

植物感染性線虫の誘引物質から生物種間認識機構の進化を探る

大田守浩¹, 澤進一郎¹

¹熊本大学大学院自然科学研究科理学専攻
〒860-8555 熊本市中央区黒髪2丁目39番1号

Evolution of inter-specific interactions between multicellular animal and plant. -From a view point of plant parasitic nematode attractants-

Morihiro Oota¹, Shinichiro Sawa¹

¹ Kumamoto University, Graduate School of Science and Technology, Kurokami, 2-39-1,
Kumamoto, 860-8555, Japan

Keywords: attractant, evolution, interaction, *Meloidogyne incognita*, plant parasitic nematode

DOI: 10.24480/bsj-review.12b6.00207

1. はじめに

線虫は線形動物門 (Phylum Nematoda) に属する無脊椎動物の総称であり、極めて多様性が高く、地球上で最も繁栄している生物のひとつである。その総種数は2億にもものぼると推定されており、現時点で記載されている種だけでも3万近いとされている (神崎 2013)。線虫の生活環境・生活史も多様であり、通常の陸上・海洋領域だけでなく、深海や南極といった極限環境で生活するものや他生物との寄生・共生関係を結んだものなど、線虫には様々な生き様がある。また、線虫類の約10%を植物寄生性線虫が占めており、少なくともこれまでに4回の独立した進化を経験している (Kikuchi *et al.*, 2017)。これら植物寄生性線虫は大きくネコブセンチュウ類、シストセンチュウ類、そしてネグサレセンチュウ類に大別され、農作物に甚大な被害を及ぼす病原性生物として、全世界で数十兆円にもものぼる農業被害を与えている。(Abad *et al.*, 2008; Nicol *et al.*, 2011)。このような植物寄生性線虫の中でも、特に被害の大きいネコブセンチュウ類とシストセンチュウ類の感染様式は種を超えてとても良く類似している。いずれも土壌中を自由に動き回る二齢幼虫が、根由来の何らかのシグナルを認識して根の位置を特定し、根端から根の内部へ侵入する。侵入後は、自身の口針からエフェクター物質を細胞に打ち込み、摂食細胞へと再分化させ、細胞質をエサとして成長する (Favery *et al.*, 2016)。その後、成熟したメスは根の外に卵塊を産み付けて次世代を残す (図1)。このような一連の感染様式の中で、我々は「線虫が走化性を用いてどのように宿主植物の根に接近しているのか」について注目して研究を行っている。しかし、これまでに植物-微生物間相互作用の研究は盛んに行われてきた一方で、植物-線虫をはじめとする植物-動物間の相互作用に関する研究は、適した実験系が確立されていないことからあまり進展していない。わずかながら明らかになっている遺伝子の多くも線虫が宿主植物に侵入後の摂食細胞形成に関わる遺伝子

や宿主側の防御応答に関わる遺伝子が多く、寄生者が走化性を用いてどのように宿主に接近しているのかについては、宿主から放出される何らかのシグナルを感知して宿主の位置を認識していると考えられているのみで、ほとんどが未解明のままである (Nicky *et al.*, 2013)。

このような研究背景のもと、本総説では、生物間相互作用を研究するための優れた実験系として、線虫誘引物質を指標とした植物-線虫間の相互作用（交信）に関する研究の意義や、筆者らの研究によって得られた最新の研究成果について紹介する。

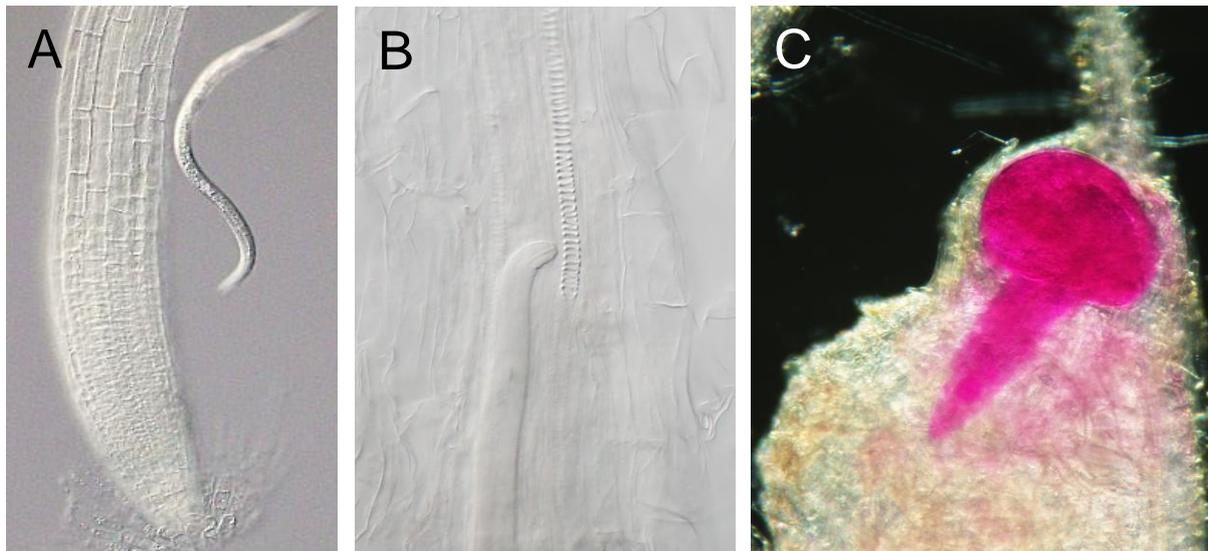


図1 サツマイモネコブセンチュウの感染の様子

(A) 根端に向かって移動しているセンチュウ。

(B) 前形成層細胞に口針を突き刺してエフェクター物質を注入しているセンチュウ。

(C) 成熟したメスセンチュウを赤く染色した写真。

2. なぜ、生物間相互作用の研究に線虫-植物の実験系か

新生代に入ると、植物の世界では裸子植物やシダ植物が衰退し、花をつくる被子植物が爆発的に多様化し繁栄するようになった。昆虫類・哺乳類・鳥類などが、被子植物の蜜や果実を利用することで、受粉や種子散布などを多様化させ、お互い相互作用をしながら独自の進化をとげ、現代のような多様な植物（及びそれに伴う動物）が進化したと考えられる。一方、これまでに、ミツバチと花など、多細胞動物—多細胞植物相互作用について、様々な現象が明らかになっているが、分子レベルでの研究はほとんどない。生物間相互作用の研究は、生物学の研究そのものと同じくらい長い歴史を持つ。特に、多細胞生物間相互作用は、エレガントであり、かつ複雑で、興味深い現象だが、その分子機構に関しては、ほとんど未知の領域である。花が昆虫により花粉を運んでもらうことで受粉を成立させ子孫を残す例などは、太古の昔から、人類が、食糧生産のために不可欠な知識でもある。近年に至っても、様々な種間相互作用の発見が続々となされており、その多様性は、はかりしれない。多細胞生物間相互作用は、エレガントである一方で、複雑であり、その分子機構に関しては、ほとんど未知の領域である。一方、生物間相互作用の分子レベルでの解析については、微生物—植物相互作用に関して、共生や病害応答といった文脈において多くの知見が得られつつあり、植物

病理分野として、大きな研究領域をも形成している (安田 & 西條. 2021)。しかし、多細胞動物—多細胞植物間での相互作用に関する分子知見はほとんどないのが現状である。その原因は、よいモデル実験系の欠如によると考えられる。このような背景のもと、我々は、多細胞動物—多細胞植物間での相互作用に関するモデル実験系を利用している。生物間相互作用の研究をするうえで、我々が植物-線虫間の交信の研究に着目する理由としては、以下の3点が挙げられる。

まず1つ目に、多種多様な生き様をもつ線虫類を用いて「植物-線虫間の交信メカニズム」を紐解くことで、寄生者の宿主認識・宿主選択に関する進化過程の一旦を明らかにできるという点が挙げられる。上述の通り、植物寄生性線虫は多様性が高く、1000種以上のゲノム解読が既に終わっている。宿主特異性の高い種から低い種まで豊富なラインナップがそろっており、交信に使用されているリガンドや受容体も非常に多岐にわたると考えられる。よって、リガンドと受容体の種類や機能の解析を行うことは、リガンドや受容体の分子進化の過程が、寄生者にとってどのように新たな宿主の獲得に影響を与えたかを、明らかにできる可能性が高い。すなわち、交信に使用されるリガンドと受容体の組合せが寄生者の宿主選択の決定に重要であり、多種の線虫や植物を用いて種ごとに評価することで、線虫-植物間の種特異性の決定に関する進化過程の一端を明らかにできるのではないかと考えている。

2つ目として、モデル生物の *C. elegans* の技術や知見を利用できるという点も重要なポイントである。*C. elegans* は分子遺伝学的解析が容易なことに加えて、動きの遅いネコブセンチュウとは違い、動きも早いことから走化性の行動を容易に定量化することができる。また、1200種類以上嗅覚受容体を持つことから、嗅覚研究のモデル生物とされており、これまでに194個の嗅覚受容体候補遺伝子が同定されている (Taniguchi *et al.*, 2014)。植物寄生性線虫においても同様に変異体の作製や原因遺伝子の単離が可能になれば、この *C. elegans* 嗅覚受容体の情報を参考にして、植物感染性線虫の受容体候補の変異体を作製し、行動解析を行うことで、その結果と受容体遺伝子配列との相関をとり、リガンドに対する受容体の特定が可能になると考えられる。

3つ目は、本題からは少しずれるが、本研究は基礎研究と応用研究の両方の側面を併せ持つ非常にポテンシャルの高い研究という点である。植物寄生性線虫は農業分野において多大な被害をもたらしているが、現在の駆除法は化学物質を用いた手法が主流であり、人や土壌中の有益な微生物に対して有害である。海外では危険物質のために使用が認められていないことも多く、一刻も早く無害な駆除法の開発が待たれている。本研究によって、宿主由来の線虫誘引シグナルが明らかになれば、トラップ材と組み合わせることで環境に無害な駆除薬の作成が可能であり、社会に与えるインパクトは非常に大きい。このように、本研究は「植物-線虫間の交信メカニズム解明」という基礎研究でありながら、「線虫駆除剤の開発」へと繋がる応用研究でもあり、基礎研究と応用研究の両方の側面を併せ持つ研究である。

3. 植物-線虫間相互作用の研究の現状について

では、本題の「植物-線虫間の交信メカニズム」に関する研究の現状について紹介したい。最初の報告は1980年代にまで遡り、この頃初めてダイズの根抽出物に線虫が誘引するという

報告がされた (Michael & Bone *et al.*, 1983)。しかし、この報告以来、線虫による宿主根の認識機構に関する研究はあまり進展していないのが現状である。これまでに複数、根抽出液や植物ホルモン、無機化合物など、線虫を誘引する化合物について発見されてはいるが (表 1)、線虫感染に重要な真の誘引物質は未だはっきりしないままである。

表 1 植物寄生性線虫に対する誘引物質

誘引物質	参考文献
ダイズ根端	Papademetriou & Bone, 1983
ダイズ根抽出液	Oota <i>et al.</i> , 2020
トマト根抽出液	Yang <i>et al.</i> , 2016
タルウマゴヤシ根抽出液	Čepulytė <i>et al.</i> , 2018
エンドウ根抽出液	Zhao <i>et al.</i> , 2000
アズキ根抽出液	Hosoi <i>et al.</i> , 2017
エテホン	Fleming <i>et al.</i> , 2017
6-ジメチルアリルアミノプリン	Fleming <i>et al.</i> , 2017
サリチル酸	Fleming <i>et al.</i> , 2017
ジベレリン酸	Fleming <i>et al.</i> , 2017
バニリン酸	Fleming <i>et al.</i> , 2017
タンニン酸	Ohri & Pannu, 2010
フラボノイド類	Chin <i>et al.</i> 2018
ラウリン酸	Dong <i>et al.</i> , 2014
マンニトール	Fleming <i>et al.</i> , 2017
インドール酢酸	Fleming <i>et al.</i> , 2017
アルギニン	Fleming <i>et al.</i> , 2017
リジン	Fleming <i>et al.</i> , 2017
塩化カルシウム	Wang <i>et al.</i> , 2018
ジアミン化合物	Oota <i>et al.</i> , 2020
種子ムシレージ	Tsai <i>et al.</i> , 2019

このような研究背景のもとで、本稿では、我々が取り組んできた、ケミカルライブラリーのスクリーニングによる誘引物質の探索について紹介する。はじめに、(Wang *et al.* 2009) をベースとして、同時に多量の化合物を試験できるように PF ゲルを用いた線虫誘引試験系を構築した (図 2)。PF ゲルを用いた試験系では、より土壤に模した環境で、線虫の行動を 3 次元的に解析が可能である。このアッセイ系を用いて、線虫誘引活性を指標としたケミカルライブラリーのスクリーニングを行ったところ、誘引物質としてジアミノプロパンが単離された。そこで、プトレシンやカダベリンなどジアミノプロパンの様々な類縁体に対して誘引試験を行ったところ、炭素架橋数 3-5 のジアミン化合物 (ジアミノプロパン、プトレシン、カダベリン) に強い線虫誘引活性があることが明らかになった (Oota *et al.*, 2020 ; 図 3)。炭素架橋数が 3 以下や 5 以上の化合物は全く線虫誘引活性を示さなかったことから、線虫の誘引には炭素架橋数が 3-5 の分子サイズをもつことが重要だと考えられる。また、HPLC-MS/MS や cryo-TOF-SIMS/SEM により、これらジアミン化合物はダイズやトマトの根から分泌され、根端付近で濃度勾配を形成していることも明らかになった。線虫は、根付近のジアミン化合物を受容することで植物の根の位置を認識して感染していると予想される。そこで、炭素架橋数 3-

5 のジアミン化合物をシロイヌナズナの根に処理して、線虫感染試験を行った。その結果、処理後 3 日目でネコブ数が Mock 処理と比較して有意に上昇したことから、これらジアミン化合物は線虫感染を正に制御する物質である事が明らかになった (Oota *et al.*, 2020)。本研究によって、線虫感染に重要な真の線虫誘引物質の 1 つがついに同定されたと言えるだろう。

一方で、我々の研究によって種子由来のムシレージも線虫の誘引と感染に重要であることが分かっており、種子においても線虫-植物の相互作用が存在することが示唆されている (Tsai *et al.*, 2019)。しかしながら、現状はこれらジアミン化合物やムシレージが線虫感染に重要な化合物として唯一発見されているだけである。今後は、実際に植物の根抽出物から線虫誘引物質が単離されることに期待したい。

このように、我々の研究によって交信に関与するリガンドは徐々に明らかになってきているが、残念ながら線虫側のリガンド受容体については全く明らかになっていない。絶対寄生で単為生殖のサツマイモネコブセンチュウは、その 1 系統の維持だけでも非常に手間がかかることから、変異体の作製技術に関する研究があまり進展していないのが主な原因である。RNAi による遺伝子ノックダウン技術に関する研究がわずかに進展しているが、発現量は半分程度にしか下がらないなど、問題が多い。今後、*C. elegans* のように扱える実験技術の開発を期待したい。その一方で、他の生物種ではアミン受容体に関する研究が比較的活発に展開されているので、次章ではその中からヒントになりそうな例をいくつか紹介したい。

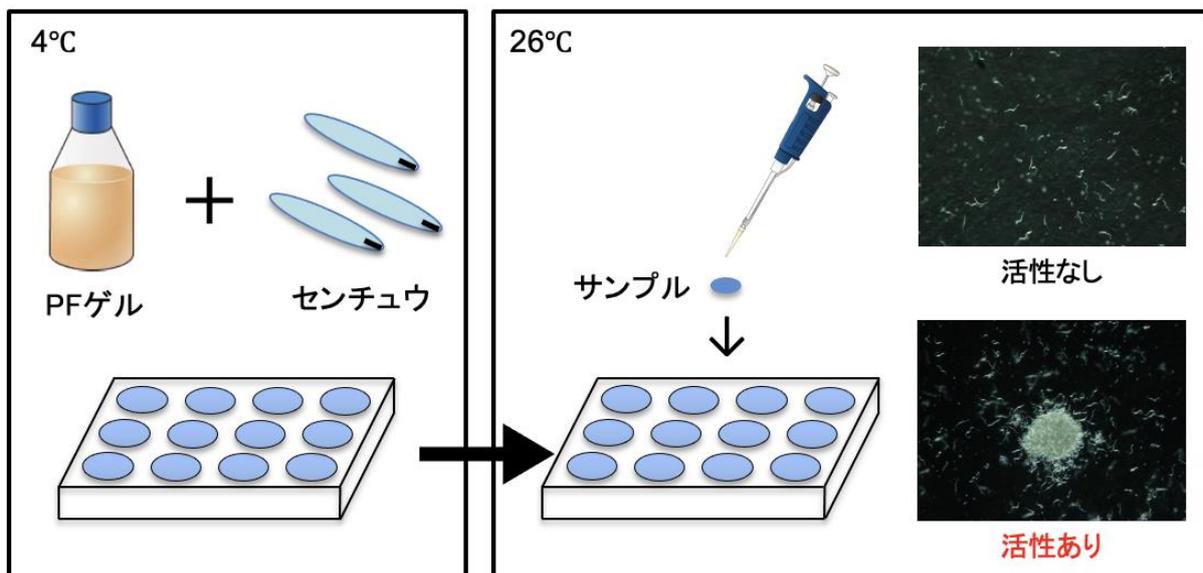


図 2 PF ゲルを用いた線虫誘引試験の模式図

低温で液状、常温でゲル状を示す PF ゲルを利用した線虫誘引試験。4°Cで線虫と PF ゲルを混ぜて 26°Cに移動すれば、ゲルが固まり線虫が 3 次元的に動けるようになる。サンプルを滴下した位置に線虫が集積してコロニーを形成していれば活性ありと判断する。

らに、その中の TAAR13c はカダベリン等のジアミンを受容する事が明らかになっており、これまでに TAAR13c の詳細な解析が行われている (Ashiq *et al.*, 2013)。その中で、カダベリン等のジアミンの受容には、膜貫通ドメイン TM3 の D112 (3.32) と TM5 の D202 (5.42) が重要である事が示されており、どちらが欠けても活性は大きく減少することが分かっている。さらに魚類では、モノアミン受容体の TAARs が、進化の過程で TM5 の D202 (5.42) を獲得したことによってジアミンを受容できるようになったことが、遺伝学的解析や分子系統解析によって明らかになっている (Qian *et al.*, 2015)。

そこでこれらの知見を参考にして再び、5 種の植物寄生性線虫における、TAAR13c のホモロジーサーチを行った。その結果、ネコブセンチュウ類には TAAR13c のホモログが保存されていることが明らかになった。しかし興味深いことに、TM3 のアスパラギン酸は保存されていたものの、TM5 のアスパラギン酸は保存されていなかった。これらの結果から、ネコブセンチュウ類はジアミンの受容において、魚類とはまた異なる受容体やメカニズムを使用していることが示唆される。今後は、ネコブセンチュウ類の様々な受容体候補の欠損変異体の解析等を行う事で、リガンド-受容体の組合せを包括的に明らかにし、多細胞動物の多細胞植物認識機構とその分子進化、さらには、独自に進化していく動植物の相互作用の組合せの進化の道筋などが明らかになると期待している。

C. elegans GPCR	予想される機能	種	オルソログ
SRV-11	ペンタンジオンを忌避	<i>B. xylophilus</i>	BXY_0066100
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_1231200
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_0069300
SRV-12	ベンズアルデヒドに誘引	<i>B. xylophilus</i>	BXY_0066100
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_1231200
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_0069300
SRSX-26	ブタノンに誘引	<i>B. xylophilus</i>	BXY_1070000
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_1013200
SRSX-32	ピラジンに誘引	<i>B. xylophilus</i>	BXY_1070000
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_1013200
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_1013400
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_0557500
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_0027800
SRSX-33	ペンタンジオンとピラジンに誘引	<i>B. xylophilus</i>	BXY_1070000
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_0809300
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_1013400
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_0557500
		<i>B. xylophilus</i>	BXY_0027800
SRSX-37	ペンタンジオンに誘引	<i>B. xylophilus</i>	BXY_1013400
SRT-18	ジアセチルを忌避	<i>B. xylophilus</i>	BXY_1024600
SRT-25	ジアセチルを忌避	<i>B. xylophilus</i>	BXY_1024600
SRG-37	ピラジンに誘引	<i>M. incognita</i>	Minc3s00775g17185
		<i>M. arenaria</i>	tig00002579.g60974

表 2 植物寄生性線虫に存在する *C. elegans* の嗅覚受容体オルソログ

サツマイモネコブセンチュウ、アレナリアネコブセンチュウ、ダイズシストセンチュウ、ジャガイモシストセンチュウ、マツノザイセンチュウに存在する *C. elegans* の嗅覚受容体オルソログ、予想される機能。

5. 終わりに

これまでのモデル植物を用いた分子遺伝学的な解析によって、植物の生理機能や発生に関わる遺伝子の機能はかなり明らかにされてきた。その一方で、残りの機能未知な遺伝子のほとんどは、無菌条件下の単独栽培では表現型が見られず、これらの多くは生物間相互作用に働く可能性があると考えられている (Shimizu & Purugganan, 2005)。実際に、もともと植物は根粒菌との「相利共生」や、線虫による「寄生」に代表されるように、自然界で様々な生物との相互作用のもとに生活している。このことから、外部生物との関わりによって初めて機能を発揮する、未知な植物の遺伝子が多数存在することが考えられる。現に、生物間相互作用の代表的な実験系である、バクテリアやカビなどの植物-微生物間の相互作用に関する分子遺伝学な研究により、根粒形成に関わる因子 CLE-RS1/2 や HAR1 等のような、新規遺伝子の機能が発見されてきた (Okamoto *et al.*, 2009, 2013)。本研究においても同様に、センチュウ誘引を指標とすることで、これまでに見えてこなかった植物の新規な遺伝子機能の発見に繋がる可能性があり、生物間相互作用の新たな研究領域を切り開くことができるだろう。

興味深いことに、ネコブセンチュウやシストセンチュウのゲノム上には、植物の形態形成に重要な CLE 遺伝子と類似した配列が含まれていることが報告されている (Mitchum *et al.*, 2008; Rutter *et al.*, 2014; Yuan *et al.*, 2020)。植物寄生性線虫は CLE ペプチドなどの植物の形態形成を司る遺伝子を獲得したことで、植物細胞を自身が好む摂食細胞へと改変させること等により、植物体内で生活できるようになったのだろう (Kikuchi *et al.*, 2017)。このような例は、CLE などの線虫が植物に侵入した後に機能する遺伝子だけではなく、線虫が根に侵入する前の段階で必要な、誘引物質に対する受容体や、細胞壁分解酵素にも当てはまる。*C.elegans* のようなバクテリアを餌とする自活性線虫とは対照的に、植物寄生性線虫は植物を認識し、侵入するための機能を獲得したことで、植物に寄生できるようになったのである。誘引物質の受容体を獲得してから細胞壁分解酵素や CLE ペプチドを獲得したのか、その逆なのか。マツに寄生するマツノザイセンチュウは今でもカビを捕食する事ができるので、これら謎を解く手掛かりになるだろう。

植物側もやられっぱなしではなく、進化の過程で植物寄生性線虫に対抗する術を獲得した例もある。マリーゴールドがその最たる成功事例であり、根から α -ターチニールという殺線虫物質を分泌して線虫の侵入を防ぐ。仮に根に侵入されたとしても、線虫は成熟できずに根の中で死滅してしまう (Uhlenbroek & Bijloo, 1960)。このような宿主-寄生者の相互作用において、それぞれが相手を追い越すためにできるだけ速く進化すると考えられており、現にカメムシは植物が外敵から身を守るための防御物質を、逆に誘引物質として利用している。今後も植物感寄生性線虫の感染過程における分子メカニズムの解明を進めることで、植物と動物の相互作用に関わる進化の謎をひも解くことができるはずである。これからも植物と線虫の攻防から目が離せない。

引用文献

- Abad, P., Gouzy, J., & Aury, JM. 2008. Genome sequence of the metazoan plant-parasitic nematode *Meloidogyne incognita*. *Nature Biotechnology*. 26: 909-915.
- Ashiq, H., Luis, R. S., & Sigrun, I. K. 2009. Positive darwinian selection and the birth of an olfactory

- receptor clade in teleosts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 11: 4313–4318.
- Ashiq, H., Luis, R. S., David, M. F., Gaurav, A., Venkatesh, S. K., Stephen, D. L., & Sigrun, I. K. 2013. High-affinity olfactory receptor for the death-associated odor cadaverine. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 48: 19579–19584.
- Čepulytė, R., Danquah, W. B., Bruening, G., & Williamson, V. M. 2018. Potent attractant for root-knot nematodes in exudates from seedling root tips of two host species. *Sci. Rep.* 8 (1), 10847.
- Chin, S., Behm, C. A., & Mathesius, U. 2018. Functions of flavonoids in plant-nematode interactions. *Plants (Basel)* 7 (4). pii, E85.
- Dong, L., Li, X., Huang, L., Gao, Y., Zhong, L., Zheng, Y. et al. 2014. Lauric acid in crown daisy root exudate potently regulates root-knot nematode chemotaxis and disrupts Mi-flp-18 expression to block infection. *J. Exp. Bot.* 65 (1), 131-141.
- Favery, B., Quentin, M., Jaubert-Possamai, S., & Abad, P. 2016. Gall-forming root-knot nematodes hijack key plant cellular functions to induce multinucleate and hypertrophied feeding cells. *J Insect Physiol.* 84: 60–69.
- Fleming, T. R., Maule, A. G., & Fleming, C. C. 2017. Chemosensory responses of plant parasitic nematodes to selected phytochemicals reveal long-term habituation Traits. *J. Nematol.* 49 (4), 462-471.
- Hosoi, A., Katsuyama, T., Sasaki, Y., Kondo, T., Yajima, S., & Ito, S. 2017. Nitrate analogs as attractants for soybean cyst nematode. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 81 (8), 1542-1547.
- 神崎菜摘 2013. 昆虫嗜好性線虫の分類及び生態学的研究. 公益財団法人農学会. 日本農学進歩賞受賞記念.
- Kikuchi, T., den Akker S.E., & Jones, J.T. 2017. Genome evolution of plant-parasitic nematodes. *Annual Review of Phytopathology.* 55: 333-354.
- Michael, K., & Bone, L. W. 1983. Chemotaxis of larval soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* Race 3, to root leachates and ions. *Journal of Chemical Ecology.* 3: 387–396.
- Mitchum, M.G., Wang, X., & Davis, E.L. 2008. Diverse and conserved roles of CLE peptides. *Curr Opin Plant Biol.* 11: 75–81.
- Yuan, N., Furumizu, C., Zhang, B., & Sawa, S. 2020. Database mining of plant peptide homologues. *Plant Biotechnology.* 38: 1–7.
- Nicky, J.A., Catherine, J.L., & Peter, E. U. 2013. Identification of genes involved in the response of *Arabidopsis* to simultaneous biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology.* 4: 2028–2041.
- Nicol, J.M., Turner, S.J., Coyne, D.L., den Nijs L., Hockland, S., & Maafi, Z.T. 2011. Current nematode threats to world agriculture. *Genomics and Molecular Genetics of Plant-Nematode Interactions.* 21-43.
- Ohri, P., & Pannu, S.K. 2010. Effect of phenolic compounds on nematodes - A review. *J. Nat. Appl. Sci.* 2, 344-350.
- Okamoto, S., Ohnishi, E., Sato, S., Takahashi, H., Nakazono, M., Tabata, S., & Kawaguchi, M. 2009. Nod factor/nitrate-induced CLE genes that drive HAR1-mediated systemic regulation of nodulation.

- Plant Cell Physiol. 50: 67–77.
- Okamoto, S., Shinohara, H., Mori, T., Matsubayashi, Y., & Kawaguchi, M. 2013. Root-derived CLE glycopeptides control nodulation by direct binding to HAR1 receptor kinase. *Nat. Commun.* 4: 2191.
- Oota, M., Tsai, A. Y., Aoki, D., Matsushita, Y., Toyoda, S., Fukushima, K., Saeki, K., Toda, K., Perfus-Barbeoch, L., Favery, B., Ishikawa, H., & Sawa, S. 2020. Identification of naturally occurring polyamines as root-knot nematode attractants. *Mol. Plant.* 13: 658-665.
- Papademetriou, M. K., & Bone, L. W. 1983. Chemotaxis of larval soybean cyst nematode, *Heterodera glycines* race 3, to root leachates and ions. *J. Chem. Ecol.* 9 (3), 387-396.
- Qian, L., Yaw, T., Zhikai, L., Maude, W.B., Andrew, C.K., & Stephen, D. L. 2015. Non-classical amine recognition evolved in a large clade of olfactory receptors. *eLife.* 4: e10441.
- Rutter, W. B., Hewezi, T., Maier, T. R., Mitchum, M. G., Davis, E. L., Hussey, R. S., & Baum, T J. 2014. Members of the *Meloidogyne* avirulence protein family contain multiple plant ligand-like motifs. *Phytopathology.* 104: 879–885.
- Shimizu, K., & Purugganan, MD. 2005. Evolutionary and ecological genomics of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology.* 138: 578-584.
- Taniguchi, G., Uozumi, T., Kiriya, K., Kamizaki, T., & Hirotsu, T. 2014. Screening of odor-receptor pairs in *Caenorhabditis elegans* reveals different receptors for high and low odor concentrations. *Science Signaling.* 323: 39.
- Tsai, A. Y., Higaki, T., Nguyen, C.N., Perfus-Barbeoch, L., Favery, B., & Sawa, S. 2019. Regulation of root-knot nematode behavior by seed-coat mucilage-derived attractants. *Molecular Plant.* 12: 99-112.
- Tsai, A. Y., Oota, M., & Sawa, S. 2020. Chemotactic host-finding strategies of endophytic organisms. *Frontiers Plant Science.* 11:1167.
- Uhlenbroek, J. H., & Bijloo, J. D. 1960. Isolation and structure of a nematocidal principle occurring in *Tagetes* roots. *International Congress of Crop Protection (4th), Proceedings.* 1: 579-580.
- Wang, C., Lower, S., & Williamson, V.M. 2009. Application of pluronic gel to the study of root-knot nematode behaviour. *Nematology* 11:453–464.
- Wang, C., Masler, E. P., & Rogers, S. T. 2018. Responses of *Heterodera glycines* and *Meloidogyne incognita* infective juveniles to root tissues, root exudates, and root extracts from three plant species. *Plant Dis.* 102 (9), 1733-1740.
- Yang, G., Zhou, B., Zhang, X., Zhang, Z., Wu, Y., Zhang, Y. et al. 2016. Effects of tomato root exudates on *Meloidogyne incognita*. *PLoS One* 11 (4), e0154675. *Plant Biotech.* In Press.
- 安田 & 西條. 2021 高湿度環境における植物と病原細菌の水をめぐる攻防. *BSJ Review* 12B: 112-120.
- Yuan N., Furumizu C., Zhang B., & Sawa S. 2020. Database mining of plant peptide homologues.
- Zhao, X., Schmitt, M., & Hawes, M. C. 2000. Species-dependent effects of border cell and root tip exudates on nematode behavior. *Phytopathology* 90 (11), 1239-1245.