

根寄生雑草の生理生態と制御

宇都宮大学名誉教授・客員教授 竹内安智

被子植物の1%に相当するおよそ4,000種の植物が他の植物の茎葉や根に寄生する寄生植物である。そのうち極限られた種類が主要作物に寄生する。世界の農業に大きな被害をもたらしている代表的な根寄生雑草は、ハマウツボ科 (Orobanchaceae) に属するオロバンキ類 (*Orobanche* spp.) とストライガ類 (*Striga* spp.) である。

オロバンキ類は20種以上が知られているが、その殆どは北半球のアジア、地中海沿岸とヨーロッパの南部、東部及びアフリカに分布している。葉緑素を欠き全寄生性で、トマト、ヒマワリ、タバコ、ニンジンなどの広葉作物に寄生する。特に地中海沿岸諸国で大きな被害を与えており、最近数十年間に発生地域が大きく拡大した。主なものに *O. crenata*, *O. aegyptiaca*, *O. ramosa*, *O. foetida*, *O. minor*, *O. cernua*, *O. cumana*, *O. coerulescens* などがある。

ストライガ類は熱帯アフリカ、特にサハラ砂漠以南に広く分布している。葉緑体を有し半寄生性であるが宿主に栄養分の多くを依存しており、オロバンキ類と同様に、単独では生存できない完全寄生性である。主にソルガム、ミレット、トウモロコシ、イネなどのイネ科作物に寄生する。およそ50種のストライガ類が知られているが、農業被害を与えるものはその1/4で、主なものに *S. hermonthica*, *S. asiatica*, *S. aspera*, *S. forbesii*, およびカウピーなどのマメ科植物に寄生する *S.*

gesnerioides などがある。

ストライガ類はアフリカの半乾燥地で貧しい小農の痩せた畑に発生して作物収穫が皆無になるほど甚大な被害を及ぼしている。ストライガによる汚染が著しく、宿主となる作物が栽培不可能な畑は放棄され、砂漠化の一因となっている。農民は、根寄生雑草の複雑な生理生態やそ



写真-1 ストライガ(*Striga hermonthica*)に汚染されたスーダンのソルガム畑
(神戸大学 杉本幸裕教授撮影)



写真-2 オロバンキ(*Orobanche crenata*)に汚染されたイスラエルのニンジン畑
(宇都宮大学 米山弘一教授撮影)

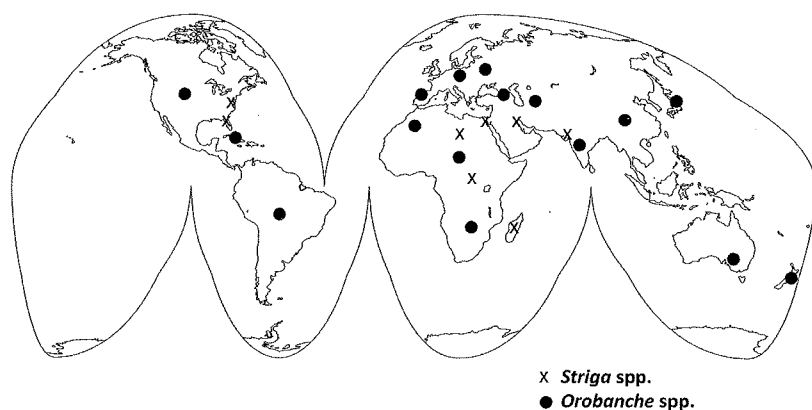


図-1 根寄生雑草ストライガとオロバンキの世界的分布の図 (文献にもとづき作成)

の防除についての情報を殆ど持っていないため、エイズ禍とともに食糧不足という2つの大きな災厄に苦しんでいる。

アフリカには同じハマウツボ科に属する根寄生雑草 *Alectra* spp. も生息している。*Aeginetia indica* (ナンバンギセル) はかつて東南アジアでサトウキビやリクトウなどに大きな被害を与えたが、現在でも一部の地域に残っている。なお、*Orobanche*, *Striga*, *Alectra*, *Aeginetia* などの根寄生雑草はハマウツボ科 (Orobanchaceae)

とゴマノハグサ科 (Scrophulariaceae) に分類されていたが、現在はすべてハマウツボ科に分類される。

ここでは、根寄生雑草の生理生態と制御の現状について紹介する。

I ハマウツボ科根寄生雑草の生理生態的特徴

ハマウツボ科根寄生雑草の種子は 0.2 ~ 0.35 mm と微小で、幼芽や子葉を持たず、短い幼根と小さな胚を有し、発芽後寄生確立までの数日

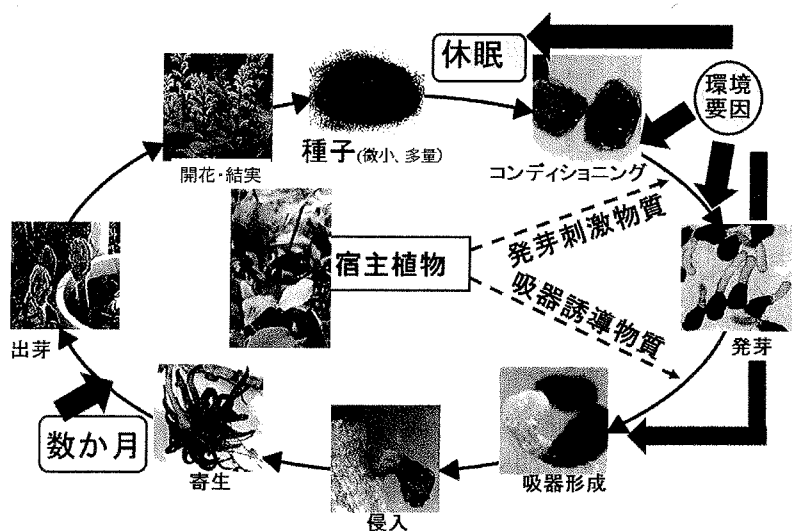


図-2 オロバンキ類 (*O. minor*) の生活環の進行とそれに関わる要因

表―1 根寄生雑草における特異な性質

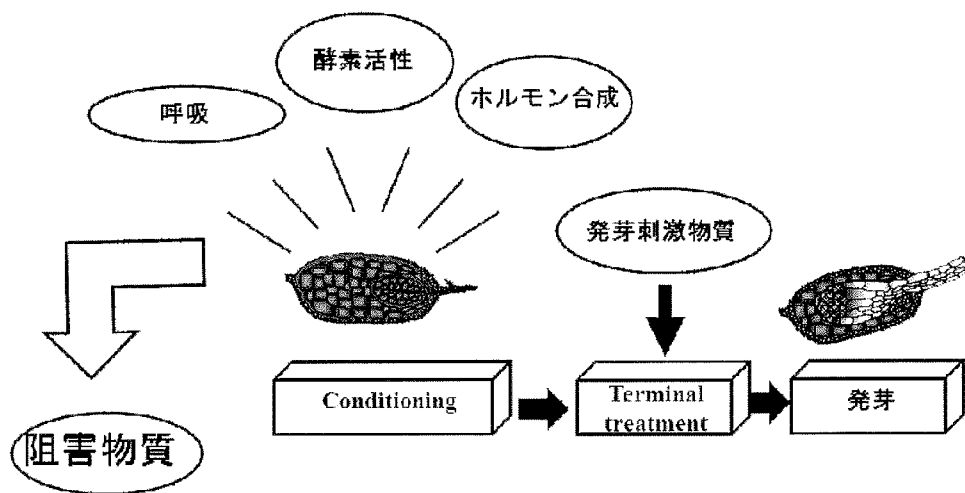
1. 半乾燥地、貧栄養土壌で進化。
微細種子の多量生産(風散布)、長い休眠期間
2. 種子発芽にコンディショニングが必要
3. 不良環境条件による二次休眠が極めて迅速
4. 宿主から発芽刺激物質、吸器形成物質を得る
5. 根寄生後、シュートが地上に現れるまでに長期間
6. 宿主から同化産物(栄養分)と水を奪う
7. 貧栄養下で多発
8. 気孔の連続開放(*Striga*)

間の生存を支えるだけの僅かな貯蔵栄養分(主に脂質)を含む。発芽後、幼根を宿主の根の近傍まで伸ばして接着すると、宿主との物理的かつ生理的な接続器官である吸器を形成し、宿主の根に侵入し、宿主の維管束と自身の維管束を連結し、寄生を確立する。1個体の寄生雑草が複数の吸器を形成して異なる宿主と連結することもある。その後、侵入部位にストライガでは幼植物、オロバンキでは小塊茎を形成し、土壤中でそれぞれ数週間から数か月間成長・肥大する。やがて日長とは無関係に出芽し、開花・結実する(図―2)。

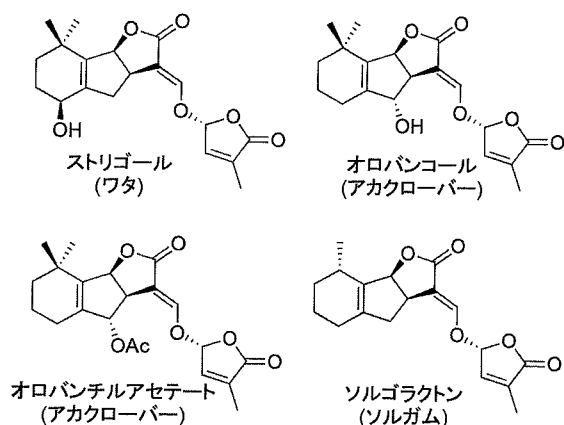
1. 種子の休眠と後熟

種子は形成後、ストライガ類では数か月間、オロバンキ類では数週間休眠するが、この期間中にその後の発芽の準備を整えるための代謝過程が進行する(後熟)。

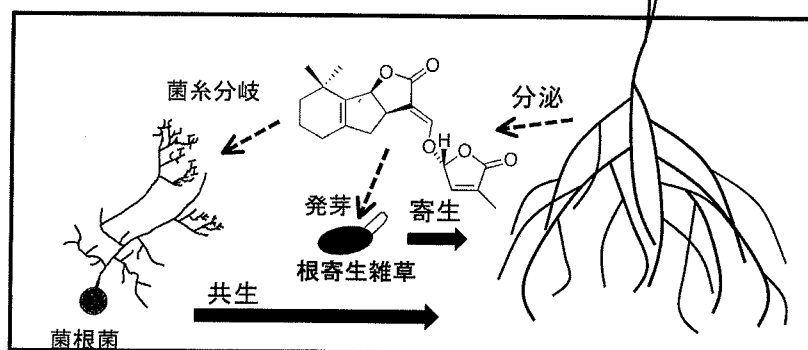
種子が発芽に適した温度・湿潤条件に数日間保たれると発芽刺激物質に反応可能な、ある種の「待機状態」に入る。これはそれぞれが発芽に不可欠な一連の事象からなる複雑な代謝および発生の過程で、「コンディショニング」と呼ばれる。しかし、この後種子が数日以内に発芽刺激物質に巡り合わないと再び休眠(二次休眠、あるいはwet dormancyと呼ばれる)に入る(図3)。このような速やかな二次休眠性によって、種子は土壤中で数十年間の生存が可能である。コンディショニングに対して、ウニコナゾールなどのジベレリン(GA)生合成阻害剤は阻害作用を、GAやフルリドンなどが促進作用を示す。



図―3 根寄生雑草種子のコンディショニングにおける生理的变化



図－４ 根寄生雑草の発芽刺激物質ストリゴラクトン



図－５ ストリゴラクトン類と根寄生雑草の発芽及び菌根菌との関わり
(米山 香織 博士原図)

2. 発芽刺激物質

植物の根から分泌され $10^{-15} \sim 10^{-7}$ M という低濃度でオロバンキ類やストライガ類の種子発芽を誘導するストリゴラクトンは、植物の重要な共生菌であるアーバスキュラー菌根菌 (AM 菌) の宿主認識シグナルでもある (図－４, 図－５)。また、植物の枝分かれを制御する新規の植物ホルモンであることも明らかにされた。サイトカイニン、ジャスモン酸、数種類のアミノ酸、ピロールやコチレニンなども発芽刺激活性を示す。大部分のストライガ類とオロバンキ類の *O. ramosa* などでは、ストリゴラクトンによって誘導されるエチレン合成が発芽の引き金となる

が、*O. minor* などのオロバンキ類の種子発芽はエチレンによって誘導されない。

宿主植物は貧栄養、特にリン酸や窒素欠乏の条件下でストリゴラクトンを多量に生産・分泌する。

3. 吸器形成

発芽後幼根を数 mm 伸長させて宿主の根に到達すると吸器を形成する。ストライガ類の吸器形成では、幼根の先端部分に生ずる過酸化水素が宿主根表層の細胞壁を酸化し、2,6-dimethoxy-1,4-benzoquinone (DMBQ) のような吸器分化誘導活性を示すベンゾキノン類が生成される。幼根先

端部の分裂組織の細胞分裂が軸方向から放射状に変わって膨化し、ストライガ類では毛状突起物を形成する。

4. 付着と侵入

吸器は粘着物質を分泌し宿主の根に付着する。根内部への侵入のメカニズムはオロバンキ類とストライガ類で若干異なっているが、両方ともに各種の細胞壁分解酵素を分泌して宿主根細胞壁の化学組成や物理的性質を変えることによって根に侵入して最終的に導管と結合する。オロバンキ類はさらに師部とも結合する。この侵入の過程で、宿主の根ではフェノール性物質やリグニン類の蓄積が観察されており、感受性の宿主であっても根寄生雑草を「異物」として認識している。根寄生雑草の吸器が宿主の根に侵入を始めた時点で、宿主と根寄生雑草の間の活発な情報交換と相互作用が開始される。

5. 宿主と根寄生雑草の相互作用

ストライガ類は宿主の導管と結合しているが、師管との明確な結合は確認されていない。ストライガは光合成能を有するが、自身の光合成によって獲得するエネルギーは *S. gesnerioides* では殆どゼロに近く、*S. hermonthica* でも 30～40%程度であり、大部分を宿主に依存している。オロバンキ類は宿主の導管および師管と結合しており、師部から大部分の栄養を摂取している。これらの根寄生雑草はいずれも強力なシンクとして宿主から養水分を収奪しているが、シンク能を維持するために細胞内にマンニトールを蓄積している。導管液や篩管液の組成が宿主と根寄生雑草では明確に異なっていることから、宿主と根寄生雑草を連結している吸器細胞では、選択的な能動輸送が行われていると考えられている。

6. 種子生産と伝搬

ストライガ類は土壤中でシュートの形成を始めて6週間位で地上に現れ、その6週間以内に日長とは関係なく開花する。オロバンキ類は土壤中で数か月間を過ごし、出芽後2週間で日長に関係なく開花する。受粉の2週間後には成熟した種子を1個体当たり20万粒、時には50万粒も生産するので、宿主の根寄生雑草に対する耐性機構を回避できる変異種や栽培方法の変化にも対応できる変異種が容易に現れる。種子は微細で遠方まで容易に移動し、家畜が食しても死滅しない。根寄生雑草の種子の拡散は、収獲物、植物残さや耕作機械の移動など、人為的な原因によるものが大部分である。

II ハマウツボ科根寄生雑草の制御

種子の形成・休眠・発芽、吸器の形成・宿主への侵入・維管束との結合や開花・結実のどの成長段階を抑えても制御に繋がるが、雑草害が特に大きい初期段階を制御することが重要である。

1. 耐性品種

根寄生雑草耐性品種の利用は最も低コストで、収量も確保できる。特に寄生の初期段階で耐性を示すものが望まれる。その形質として「発芽刺激物質を分泌しない」、「種子発芽を阻害する」、「吸器形成を誘導しない」、「吸器形成を妨げる」、「宿主への付着を抑える」、「根に侵入した吸器を抑える」、「維管束と結合してもその後の成長を抑制する」などが注目される。

ヒマワリとヒマワリに特異的に寄生するオロバンキ (*O. cumana*) では、耐性品種の開発と、その耐性を打ち破るオロバンキのバイオタイプの出現が繰り返されてきた。耐性品種の作出には遺伝的に多様性に富んだ近縁野生種を遺伝資源として利用する場合が多い。耐性形質に関与す

る遺伝子の数が少ない場合には、短期間でその耐性を感受性にしてしまう根寄生雑草のバイオタイプが出現するからである。

カウピーではストライガ (*S. gesnerioides*) の耐性の系統が見出され、耐性遺伝子が育種に利用されている。ソルガムでは品種間でストライガに対する発芽刺激物質の分泌量(実際には根滲出液の発芽刺激活性)に差異が認められ、育種に利用されてきた。耐性種のソルガムを適期に播種することにより、根寄生雑草による被害を減らし、ある程度の収量を確保できる。しかし、イネ科作物では農家に喜んで受け入れられるほど耐性の高い品種は得られていない。さらに多くの場合、耐性の程度はストライガの品種によって異なることから交雑育種による耐性品種開発は困難をきわめている。一方近年、分子生物学、分子遺伝学の進歩による耐性品種の開発に大きな期待が寄せられている(後述)。

2. 化学的防除

現在、宿主作物に薬害を与えず根寄生雑草を選択的に防除できる除草剤は少ないが、研究は進展しつつある。

オロバンキ類：グリホサート、イミダゾリノン類とスルホニルウレア類(スルホスルフロン、クロルスルフロン、リムスルフロン)が使用される。根寄生雑草の生育初期の実生から小さな植物体の時除草剤が処理されると防除効果が高い。オロバンキ類は作物の生育期間を通して連続的に発芽するので、2～4週間間隔で連続処理する必要がある。除草剤は以下の3方法により使用される。a. 茎葉処理除草剤：根寄生雑草防除には一般雑草に比べて低薬量で使用される。グリホサートはセリ科、アブラナ科やマメ科作物中では低薬量を連続的に処理するが、作物の病原菌抵抗性を低下させる恐れもある。イマザピックとイマゼタピルも数

種の作物で使用される。b. 土壌処理除草剤：スルホニルウレア類がトマトやジャガイモの畑で根寄生雑草の発芽時から寄生後間もないうちにドリップやスプリンクラーによる灌水と一緒に散布される(chemigation)。トマト畑では茎葉処理剤が使用された後さらにスルホスルフロンやリムスルフロンも使用される。c. 除草剤耐性作物：グリホサート耐性ナタネ、クロルスルフロン耐性タバコやアシュラム耐性タバコなどの作物では除草剤使用によって全く薬害なく、オロバンキ(*O. aegyptiaca*)防除ができる。

ストライガ類：ダイカンバはトウモロコシ畑で発生前処理剤として使用されるが、薬害を起こす場合がある。ストライガ発芽前のメトラクロール+プロメトリンと発生後のアシフルオルフェンの体系処理でトウモロコシの減収を防げる位の大きな防除効果が得られる。エチレンは、ストライガの休眠覚醒種子に「自殺発芽」を誘導することができるが、アフリカに多い *S. hermonthica* は、*S. asiatica* よりも休眠が深いため、効果が低い。アメリカではエチレンの土壌くん蒸によって *S. asiatica* をほぼ根絶することができたので、アフリカでもその使用について工夫する余地があろう。

カウピー、ソルガムやパールミレットの種子を除草剤のイマザキンで粉衣処理(seed dressing)することによりストライガの防除が可能である。しかし、土壌水分によって効果変動し易い。遺伝子組み換えの除草剤耐性作物は防除効果だけでなく作物収量も確保できる。南アフリカで導入された遺伝子組み換えグリホサート耐性トウモロコシはストライガ防除に有効である。しかし大部分のアフリカ諸国では、遺伝子改変作物の使用も試験も制限されている。一方、組み換え体でないALS阻害型除草剤耐性のトウモロコ

シをストライガ防除に使用するという新たな試みが行われている。残効性の長いイマザピルとピリチオバックの種子粉衣処理は特に効果が高く、作物収量も3～4倍に高まる。種子粉衣では、トウモロコシ畑で間作として作られるカウピーに薬害を与えずにストライガを防除できる。種子粉衣処理は、特別な散布方法や器具を必要とせず、除草剤使用薬量も少ないため、コストも抑えられることから、将来、アフリカのストライガ多発地帯では小農にも受け入れ易い技術であろう。ただし、他の防除法と組み合わせて、除草剤抵抗性バイオタイプの発生を極力抑えることが重要である。

サリチル酸(SA)、あるいはサリチル酸による誘導抵抗性のシグナル伝達に關与する物質(全身獲得抵抗性誘導剤, BTHなど)もオロバンキ類、ストライガ類に対する耐性を増大する。宿主の維管束周辺のリグニン化による吸器の侵入防止、あるいは吸器の形態異常誘導による根への侵入防止などが観察されている(図-6)。しか

し、MJ(メチルジャスモン酸)は耐性を向上させない。

カロテノイド生合成を阻害するフルリドンを、作物に白化を起こさない程度の薬量で処理することによってストリゴラクトンの分泌量を低下させ、オロバンキ類とストライガ類の寄生数を減少することが可能である。またフルリドンはオロバンキ類の種子の二次休眠の覚醒と二次休眠導入阻害作用によって埋土種子を低減することができる(図-7)。さらにフルリドンは *S. asiatica* 種子の発芽・吸器形成を誘導すること、薬用寄生植物ニクジュヨウの発芽・吸器誘導、宿主への寄生を促すなど注目すべき作用が見出され、今後の利用研究が期待される。

3. 埋土種子の根絶

根寄生雑草対策として、発生してくる雑草の制御と同時に埋土種子の減少、根絶も重要である。オロバンキでは夏季、土壌を湿潤にしてポリエチレンフィルムでカバーし、4～8週高温に保つと土壌表層の種子が死滅する。臭化メチル

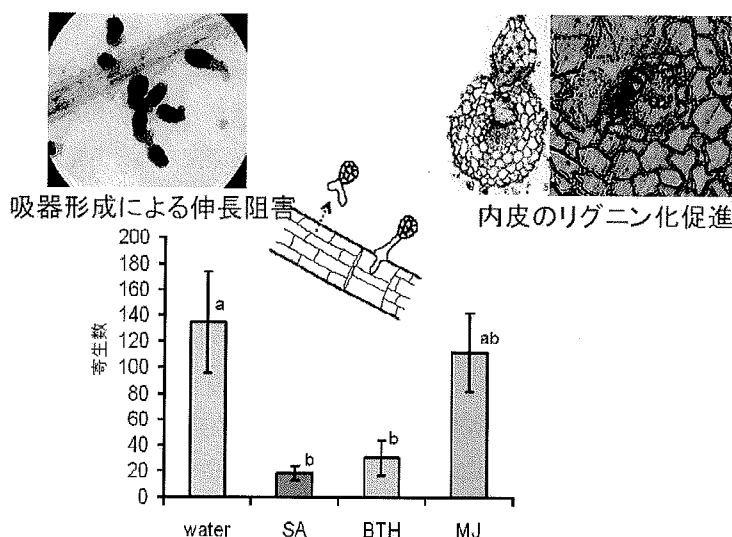
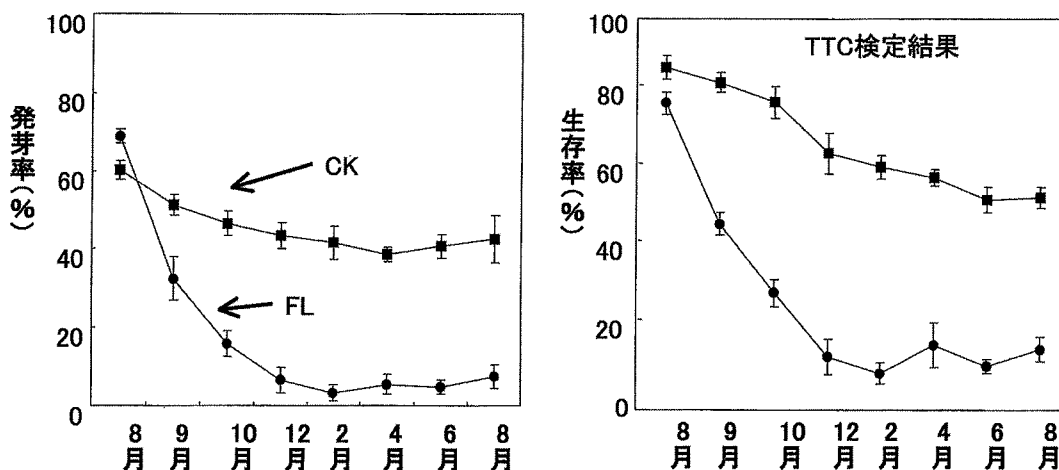


図-6 抵抗性誘導剤を処理したアカクローバー根に対する *Orobanche minor* の寄生数 (kusumoto ら)



図ー7 フルリドン (FL, 300ppmw) を8月末に土壌混和处理 (5cm) した圃場における *Orobanche minor* 種子の発芽率と生存率の変化。発芽率は圃場から採取した種子をコンディショニング後ストリゴールを処理することにより調べた (C0=6/963.haes ら)。

による土壌くん蒸が最も効果的であるが、現在では使用が禁止されている。メタムナトリウム塩とダゾメットは土壌中10～20 cmまで混合・灌水すると、メチルイソチオシアネートを生成して殺種子効果を発現する。エチレンジプロマイド、ヨウ化メチルや1,3-ジクロロプロペンも殺種子に有効である。しかし広い圃場のくん蒸処理は非常に高価である。

4. 生物防除

オロバンキ類の生物防除には、昆虫では、狭食性のハモグリバエ (*Phytomyza orobanchia*) が効果的であるが、食害するのは地上部であり、根寄生雑草の被害を低減するというよりも、種子生産の防止に利用できるであろう。ストライガ類の種子生産を減らす昆虫もいるが効果に変動があって防除法としての利用は難しい。オロバンキ類およびストライガ類に対する病原微生物は多いが、特にフザリウム属菌 (*Fusarium oxysporum*) は宿主特異性が高く、種子から開花期までの総ての生育ステージで強い病原性を示す。また、フザリウムを数種混合すると圃場

でも防除効果の変動が少ない。残念ながら、フザリウムによる防除効果は農民が満足するレベルには達していない。また、全身獲得抵抗性誘導剤のBTHなどを混用すると防除効果が高まる。いずれにしても病原微生物の輸入は難しいので、自国で調達し、発酵、製剤や使用法を確立しなければならない。

5. 総合防除

根寄生雑草による被害を最小に抑えるためには根寄生雑草の生育の初期段階に効果の高い制御対策が必要である。多発圃場では、発生防止、発生後の防除に加え、埋土種子の減少対策を長期的に行うことが重要である。基本は、根寄生雑草種子が混入していない作物種子・耐性品種の使用、手取り除草、輪作、トラップクロープ・キャッチクロープの使用、土壌肥沃度の改善、くん蒸処理、生物防除、選択的除草剤、除草剤耐性作物、自殺発芽誘導などの制御戦略の適切な組み合わせの実施である。

オロバンキ類の防除には寄生雑草種子を含まない作物種子、とくに耐性品種、除草剤および

手取り除草に重点がおかれる。しかし耐性のオロバンキが出現し易いので、その防止のために種子の生産・拡散を抑える必要があり、シーズンの終わりまで除草剤や手取り除草を確実にすることも重要である。

ストライガ類防除にも寄生雑草種子に汚染されていない作物種子の利用、輪作（効果的なトラップクロープも）などの耕種法に加え、耐性品種、選択性除草剤や微生物除草剤などの組み合わせによる総合防除が望まれる。例えば、除草剤耐性トウモロコシとイマザピルを使用し、さらに微生物除草剤も使用すると一層高い効果が得られる。貧栄養土壌では窒素固定する非宿主作物のセスバニヤなどを休閑作物として利用する。トウモロコシでは多くの労力を必要とするが晩生品種苗の移植により寄生数を減らすことができる。またトウモロコシやソルガムでは、AM菌の接種によって *S. hermonthica* の寄生数が大幅に減少し、収量が増加した。これにはAM菌共生による耐性付与と、共生確立後におけるストリゴラクトン生産・分泌量の低下が関与しているものと予想され、今後、より積極的な利用についての検討が期待される。土壌中のストライガ種子の低減には感受性のイネ科作物と非宿主作物（根寄生雑草の発芽を誘導するが寄生されない）との輪作が有効である。しかしアフリカの自給自足農家では食糧生産が最優先であり、休耕や輪作は殆ど不可能である。そこで市場性が高い非宿主作物を見出す必要がある。

ストライガ対策としてアフリカで広がっているのが「プッシュ・プル(push-pull)」である。これは、トウモロコシに対してストライガと同じように甚大な被害を与えているニカメイチュウも同時に回避する方法である。具体的には、トウモロコシ畑の外周にニカメイチュウを誘引す

るネピアグラスやスーダングラスを植える。トウモロコシの畝間には、ストライガの発芽刺激物質を分泌するが宿主とはならないマメ科飼料作物のデスマディウム (*Desmodium*) を栽培する。このマメ科植物は、ストライガの生育阻害活性とニカメイチュウに対する忌避作用も兼ね備えている。さらにマメ科植物は窒素固定を行い、土壌の肥沃度を上げる。以上のような複合的な作用によって、このプッシュ・プルは大きな効果を上げつつある。

現在、ストライガとオロバンキの網羅的な遺伝子解析が進められており、今後、遺伝子情報に基づいた新しい防除法、回避法の創出が期待される。例えば、根寄生雑草の侵入部位で根寄生雑草に特異的な毒素を発現させたり、根寄生雑草に移行して鍵となる代謝遺伝子の発現を抑制するような RNAi を作物に導入するなどが試みられている。

根寄生雑草は経済的に恵まれない発展途上国の特に最貧国を中心に発生しており、多くの地域では経費の掛る防除方法は受け入れられない。アフリカの多発地帯は貧困のために情報の収集が困難な上、制御手段も持てないのが現状である。

根寄生雑草は独特の生存戦略を持ち、防除困難で大きな農業被害をもたらす大変厄介な雑草である。世界的な物流ネットワークの拡大と高速化に伴って、根寄生雑草は発展途上国だけではなく、オーストラリア、ドイツ、フランス、アメリカなどの先進国の農業にも影響を及ぼし始めている。今後、地球規模での温暖化、乾燥化、交易の拡大に伴って根寄生雑草が世界の農耕地に拡散する恐れがあり、注視していかねばならない。未然に侵入を防ぎ、発生が確認された時は徹底的封じ込め作戦を行う必要がある。

今こそ、人類の英知を結集してこの問題解決に向けた早急な取り組みが望まれる。

謝辞

本稿の作成に当たり、多大な御助言を頂きました宇都宮大学雑草科学研究センター長米山弘一教授に深謝申し上げます。

参考文献

- 1) Abstracts of 5th International Weed Conference, Vancouver, Canada, June 23-27, 2008.
- 2) Chae S. H., K. Yoneyama, Y. Takeuchi and D. M. Joel 2004. Fluridone and norflurazon, carotenoid-biosynthesis inhibitors, promote seed conditioning and germination of holoparasite *Orobancha minor*. *Physiol. Plant.* 120: 328-337.
- 3) Ejeta G. and J. Gressel 2007. Integrating New Technologies for *Striga* Control. World Scientific, Singapore.
- 4) Kusumoto D., S. H. Chae, M. Mukaida, K. Yoneyama, K. Yoneyama, D. M. Joel and Y. Takeuchi 2006. Effects of fluridone and norflurazon on coditioning of *Striga asiatica* seeds. *Plant Growth Regul.* 48: 73-78.
- 5) Kusumoto D., Y. Goldwasser, X. Xie, K. Yoneyama, Y. Takeuchi and K. Yoneyama 2007. Resistance of red clover (*Trifolium pratense*) to the root parasitic plant *Orobancha minor* is activated by salicylate but not by jasmonate. *Ann. Bot.* 100: 537-544.
- 6) Joel D. M., Y. Hershenhorn, H. Eizenberg, R. Aly, G. Ejeta, P. J. Rich, J. K. Ransom, J. Suerborn and D. Rubiales 2007. Biology and management of weedy root parasites. In: Janick, J. ed. *Horticultural Reviews*, Vol. 33. John Wiley & Son, NewYork. pp. 267-349.
- 7) López-Ráez, J. A., R. Matusova, C. Cardoso, M. Jamil, T. Charnikhova, W. Kohlen, C. Ruyter-Spira, F. Verstappen, and H. Bouwmeester 2009. Strigolactones: ecological significance and use as a target for parasitic plant control. *Pest Manag. Sci.*, in press.
- 8) Parker C. and C. R. Riches 1993. *Parasitic Weeds of the World. Biology and Control.* CAB International, Wallingford.
- 9) Paker C. 2009. Observations on the current status of *Orobancha* and *Striga* problems worldwide. *Pest Manag. Sci.*, in press.
- 10) Umehara, M., A. Hanada, S. Yoshida, K. Akiyama, T. Arite, N. Takeda-Kamiya, H. Magome, Y. Kamiya, K. Shirasu, K. Yoneyama, J. Kyojuka, and S. Yamaguchi. 2008. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones. *Nature*, 455: 195-200.
- 11) 竹内安智 1994. 寄生雑草の生物学と防除. 日本農薬学会誌 19: S183-195.
- 12) 米山香織, 関本均 2007 植物の根に関する諸問題 [170] -根が分泌する根寄生植物およびAM菌の宿主認識シグナル-. 農業および園芸 82: 1025-1030.
- 13) 米山弘一 2001. 根寄生植物の実態とその防除. 植調 35: 421-429.