかになり、地域に特徴的な土壤微生物相が植物分布を規定する生態システムの存在が示唆された。このテーマを別研究としてフェーズアップした。

(2) 未発芽種子バーナリゼーション (PGSV)

① 一・越年草のヒメムカシヨモギは、PGSVの性質をもつために、春発芽個体が栄養成長を経ることなく生殖成長して、短期間で開花にいたる。ヒメムカシヨモギの PGSV は、低温 (10℃以下の温度に 10 日間以上) を受けることで誘導され、高温 (20℃以上の温度に 10 日間以上) で解除され、さらに低温 (10℃以下の温度に 10 日間以上) で再誘導される。そのために、種子は土壤中で、11月~4月は PGSV が誘導された状態であり、5月~10月は非誘導状態である。

② PGSV の性質をもつヒメムカシヨモギは、春に発芽する一年生型生活史を成立させることができるので、冬季の凍結や霜害が著しい北海道や東北山間地のような寒冷地にも定着できる。PGSV の性質をもたない越年草であるオオアレチノギクはヒメムカシヨモギに比べてより低温で種子発芽する。そのため分布北限地である秋田市において晩秋~初冬でも発芽してしまい、冬季にほとんどの個体が死滅する。ヒメムカシヨモギは、PGSV の性質を有するので、晩秋~初冬の種子発芽を避けて翌春に発芽するように発芽可能温度を制御していると考えられる。

③ 冬生1年草104種のうち、低温によって種子二次休眠が誘導される28種は PGSV の性質をもち、PGSV をもち21種は種子二次休眠が誘導されなかった。また、54種は PGSV も種子二次休眠も誘導されなかった。この結果に基づき、生活史の観点から冬生1年草は越年草2群 (OWA1、OWA2) と一・越年草2群 (FWA1、FWA2) に分類される (図3)。複数の同属近縁種が OWA2 と FWA1 に分けられることから、PGSV は系統発生とは独立に進化した

と考えられる。

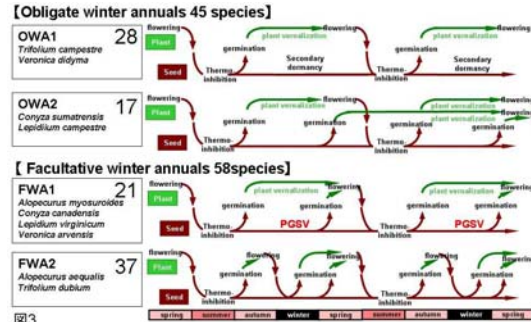


図3

④ ヒメムカシヨモギやマメグンバイナズナは緑植物バーナリゼーションと PGSV 両者の性質を有するが、オオアレチノギクやウロコナズナは緑植物バーナリゼーションをもつが PGSV の性質はもたない (図3)。このことは、PGSV が緑植物バーナリゼーションとは異なる生体システムで制御されている可能性を示している。

⑤ マイクロビーズアレイによってヒメムカシヨモギ種子において PGSV の誘導または解除時に発現レベルが変化する遺伝子が 85 クローン単離された。この中で、PGSV 誘導時に発現し、PGSV 解除時に発現が減少するものは 1 遺伝子 (ILSI) であった。DNA データベースには ILSI のオルソログが見出されなかった。ILSI が PGSV 遺伝子である可能性について、ヒメムカシヨモギ種子とオオアレチノギク種子の発現解析を行って検討する必要がある。

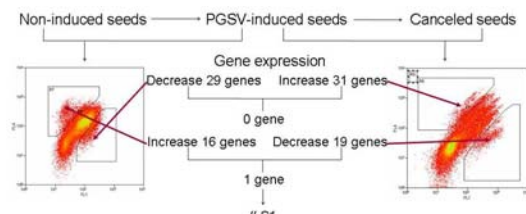


図4 マイクロビーズアレイによるPGSV候補遺伝子の網羅的解析

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文] (計2件)

① 吉岡俊人、冬には冬の草が生えるしくみを探る、関東雑草研究会報、20、7-14、2009、査読有

② Yoshioka, T., Fujikura, S., Sugiyama, Y. and Katayama, K., Seasonal dynamism of pre-germination seed vernalization and an exhaustive analysis of its gene expression in a winter annual, *Coryza canadensis*.

〔学会発表〕(計6件)

- ①吉岡俊人、ここまでわかった種子発芽の開始タイミング決定機構、平成20年度近畿雑草研究会、2008年11月30日、大阪
- ②露崎浩、吉岡俊人、オオアレチノギクの分布制限要因を探る—同属のヒメムカシヨモギとの比較から—、日本雑草学会第48回講演会、2009年4月12日、倉敷
- ③吉岡俊人、吉川真由、コハコベ埋土種子の死滅を促進する土壌の生物学的・化学的要因、日本雑草学会第48回講演会、2009年4月12日、倉敷
- ④吉岡俊人、鈴木克好、山末祐二、水田型と畑地型イヌビエ種子の発芽酸素答における2つのアブシジン酸代謝不活性化経路の役割、第40回種生物学シンポジウム、2008年12月6日、守谷
- ⑤杉山祐一、藤倉志穂、吉岡俊人、ヒメムカシヨモギにおける未発芽種子バーナリゼーションの誘導、解除、再誘導の季節性、日本雑草学会第47回講演会、2008年4月13日、宇都宮
- ⑥吉岡俊人、寺澤剛志、片山こづえ、村川亮人、伊丹勝彦、福井におけるハコベ属雑草種子の土壌中での死滅現象、日本雑草学会第47回講演会、2008年4月13日、宇都宮

〔図書〕(計2件)

- ①吉岡俊人、藤茂雄、川上直人、文一総合出版、発芽生物学：発芽と温度、49-63、2009、査読有
- ②豊増智伸、吉岡俊人、清和研二、文一総合出版、発芽生物学：発芽と光、71-86、2009、査読有

6. 研究組織

(1) 研究代表者

吉岡 俊人 (YOSHIOKA TOSHIHITO)
福井県立大学・生物資源学部・准教授
研究者番号：10240243

(2) 研究分担者

露崎 浩 (TSUYUZAKI HIROSHI)
秋田県立大学・生物資源科学部・准教授
研究者番号：20217384

(3) 連携研究者

鳥山 欽哉 (TORIYAMA KINYA)
東北大学・大学院農学研究科・教授
研究者番号：20183882