

令和 5 年 6 月 19 日現在

機関番号：11101

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2019～2022

課題番号：19H03295

研究課題名(和文) 種子における被食環境の認識

研究課題名(英文) Recognition of herbivory risk in seeds

研究代表者

山尾 僚 (Yamawo, Akira)

弘前大学・農学生命科学部・准教授

研究者番号：50727691

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,800,000円

研究成果の概要(和文)：動物は、排泄物を情報源として利用する。本研究では、植物の種が植食者の排泄物の存在に反応して発芽時期を変化させ、この反応が発芽後の草食を軽減することを明らかにした。オオバコの種は、オオバコの葉を摂食した植食者の排泄物に含まれる化学的刺激にさらされた場合、発芽を停止することを発見した。植食者の排泄物を取り除かれると、オオバコの種はすくさま発芽した。この発芽時期の変化により、オオバコの種子の生存率が野外で向上した。オオバコの葉を摂食した植食者の排泄物に含まれるトレハロースとアブシジン酸が活性物質として特定された。以上より、植物が動物の排泄物を情報源として利用していることを明らかにした。

研究成果の学術的意義や社会的意義

植物の生物的環境への適応については、栄養成長段階や繁殖段階において精力的に研究され、それぞれ被食防御戦略の研究や動物-植物相互作用研究、送粉生物学など生物学や生態学、植物学の中心的な課題として扱われてきた。本研究により、種子発芽という最も根本的な成長段階において、これまで見過ごされてきた新たな植物の適応進化の階層が存在することを明らかにした。また、植物学において中心的な研究対象である植物の環境受容や発芽制御において新規のシステムを提示することができた。

研究成果の概要(英文)：Animals often use excrement as source of information. Here, we demonstrate that plant seeds alter their germination timing in response to the presence of herbivore excrement, and that this response reduces herbivory after germination. Specifically, *Plantago asiatica* seeds did not germinate when exposed to chemical cues contained in excrement from herbivores that had consumed adult *P. asiatica* leaves. After removal of the herbivore excrement, the *P. asiatica* seeds germinated rapidly. These changes in germination timing increased *P. asiatica* survival rates in the field. Exposure to two bioactive chemicals (D-trehalose and abscisic acid) contained in excrement from herbivores that had consumed adult *P. asiatica* leaves was sufficient to delay germination. Thus, our study identifies a novel cross-generational communication mechanism in plants mediated through herbivory, and indicates that plants use animal excrement as a source of information.

研究分野：生態学

キーワード：環境応答 種子 発芽 植食者 シグナル分子 芽生え トレハロース アブシジン酸

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

光・水・温度などの非生物的環境が発芽を誘導することはよく知られているが (review in Baskin & Baskin 2001) 競争者や植食者といった生物的環境要因の影響については、ほとんど検証されてこなかった。唯一、寄生植物であるオロバンキ・ストライガが寄主植物の根から放出されるストリゴラクトンを受容し、発芽を開始することが知られるが (Conn et al. 2015) 寄生性という生活史の特殊な事例とされてきた。

### 2. 研究の目的

本研究では、種子が周囲の植食者環境を識別し、積極的に発芽タイミングを調節するという生物的環境への適応という生物的要素の存在を実証する。種子の生物的環境に対する反応として植物の放出した化学物質による発芽抑制作用 (アレロパシー作用) が知られるが、既に成長した植物による種子の発芽抑制戦略と考えられてきた。特に同種によるアレロパシー効果の検証は、同種の葉をすり潰した葉を種子に与えるという本研究と同様の実験設定により検証が進められて来た。これらの現象も種子による被食環境の認識である可能性が高い。本研究により、種子による生物環境への適応という視点が付与し、これまでの種子を巡る化学物質を介した相互作用研究を新たに捉えなおす枠組みを提供する。

### 3. 研究の方法

本研究では、1) オオバコの種子が受容している化学物質を特定し、2) 相互移植実験により種子による被食者認識が実生の被食回避として機能することを示す。次に、幅広い分類群の植物を用いて本現象の3) 普遍性を検証し、最後に4) RNA-seq 解析により分子メカニズムを推定した。

### 4. 研究成果

本研究によって得られた主な成果は以下のとおりである。

#### 1) 種子が識別する化学物質の特定

オオバコの種子がトレハロースとアブジジン酸によって植食者であるダンゴムシやワラジムシの糞を認識していることを明らかにした。両物質は互いに相乗的に作用することで、低濃度条件であっても高い発芽抑制活性を示すと考えられた。さらに、人工合成したトレハロース異性体では、発芽の停止は見られなかったことから、トレハロースによる発芽抑制効果は、浸透圧などの物質の物理的特性で生じていないこと、オオバコの種子にはトレハロースの受容体が存在していることが示唆された。

#### 2) 識別能力の進化プロセスの解明

植食者であるダンゴムシの生息密度が異なるオオバコ集団を対象として、種子の発芽応答を検証した。その結果、ダンゴムシの生息密度が高い地域のオオバコ個体群では、種子がダンゴムシの糞に顕著に応答し、発芽を停止することが判明した。一方、ダンゴムシの生育密度が低い地域のオオバコの種子は、ダンゴムシの糞に対する応答性が低いことが明らかになった。さらに、相互移植実験によりダンゴムシの糞に対する発芽の停止によって、オオバコの実生の生存率が向上することが示された。

#### 3) 普遍性の検証

アブラナ科やイネ科、ゴマノハグサ科などの複数種でオオバコと同様の検証を進めた。その結果、複数の異なる系統の植物種も同種が被食されて排出された糞に対して発芽率が低下することが明らかになった。これらの種は系統的に独立であり、植食者の糞に対する種子の応答は様々な系統で独立に進化していることが示唆された。

#### 4) 分子メカニズムの推定

RNA-seq 解析を進めた結果、非生物的環境に対するストレス応答で報告されている遺伝子群が関与していることが明らかになった。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計15件（うち査読付論文 15件／うち国際共著 1件／うちオープンアクセス 0件）

1. 著者名 Ohsaki Haruna, Miyagi Atsuko, Kawai Yamada Maki, Yamawo Akira	4. 巻 36
2. 論文標題 Intraspecific interaction of host plants leads to concentrated distribution of a specialist herbivore through metabolic alterations in the leaves	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 779 ~ 793
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.13988	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ohsaki Haruna, Yamawo Akira	4. 巻 17
2. 論文標題 Effects of indirect plant-plant interaction via root exudate on growth and leaf chemical contents in <i>Rumex obtusifolius</i>	5. 発行年 2022年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	6. 最初と最後の頁 2050628
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2022.2050628	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 山尾 僚, 向井裕美, 塩尻かおり	4. 巻 61
2. 論文標題 植物における情報処理と柔軟な応答. 計測と制御	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 計測と制御	6. 最初と最後の頁 :47-51
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamawo Akira	4. 巻 36
2. 論文標題 Intraspecific competition favors ant-plant protective mutualism	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Species Biology	6. 最初と最後の頁 372 ~ 378
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1442-1984.12331	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Takahashi Yuta, Shiojiri Kaori, Yamawo Akira	4. 巻 11
2. 論文標題 Aboveground plant-to-plant communication reduces root nodule symbiosis and soil nutrient concentrations	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Scientific Reports	6. 最初と最後の頁 12675
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1038/s41598-021-92123-0	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamawo Akira, Suzuki Nobuhiko, Tagawa Jun	4. 巻 35
2. 論文標題 Species diversity and biological trait function: Effectiveness of ant-plant mutualism decreases as ant species diversity increases	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Functional Ecology	6. 最初と最後の頁 2012 ~ 2025
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1111/1365-2435.13859	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ohno Misuzu, Yamawo Akira	4. 巻 16
2. 論文標題 Night interruption provides evidence for photoperiodic regulation of bud burst in Japanese beech, <i>Fagus crenata</i>	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 Plant Signaling & Behavior	6. 最初と最後の頁 1982562
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1080/15592324.2021.1982562	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ohwada Kouichi, Yamawo Akira	4. 巻 108
2. 論文標題 Functional roles of ants in a temperate grassland	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 The Science of Nature	6. 最初と最後の頁 56
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00114-021-01767-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Hiroshi Takigahira & Akira Yamawo	4. 巻 33
2. 論文標題 Competitive responses based on kin-discrimination underlie variations in leaf functional traits in Japanese beech, <i>Fagus crenata</i> , seedlings	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Evolutionary Ecology	6. 最初と最後の頁 521-531
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10682-019-09990-3	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Akira Yamawo, Nobuhiko Suzuki & Jun Tagawa	4. 巻 132
2. 論文標題 Extrafloral nectary-bearing plant <i>Mallotus japonicus</i> uses different types of extrafloral nectaries to establish effective defense by ants	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Journal of Plant Research	6. 最初と最後の頁 499-507
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s10265-019-01119-5	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamawo Akira, Ohsaki Haruna, Cahill James F.	4. 巻 106
2. 論文標題 Damage to leaf veins suppresses root foraging precision	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 American Journal of Botany	6. 最初と最後の頁 1126-1130
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1002/ajb2.1338	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 該当する

1. 著者名 Ohtsuka S., Hada Y., Nakamura K., Yamawo A., Tagawa J.	4. 巻 14
2. 論文標題 Seed dispersal by the omnivorous ant <i>Tetramorium tsushimae</i> Emery (Formicidae) in three common weed species.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Arthropod-Plant Interactions	6. 最初と最後の頁 251-261
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11829-019-09734-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Yamawo Akira, Mukai Hiromi	4. 巻 -
2. 論文標題 Outcome of interspecific competition depends on genotype of conspecific neighbours.	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Oecologia	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s11829-019-09734-8	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 Ohsaki Haruna, Mukai Hiromi, Yamawo Akira	4. 巻 -
2. 論文標題 Biochemical Recognition in Seeds: Germination of <i>Rumex obtusifolius</i> is promoted by leaves of facilitative adult conspecifics	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 Plant Species Biology	6. 最初と最後の頁 -
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.1007/s00442-020-04694-w	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

1. 著者名 山尾 僚, 深野祐也	4. 巻 69
2. 論文標題 巻きひげにおける自己・自種識別能力.	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 日本生態学会誌	6. 最初と最後の頁 93 - 98
掲載論文のDOI (デジタルオブジェクト識別子) 10.18960/seitai.69.2_93	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -

〔学会発表〕 計15件 (うち招待講演 10件 / うち国際学会 4件)

1. 発表者名 Bo-moonK IM, Akira YAMAWO, Yuuya TACHIKI
2. 発表標題 Conditional strategies through kin recognition under the tragedy of the common games in plants
3. 学会等名 第69回日本生態学会
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 塩尻かおり・山尾僚
2. 発表標題 VOCsによる地上部の植物間コミュニケーションが地下部生物間相互作用に与える影響
3. 学会等名 植物生理学会シンポジウム（招待講演）（国際学会）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 山尾僚
2. 発表標題 植物の環境応答と動物 植物相互作用
3. 学会等名 個体群生態学会（招待講演）
4. 発表年 2021年

1. 発表者名 山尾僚
2. 発表標題 植物間相互作用における他個体認識の役割
3. 学会等名 第69回日本生態学会（招待講演）
4. 発表年 2022年

1. 発表者名 山尾僚、立木祐也
2. 発表標題 血縁認識による、草本群集の多種共存促進機構
3. 学会等名 日本数理生物学会（国際学会）
4. 発表年 2020年



1. 発表者名 山尾僚
2. 発表標題 植物の自己・非自己認識に基づく柔軟な応答
3. 学会等名 第50回日本皮膚免疫アレルギー学会総会学術大会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山尾僚
2. 発表標題 植物による共生者の行動操作
3. 学会等名 第52回種生物学会シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山尾僚
2. 発表標題 動物 - 植物相互作用における種内相互作用の間接効果
3. 学会等名 第67回日本生態学会（招待講演）
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 山尾僚
2. 発表標題 種子における被食環境の認識
3. 学会等名 応用動物昆虫学会企画シンポジウム（招待講演）
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 山尾僚
2. 発表標題 植物の個体間相互作用における自己・非自己認識の役割
3. 学会等名 日本分子生物学会ワークショップ(招待講演)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Ohsaki H., Yamawo A.
2. 発表標題 Variation in competition environment of host plants promotes resource partition of leaf beetles.
3. 学会等名 A.E.E.B.: Evolutionary Biology Meeting, (招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 Yamawo A.
2. 発表標題 Self-discrimination in wild plants.
3. 学会等名 A.E.E.B.: Evolutionary Biology Meeting, (招待講演)(国際学会)
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 大和田光一・山尾僚
2. 発表標題 草地におけるアリ類の減少は何をもたらすのか? - 地表徘徊性生物に着目して .
3. 学会等名 第79回日本昆虫学会
4. 発表年 2019年

1. 発表者名 大和田光一・山尾僚
2. 発表標題 草地におけるアリ類の減少が地表徘徊性動物にもたらす効果
3. 学会等名 第67回日本生態学会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 大和田光一・山尾僚
2. 発表標題 草地におけるアリ類とナメクジ類の餌資源を巡る競合関係の解明
3. 学会等名 日本生態学会東北地区大会
4. 発表年 2019年

〔図書〕 計1件

1. 著者名 山尾 僚	4. 発行年 2019年
2. 出版社 朝倉書店	5. 総ページ数 2
3. 書名 生き物と音の辞典（高梨琢磨編）	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究 分担者	澤 進一郎  (Sawa Shinichiro)  (00315748)	熊本大学・大学院先端科学研究部(理)・教授    (17401)	

6. 研究組織（つづき）

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
研究分担者	向井 裕美  (Mukai Hiromi)  (70747766)	国立研究開発法人森林研究・整備機構・森林総合研究所・主任研究員 等   (82105)	
研究分担者	石川 勇人  (Isikawa Hayato)  (80453827)	千葉大学・大学院薬学研究院・教授   (12501)	

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関