

菌根菌 (AM 菌) を利用した作物の生育制御

日本大学生物資源科学部
肥後 昌男

概要

アーバスキュラー菌根菌 (AM 菌) は、約 80% の植物の根に共生する絶対共生微生物である。AM 菌は、光合成産物と引き換えに、宿主植物への水分、無機養分の供給、病害抵抗性を高めることから自然由来のバイオ肥料と考えられている。AM 菌は土壤生物の中でも主要な構成成分であり、AM 菌の欠如は、生態系の機能低下につながる可能性がある。将来の持続的農業を視野に入れ、AM 菌による農業生産への影響や機能を把握することは従来の施肥管理に代わり AM 菌を利用するために重要である。AM 菌を農業生産で利用する主な方法の一つは、土壤へ直接 AM 菌を接種することが挙げられる。AM 菌は一般的に宿主親和性と環境適応性が高いので、多岐にわたる植物種や環境条件にも適していると考えられている。一方、植物種の違いで同一 AM 菌種に対する反応が変わるため、AM 菌の接種効果を予測することは難しい。環境条件と AM 菌種、植物種の適合性、その環境内の他の土壤生物との空間的競合、接種のタイミングなど、多くの要因が AM 菌の接種効果とその持続性を左右する。したがって、AM 菌の接種効果を得るために、AM 菌を導入する際は上記の要因を考慮することが望ましい。また、ゲノミクスとトランスクリプトミクス解析は、AM 菌研究に大きな進歩をもたらし、宿主植物や他の土壤生物との相

互作用の解明に向けた技術が大きく進展している。そこで、圃場条件下での AM 菌接種の歴史や AM 菌利用に基づく実験報告を調査・検討し、AM 菌の接種効果を左右する重要な要因に焦点を合わせ議論していく。

はじめに

土壤微生物の一種であるアーバスキュラー菌根菌 (AM 菌) は、植物へ土壤中の無機養分を供給する重要な構成要素とされている。AM 菌を含めた土壤微生物は自然由来のバイオ肥料として、ますます関心を集めている。AM 菌は Glomeromycota 亜門に属する真菌類であり (spatafora *et al.* 2016; Tedersoo *et al.* 2018)、農作物を含む陸上植物種の約 80% と共生する。AM 菌は光合成産物と引き換えに、宿主植物に無機養分と水分を供給することが知られている (Smith and Read 2008)。根圏に広がる AM 菌の菌糸は、植物の根が到達できない範囲に存在する無機養分の獲得を促進することができる (Smith *et al.* 2000)。さらに、AM 菌の菌糸は根よりもはるかに細いため、小さな土壤間隙を通過することができる (Allen 2011)。AM 菌により獲得された無機養分は AM 菌により根内で形成された特異的な器官で養分交換のやりとりが行われる。一般的に、AM 菌の菌糸が植物内に侵入すると、皮層細胞間隙に菌糸を伸ばし、のう状体と呼ばれる AM 菌特異的器官を形成し、また、皮層細胞

内に高度に分岐した構造の樹枝状体を形成し、この樹枝状体が主に養分交換の場所と考えられている (Balestrini *et al.* 2015)。したがって、AM 菌は養分不良下における植物の生育低下を緩和することができる (Nouri *et al.* 2014)。

養分供給の改善に加えて、AM 菌は植物の耐乾性・耐塩性 (Augé 2001, 2004; Porcel *et al.* 2011; Augé *et al.* 2015)、病害抵抗性 (Pozo and Azcón-Aguilar 2007) を付与することが知られている。これまでに、環境ストレス下における (乾燥、塩ストレス、水ストレスなど) AM 菌共生機能が調査されてきたが、これらのストレスに対する植物の耐性増大のメカニズムにおける直接的な要因は未だ解明されていない (Ruiz-Lozano and Aroca 2010; Bárzana *et al.* 2012, 2015; Ruiz-Lozano *et al.* 2012; Calvo-Polanco *et al.* 2014; Saia *et al.* 2014; Augé *et al.* 2015; Sánchez-Romera *et al.* 2015)。また、鉄 (Fe)、銅 (Cu)、亜鉛 (Zn) といった微量元素は高濃度の場合、植物にとって毒性が高くなる (Tamayo *et al.* 2014)。AM 菌共生は宿主植物の重金属による毒性を緩和し、さらに AM 菌は高濃度の重金属汚染下でも生存できることが報告されている (Göhre and Paszkowski 2006; Lingua *et al.* 2008; Cornejo *et al.* 2013; Tamayo *et al.* 2014; Meier *et al.* 2015)。これまでに重金属輸送体において中心的な役割を果たす Zn トランスポーターが *Glomus*

intraradices で同定され (*GintZnT1*) (González-Guerrero *et al.* 2005), 最近では *Rhizophagus irregularis* (以前の *Glomus intraradices* DAOM-197198) (Tisserant *et al.* 2013) のゲノムワイド関連解析 (GWAS) により, Cu, Fe, Zn トランスポーターをコードするいくつかの推定遺伝子も検証されている (Tamayo *et al.* 2014)。今後は, これらのトランスポーターの機能と共生におけるそれら遺伝子群の役割を明らかにすることも重要である。

さらに, AM 菌は土壌の団粒構造の改善や (Rillig and Mummey 2006; Leifheit *et al.* 2014, 2015; Rillig *et al.* 2015), 植物の群集構造や生産性を向上させるため, 生態系に直接影響することが示されている (van der Heijden *et al.* 1998)。また, AM 菌共生が温室効果ガス (GHG) の排出量に及ぼす影響に関する研究例もある (Bender *et al.* 2014; Lazcano *et al.* 2014)。Bender *et al.* (2014) は AM 菌が温室効果ガスに關与する亜酸化窒素 (N_2O) の排出量の削減に間接的に寄与していたことを報告しており, 気候変動の緩和に重要な役割を果たす可能性を示唆している。AM 菌は植物の窒素 (N) 吸収と同化を促進することで N_2O 放出を調節し, その結果, 土壌中の可給態窒素含量が減少することで脱窒が抑制された事例もある (Bender *et al.* 2014)。さらに, N_2O 生産 (*nirK*) と消費 (*nosZ*) に關与する重要な遺伝子発現量と AM 菌の存在量との間の相関関係があること

や, 土壌微生物バイオマスや AM 菌の群集構造の変化により N_2O の排出が抑制される可能性も示唆されている。AM 菌は GHG 排出に間接的な影響を及ぼし, さらに土壌の水分, 団粒構造, 通気性といった土壌物理性を变化させる可能性があり, これらは土壌中の GHG 生産と輸送に影響する。Lazcano *et al.* (2014) は, AM 菌共生が高土壌水分条件下での N_2O 排出量の調節に關与している事例を報告し, AM 菌が共生した植物による N_2O 排出量の制御は N 吸収の増加よりもむしろ土壌水分の利用効率の改善によって促進されることを示唆している。

AM 菌は耕起などの攪乱によりその機能や存在量が損なわれたり, 衰えたりすると, 自然生態系での機能効率が著しく低下する主要な土壌微生物群である。世界的な景気後退に直面し, 持続的農業や, より環境に配慮したニーズに対処しなければならない農業生産者にとって自然条件下における AM 菌による農業生産への影響や機能を理解することは重要であり, 従来の慣行施肥に代わる有望な代替手段である。AM 菌を農業生産に利用するための手段の一つとして, 土壌へ直接 AM 菌を接種することが挙げられる。ただし, AM 菌を応用・利用するには, 農業生態系と土壌管理への適応性, 反応性や養分移行メカニズムを明らかにする必要がある。本報では, AM 菌共生の養分吸収に関するこれまでの簡略的な結果と, AM 菌の接種源生産における課題の概要後, 圃場での AM 菌の接種

実験を左右する要因に着目する。

AM 菌共生による無機養分吸収

AM 菌の高親和性リン酸トランスポーター (PT) の同定 (Harrison and van Buuren 1995) 以来, AM 菌共生の養分吸収機能は生理学的, 分子生物学の両観点から幅広く研究がされてきた (Harrison *et al.* 2002; Paszkowski *et al.* 2002; Nagy *et al.* 2005; Bucher 2007; Smith and Smith 2011, 2012)。AM 菌は主に低養分条件下での植物への無機養分の獲得を大幅に改善することができ, これは植物側が AM 菌に特異的なリン酸の獲得経路を持っていることが要因の一つと考えられている (Harrison *et al.* 2002; Paszkowski *et al.* 2002; Nagy *et al.* 2005; Bucher 2007; Smith and Smith 2011)。放射性同位体を用いたトレーサビリティ実験により, AM 菌を介して植物が取り込むリン酸量を検証することも可能になった。これにより植物側の表現型に明確な違いがみられなくても AM 菌がリン酸を植物に輸送していることが確認されている (Pearson and Jakobsen 1993; Smith *et al.* 2003, 2004)。また, AM 菌共生により植物側のリン酸トランスポーター発現が特異的に誘導される研究事例も多数報告されている (Harrison *et al.* 2002; Paszkowski *et al.* 2002; Nagy *et al.* 2005; Xie *et al.* 2013; Walder *et*

al. 2015)。リン酸トランスポーターは植物のリン酸獲得量の増加に加え、樹枝状体の形態形成の調節や共生維持の役割を報告した研究事例もある (Javot *et al.* 2007, 2011 ; Yang *et al.* 2012 ; Xie *et al.* 2013)。タルウマゴヤシ (*Medicago truncatula*) とミヤコグサ (*Lotus japonicus*) を用いた実験により、AM 菌共生から誘導されるリン酸トランスポーターの *MtPT4* と *LjPT4* の発現は非 AM 菌感染植物の根端でも確認され、その根端のリン酸を感知するメカニズムの構成要素として *PT4* 遺伝子群の関与が示唆されている (Volpe *et al.* 2015)。加えて、トマトの *PT* 遺伝子 (*LePT3*, *LePT4*, *LePT5*) は AM 菌感染根にて発現が増加し (Nagy *et al.* 2005), *LePT4* が共生中のリン酸獲得に重要な機能的役割を示すことも報告されている (Xu *et al.* 2007)。リン酸以外の無機養分の輸送における AM 菌共生の寄与もこれまでに報告されている (Casieri *et al.* 2013 ; Paszkowski *et al.* 2002 ; Nagy *et al.* 2005 ; Guether *et al.* 2009a ; Hoge Kamp *et al.* 2011)。樹枝状体からの取り込みに特に重要な菌根誘導型リン酸トランスポーターに加えて (Harrison *et al.* 2002 ; Paszkowski *et al.* 2002 ; Nagy *et al.* 2005), 菌根誘導型アンモニウムトランスポーター (AMT) も特定されている (Gomez *et al.* 2009 ; Guether *et al.* 2009b ; Kobae *et al.* 2010 ; Koegel *et al.* 2013)。樹枝状体を囲む植物由来の原形質膜であるペリアーバ

スキュラー膜は無機養分の輸送が発生する場所と考えられている。この膜にある植物側のトランスポーターは樹枝状体周辺のアポプラストから無機養分を補助し、それらを皮層細胞に輸送することができる (Javot *et al.* 2011 ; Bapaume and Reinhardt 2012)。AMT は、タルウマゴヤシ (*Medicago truncatula*) のリン酸トランスポーター *MtPT4* で実証されたように (Harrison *et al.* 2002), *ダイズ* やタルウマゴヤシ根のペリアーバスキュラー膜に局在していることが確認されており、皮層細胞へのアンモニウム輸送において重要な役割をしていることも示唆されている (Kobae *et al.* 2010 ; Breuillin-Sessoms *et al.* 2015)。また、リン酸輸送体とアンモニウム輸送体を変異させたタルウマゴヤシでは、菌根誘導型トランスポーターと菌根誘導型 AMT トランスポーター (*PT4*, *AMT2*, *AMT3*) が樹枝状体の寿命に影響している研究事例もある (Javot *et al.* 2007 ; Breuillin-Sessoms *et al.* 2015)。これらのトランスポーターを介したリン酸、またはアンモニウムの輸送は養分を根細胞に輸送するだけでなく、樹枝状体を維持するためのシグナル伝達も担っていると推測されている (Breuillin-Sessoms *et al.* 2015)。

リン酸と窒素に加えて、硫黄 (S) も AM 菌を介して植物に輸送することができる (Allen and Shachar-Hill 2009 ; Sieh *et al.* 2013)。AM 菌共生は植物側の硫酸トランスポーター発現に影響し、宿主植物の硫黄

の養分状態を改善した研究事例もある (Casieri *et al.* 2012 ; Giovannetti *et al.* 2014)。これに関連して、レーザーマイクロダイジェクションにより、樹枝状体化した細胞におけるリン酸トランスポーターおよびアンモニウムトランスポーターの発現が検証され (Balestrini *et al.* 2007 ; Gomez *et al.* 2009 ; Guether *et al.* 2009b), 樹枝状体からの取り込みに関与する硫酸トランスポーターも特定されている (Giovannetti *et al.* 2014)。菌側では、リン酸 (Balestrini *et al.* 2007 ; Tisserant *et al.* 2012 ; Fiorilli *et al.* 2013) とアンモニウムトランスポーター (Pérez-Tienda *et al.* 2011) が樹枝状体で発現することがわかっており、これは菌側がペリアーバスキュラー膜との接点で放出される養分を再吸収し、宿主植物に輸送される養分量を制御している可能性が示唆されている (Balestrini *et al.* 2007)。植物細胞においてカリウムイオン (K^+) が重要な役割を果たしているにもかかわらず、AM 菌共生によるカリウム供給はこれまでにほとんど事例がない (Garcia and Zimmermann 2014)。カリウムイオンは土壤中で豊富であるが土壌鉱物と強く固定されるため、その利用効率は非常に低い。また、菌側においては AM 菌の胞子 (Pallon *et al.* 2007), 菌糸 (Olsson *et al.* 2008), のう状体 (Olsson *et al.* 2011) へのカリウムの蓄積がみられた事例がある。さらに、植物側のカリウムトランスポーターの発現量の

増加がミヤコグサ (*Lotus japonicus*) の AM 菌感染根で報告されている (Guether *et al.* 2009a)。興味深いことに、AM 菌共生由来のカリウム栄養の改善は植物の耐塩性や耐干性の向上と相関がみられた研究事例がある (Garcia and Zimmermann 2014)。また、作物中の異なる微量元素に対する AM 菌共生の寄与に焦点を当てた 2 つのメタ分析をした研究事例もある (Lehmann *et al.* 2014 ; Lehmann and Rillig 2015)。このメタ分析から、AM 菌は植物の無機養分濃度と利用率の増加、それに加え、微量養分吸収を改善する持続可能な手段として適用できる可能性が示唆されている。作物の生産性に加え、AM 菌共生は植物栄養改善の役割により、多量元素と微量元素の両成分の供給により、作物の品質を向上させる事例も報告されている (Antunes *et al.* 2012 ; Hart and Forsythe 2012 ; Pellegrino and Bedini 2014)。Lehmann *et al.* (2014) は亜鉛に着目し土質、土壌 pH、土壌肥沃度 (亜鉛やリン酸欠乏下) が AM 菌を介し植物組織内の亜鉛含有量に影響したことも報告している (Lehmann *et al.* 2014)。銅、鉄、マンガンに着目した Lehmann and Rillig (2015) による研究報告では、AM 菌共生により作物体内の銅や鉄の吸収を高める効果を示されているが、マンガンの吸収促進効果はハーブでのみ観察されている。Pellegrino and Bedini (2014) は圃場での AM 菌の接種がヒヨコマメの生育を改善するた

めの有効な手段の一つであり、生産性を向上できるだけでなく、タンパク質、鉄、亜鉛含有量も改善できることを実証している。

これまでに、AM 菌共生依存型の養分吸収の制御は、植物がその必要性に応じて AM 菌感染の促進、または抑制していると考えられている (Nouri *et al.* 2014)。AM 菌共生によるリン酸吸収を抑制する環境要因がいくつか報告されている。実際、高リン濃度条件下において AM 菌共生の抑制が多数報告されている (Breuillin *et al.* 2010 ; Balzergue *et al.* 2013 ; Bonneau *et al.* 2013)。また、リン酸だけでなく他の無機養分が AM 菌共生に影響するかを評価するため、*Petunia hybrida* と *Rhizophagus irregularis* を使用して、AM 菌共生に対する阻害要因が検討されている (Nouri *et al.* 2014)。その結果、過去の同様の実験データと一致し (Breuillin *et al.* 2010)、リン酸と硝酸が AM 菌共生に対してマイナスに影響する一方で、硫酸、マグネシウムイオン、カルシウムイオン、鉄イオンは菌根形成に影響しなかった研究事例がある。さらに、無機養分の中で特に硝酸イオンの欠乏が AM 菌に対するリン酸吸収の抑制効果を逆転させた研究事例もある。このことから、植物体の養分欠乏状態が高リン酸条件の影響を相殺し AM 菌共生を促進するシグナル伝達を引き起こす可能性も示唆されている (Nouri *et al.* 2014)。ただし、Walder and van der Heijden (2015)

の AM 菌共生における養分交換に関する近年の報告を考慮すると、AM 菌共生と宿主植物との相互作用は環境条件、余剰資源の獲得、機能的多様性などの多岐にわたる要因と関連していると指摘している。

AM 菌接種源の生産と応用に向けた課題

適切な AM 菌管理は農薬の使用量を削減できる可能性があるため、持続的農業の観点から、AM 菌をバイオ肥料として活用する必要性が高まっている。繰り返しとなるが、AM 菌を農業に利用する手段の一つとして、土壌へ直接 AM 菌を接種することがあげられる。残念ながら、AM 菌は宿主植物との共生が必須であり、宿主植物なしでの純粋培養が難しい性質のため、AM 菌接種源の大規模生産は非常に困難である。AM 菌の接種源には主に菌根化した根断片、AM 菌胞子、菌糸が接種源として使用できる。ただし、増殖体の量、多様性、感染能力に関する正確な情報を把握できなければ、土壌への接種効果の信頼性は低く、また雑草や病原菌を広めるリスクも懸念されている。一方で、土壌から回収された AM 菌胞子は、接種源生産のスターターとして使用できる。既知の AM 菌分離株と宿主トラップ植物 (多くの AM 菌種が大量に感染できる植物) を AM 菌の増殖に最適化された条件で一緒に生育させることで接種源を獲得できる。この方法は大規模な作物への接

種に最もよく使用される AM 菌の接種源の増殖方法であり、土壌の接種源にみられる同種の増殖源より濃縮されている。トラップカルチャーから分離された既知の AM 菌宿主の感染した根の断片も、接種源として有効であることも示唆されている (Berruti *et al.* 2016)。

AM 菌接種資材の大量生産のため、種子に AM 菌接種源をコーティングする技術など新たな方法が近年開発されたにもかかわらず (Ijdo *et al.* 2011 ; Vosátka *et al.* 2013), 大規模な AM 菌接種源の生産は依然として困難である (van der Heijden *et al.* 2015)。AM 菌接種資材の生産に対する主な障害は、AM 菌の絶対共生機能、つまり、ライフサイクルを全うするために宿主植物と共生する必要があることである。これは増殖の際に時間と場所、宿主植物との栽培段階を考慮しなければならないことを意味する。結果として、AM 菌株の収集には、他の微生物菌株の収集に用いられる方法とは異なる方法が必要となってくる。さらに、宿主植物への AM 菌の感染の有無、感染程度を評価するための迅速な方法がないことも、AM 菌の増殖や農業利用を難しくしている要因である。大規模農業に必要な大量の接種源の管理も、農業利用を難しくしている。しかし、移植や定植での農業生産体系では AM 菌の接種は少量で済むため大規模農業に比べより簡便に適用できる。

一見したところ、圃場での広範囲な AM 菌接種を行うことは、技術的、経済的に非現実的であるように見え

る。ただし、AM 菌の多様性が維持できるような栽培管理の確立も AM 菌の接種効果を得るために重要な要因の一つである。実際、秋季のカバークロップの栽培 (Lehman *et al.* 2012) や保全耕起 (Säle *et al.* 2015) などの AM 菌に負荷をかけない管理が導入されれば、AM 菌の多様性や群集構造が維持される研究事例もある。このように作物の栽培前後に負荷がかかる慣行管理が実施されない場合、AM 菌の多様性や菌糸ネットワークは今後も破壊されず感染能力を維持できる。また、大規模な AM 菌接種以外にも小規模での AM 菌接種も行われている。AM 菌の接種を小規模な圃場に限定することで、徐々に AM 菌の菌糸ネットワークを構築させることがコスト削減につながると考えられている。したがって、長年にわたり接種した AM 菌の持続性に適した土壌環境では初期投資のみで十分となる。AM 菌の持続性に適した土壌環境で実証されているように (Gulati and Cummings 2008 ; Barr 2010), AM 菌接種は従来の施肥と比較して経済的に利益があり、小規模生産と荒廃地の再生目的とした場合もコスト削減をもたらすと考えられている。AM 菌接種の魅力を評価するためのさらなるデータの蓄積のため、利用者が新たな作物や土壌環境で栽培することで、AM 菌接種の費用対効果と有益性を評価することが重要である (Dalpé and Monreal 2004)。

現在、世界的な経済危機により、生産者は持続的農業体系の一つの手段

の一つとして AM 菌接種を利用することでリンの投入量を削減しようとしている。残念ながら、確実な接種技術は確立されておらず、最適な接種資材の開発に焦点を当てた応用研究が奨励されるべきと指摘されている (Verbruggen *et al.* 2013)。農業利用における AM 菌の可能性は商業部門の注目を集めており、最近ではいくつかの企業が AM 菌ベースの接種資材を製造・販売している。一般的な利用傾向は、少数の AM 菌種を含む接種資材を施用することである。一部のメーカーは単独接種を目的に製造しているが、さまざまな環境条件や植物に接種したい利用者をターゲットとする製品を生産しているメーカーもある。使用される少数の AM 菌種は、容易に増殖でき、異なる環境条件で多種多様な宿主植物への共生が報告されるジェネラリストが一般的である。市販の接種資材は、多くの場合、幅広い植物種や環境条件に適していることをうたい文句としているが、実際の効果は必ずしもプラスではない (Corkidi *et al.* 2004 ; Faye *et al.* 2013)。このため、AM 菌接種市場の開発と改善を促進するために、研究者らは企業との関係性を強化し、市販の接種資材の機能的問題を解決するため、最適な管理方法を導入する必要がある。また、接種資材に病原菌や雑草の種を含んでいる可能性があるため (Douds *et al.* 2005 ; Tarbell and Koske 2007), 製品の生物的組成を調整し、何よりも AM 菌の組成を正確に評価する必要がある

ある。実際、市販の接種源のラベルに提示されている菌種のリストは、実際の接種組成と必ずしも正確に対応しているわけではないと指摘されている (Berruti *et al.* 2013a)。さらに、AM 菌は絶対共生微生物であるため、接種資材は温室、人工気象室、または野外で栽培用ポットを使用して生産されることが多く、その結果、外部の微生物を必ずしも 100% 排除できていない。病原菌のリスクに対する認識が高まっているため、多くの接種資材の製造関係者は製品への汚染を避けるために農業を使用している (Doude *et al.* 2005)。病原菌の持ち越しを減らすため、接種資材に宿主の根の残留物を含めないなど選択する一方で、感染根の断片は、AM 菌の生存率を下げることなく表面滅菌できるメリットがある (Mohammad and Khan 2002)。土壌 (Hempel *et al.* 2007 ; Lumini *et al.* 2010 ; Borriello *et al.* 2012 ; Davison *et al.* 2012) や AM 菌接種 (Berruti *et al.* 2013a,b) などの複雑な環境内の AM 菌群集構造を特徴付けるため、これまでに分子生物学的手法が適用されてきた。これらの方法により、接種された AM 菌を栽培サイクル中に宿主植物根内で追跡した研究事例もある (Alkan *et al.* 2006 ; Farmer *et al.* 2007 ; Pellegrino *et al.* 2012 ; Thonar *et al.* 2012 ; Werner and Kiers 2015)。さらに、次世代シーケンス (NGS) は導入した接種菌を高感度で時間的・空間的に追跡・確認できる強力なツールである (Berruti

et al. 2016)。また、この手法により接種した AM 菌がどの程度感染し、土壌中で残存しているかを追跡・確認できるが、間接的に作物の生産と品質への影響が残存する接種した AM 菌群集を介している場合は、必ずしもそれらを追跡・確認することは重要ではないと考えられている (Rodriguez and Sanders 2015)。一方で、NGS は導入された AM 菌が土着 AM 菌群集との相互作用、共存する方法の理解にもつながるといえる (Rodriguez and Sanders 2015)。

AM 菌接種の過去の事例

Berruti *et al.* (2016) は 2001 年から 2015 年までの 15 年間分の研究から AM 菌接種に基づいた持続可能な栽培体系を検討した文献調査を報告している (図-1)。この Berruti *et al.* (2016) の文献調査では「アーバスキュラー菌根菌」、「接種」をキーワードを使用して検索した 127 報の研究論文をランダムに選択し、全体で 47 の科学雑誌の論文が調査されている。127 報の論文は 164 の接種実験が含まれており、これらの実験では非生物学的ストレスにさらされることが多い 43 科の植物種(主にマメ科, キク科, イネ科, ナス科) に対し、様々な条件から AM 菌の接種効果を判定していた。しかし、生物学的ストレスはあまり焦点が当てられておらず、文献調査した実験の多くは生物学的ストレスの適用が含まれていなかった。これは AM 菌を介した病

害抵抗性に関する研究がまだ不十分であることが理由の一つとして挙げられる。Berruti *et al.* (2016) は接種実験条件 (圃場試験, 屋外でのポット試験, 温室, 人工気象室), ストレスの種類 (生物的ストレスまたは環境的ストレス), 宿主植物の分類, 接種源, 増殖方法, 適用された AM 菌接種源のタイプ, 適用方法 (単独接種, 混合接種種, または両方), AM 菌種のリストに関する情報をまとめている (図-1)。また, Berruti *et al.* (2016) は, 文献調査の接種研究の結果も統計方法に関係なく接種区が非接種区に対する生育促進効果の有無に焦点を当てている。この文献調査では AM 菌の接種効果を評価するために検討した 6 つの要因に焦点を当てている。AM 菌感染率, 根重と茎葉重の増加量, 収量, 栄養状態の改善, 特定の病原菌に対する病害抵抗性である。残念ながら, AM 菌の植物への影響を説明するために選択されたこの 6 つの要素について, 文献調査したすべての研究で測定と統計分析が行われてはいないと Berruti *et al.* (2016) は述べている。

Berruti *et al.* (2016) の文献調査において, AM 菌接種は植物の生育と生産に対し非常にポジティブであった (図-2)。非接種と比較して, 130 の接種実験の 93.8% で, 有意な AM 菌感染率の増加が報告されている。また, 根重は 91 の実験の 73.6% で, 茎葉重の増加は 146 の実験のうち 80.8% が接種により有意に増加したことを報告している。81 の実験の 84% で, 茎

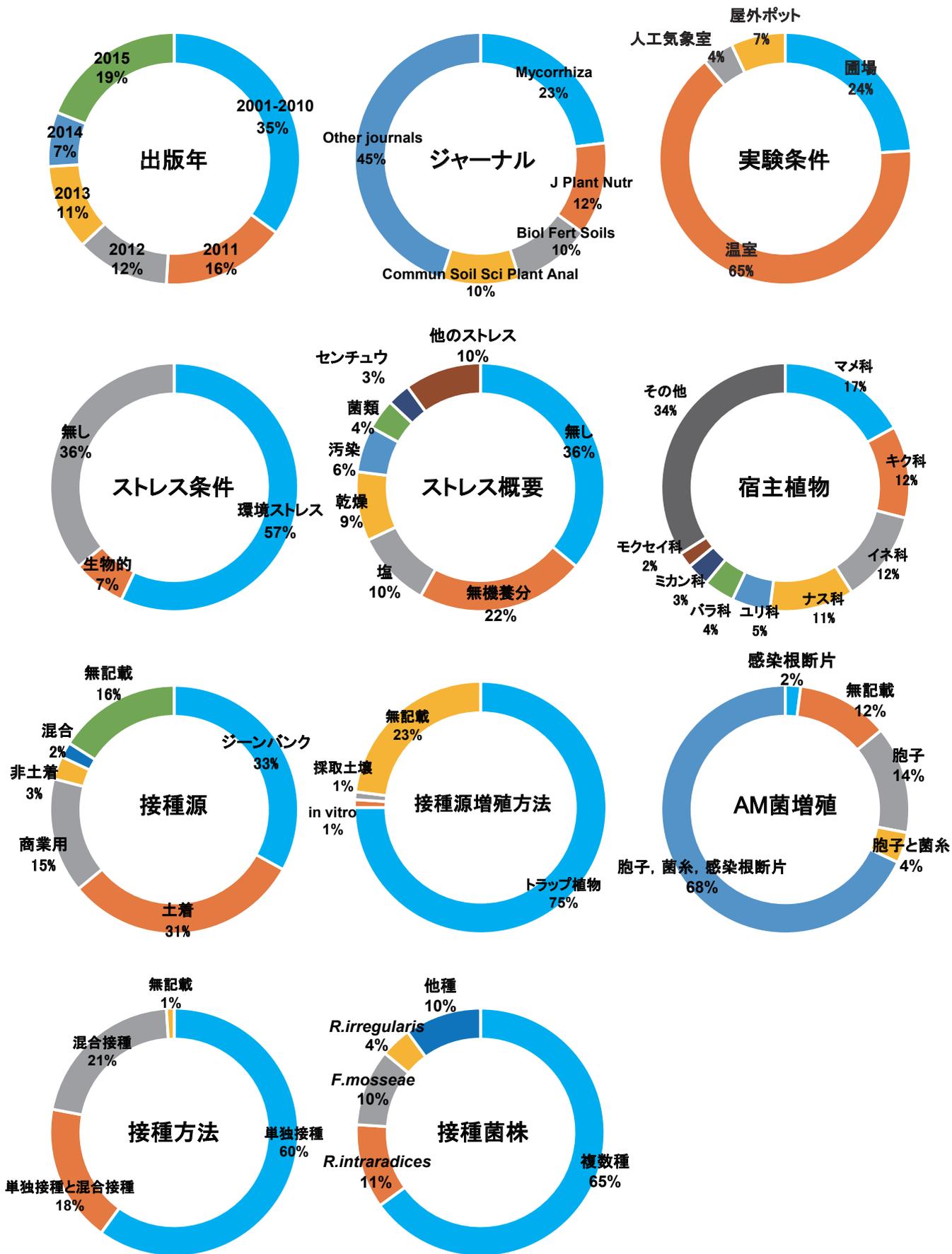


図-1 Berruti ら (2016) の文献調査での AM 菌接種試験の各項目における割合 (Berruti *et al.* 2016 より改変)

葉重の増加, 112の実験のうち92%が接種により収量, 植物栄養の改善が認められていた。Berruti *et al.* (2016)の文献調査の多くは, 接種後のAM菌感染率, 地上部のバイオマス, 収量と栄養状態の有意な増加を植物生産に対するAM菌の接種効果の有無の重要な要因と判断している。文献調査の実験方法の割合は, 実験条件(温室または圃場条件), 接種源(土着由来または非土着の由来), 適用方法(単独接種または混合接種)についても重要な評価要因であることも指摘している。

温室, 圃場条件下での接種効果の事例

Berruti *et al.* (2016)の文献調査の65%は温室で実施され, 24%は圃場条件で実施されていた(図-1)。予想通り, 非接種と比較してAM菌を接種した植物のAM菌感染率は, 圃場条件よりも温室で有意に高い値を示している(図-2)。これは, 圃場の非接種区に土着のAM菌が含まれているためであり, 一方, 温室での対照区のポットには, AM菌が存在しない滅菌土壌などが充填されている。興味深いことに, 根重は, 温室条件よりも圃場条件での接種区で増加する研究事例が多い傾向がみられている。おそらく, これはポット栽培では根の生長が特定の時点で停止することが要因として挙げられる。さらに, ポット栽培でAM菌が接種された植物では根の生長が乏

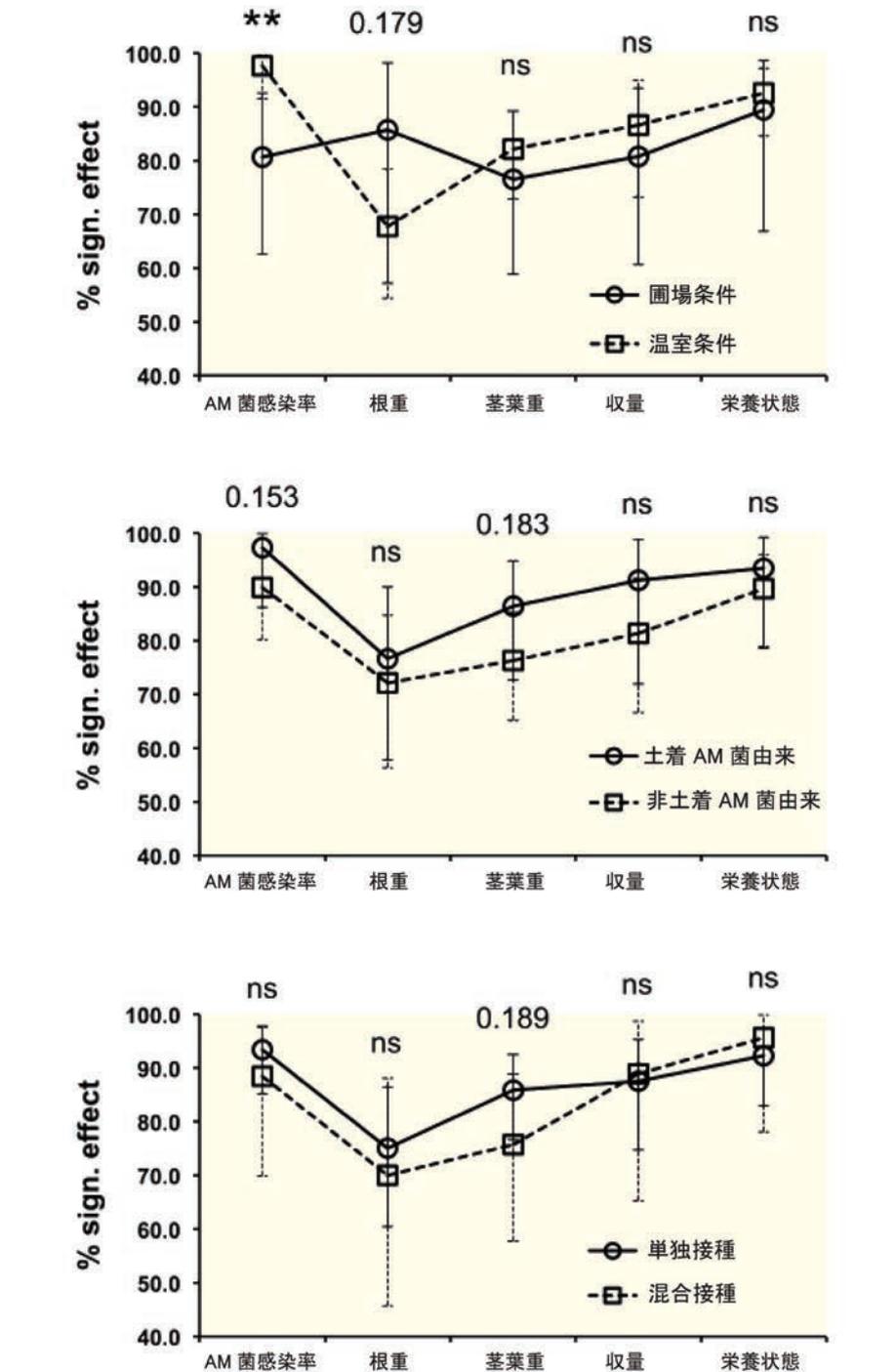


図-2 Berrutiら(2016)の文献調査での各項目における増加割合(Berruti *et al.* 2016より改変)

しい。ポット栽培で接種された植物はAM菌を介した養分吸収に依存する可能性が高く(Smith *et al.* 2011), これより根重を増加させることなく, AM菌を接種していない植物よりも早く必要な栄養状態の最大値に到達できることが指摘されている。一方, 茎葉

重, 収量, 植物栄養に対するAM菌接種の有効性は, 実験条件の影響をあまり受けない可能性があり, 温室, 圃場条件ともに成功する事例があることもBerruti *et al.* (2016)の文献調査で示唆されている。

AM 菌接種源の概要

AM 菌の接種効果を十分に得るためには、AM 菌接種源の選択も重要な要因の一つに挙げられる。適用された接種源は、微生物株保存機関（ジーンバンク）からのものか、実験で使用された土壌から分離されたものが重要となる。Berruti *et al.* (2016) の文献調査の半数の実験では、市販の AM 菌接種源を使用していた（図-1）。一部の AM 菌種は、一般的に他の種よりもストレス耐性が高く、ストレス土壌や汚染土壌下で存在していることも報告されている（Leyval *et al.* 2002；Hildebrandt *et al.* 2007）。実際、浸透圧ストレスの影響を受ける土壌の土着 AM 菌は、他の AM 菌株よりも塩ストレスに対応できる可能性がある（Ruiz-Lozano and Azcón 2000）。したがって、接種資材を特定の汚染／ストレス土壌に適用する場合、これらの特性を考慮することが望ましいと指摘されている（Vosátka *et al.* 1999；Oliveira *et al.* 2005）。また、Berruti *et al.* (2016) の文献調査の多くは、土着 AM 菌が非土着 AM 菌より接種効果が高いことを指摘している。土着 AM 菌を接種することで市販の AM 菌接種資材よりも、ネコブセンチュウに対する耐性（Affokpon *et al.* 2011）、Mn 汚染土壌下での生育促進（Briccoli Bati *et al.* 2015）、石灰質土壌下での茎葉を増加させた研究事例もある（Labidi *et al.* 2015）。

さらに、Estrada *et al.* (2013) は、塩ストレス下で土着 AM 菌を接種した植物が、ジーンバンクから得た AM 菌を接種した植物よりも茎葉乾物重、光合成効率、気孔コンダクタンス、グルタチオンの蓄積が高いことを示したことも報告している。Berruti *et al.* (2016) も土着 AM 菌種を接種した場合、AM 菌接種による生育促進効果が得られる可能性が高いことを示唆している。ただし、土着 AM 菌種の接種による AM 菌感染率の増加と茎葉の増加はあまり関係性がないことも示唆している。ほとんどの資材開発メーカーは、多岐にわたる植物種や環境条件に適合性があることを理由に、市販の AM 菌資材の接種を推奨している。残念ながら、これらの製品について、必ずしもプラスの効果を得られる保証はないのが現状である。効果のない AM 菌接種または不適切に接種された事例もある（Corkidi *et al.* 2004；Garmendia and Mangas 2014）。Corkidi *et al.* (2004) は AM 菌の定着を促進しない市販の接種材料が、ポット栽培でのトウモロコシの生長を促進できる唯一の接種源であることを報告した事例もある。しかし、Corkidi *et al.* (2004) は供試した接種源に含まれている成長促進添加剤が生育促進効果の要因である可能性を指摘している。同様に、Garmendia and Mangas (2014) はレタスの生育と栄養の促進効果は市販の接種源に含まれる高濃度の無機養分に起因することを報告している。したがって、宿

主植物、環境要因、菌株の望ましい組み合わせや資材に含まれる成分を慎重に選択することで、AM 菌接種による生育促進効果が得られる可能性が高くなるといえる。

AM 菌接種源の組成

Berruti *et al.* (2016) が調査した接種実験の文献の 60%に見られるように（図-1）、現在までの接種試験の傾向として単独接種試験を行う場合、少なくとも 1 つ以上の菌種、菌株を試すことが必要であるといえる。単一種の接種実験は、複数の種を併用した混合接種実験よりも、茎葉のバイオマスの増加がみられる傾向もある。Gosling *et al.* (2016) は、機能的に異なる AM 菌株を組み合わせると多様性を変化させ接種したところ、多様性が高いほど植物の生育促進効果が高いわけではないことを報告している。この結果を受けて、宿主植物が温室実験などや、ストレスが緩和された条件では、AM 菌は宿主への効果を最大限に発揮する可能性は高いが、複数の生物的・非生物的ストレスを受ける圃場条件下では、より多様な AM 菌群集が必要になるのではないかと指摘している。また、別の温室実験では、一つの群集内の多様性よりも、群集構造が共生する種の集団内でのどのように機能するかを決定する上でより影響力がある可能性が示唆されている（Wagg *et al.* 2015）。Berruti *et al.* (2016) が調査した接種実験の文献

の多くは、*Rhizophagus intraradices*, *Funneliformis mosseae*, *R. irregularis* のいずれかの単独接種に限定されていたことを報告している。これらのAM菌はジェネラリストであり、多種多様な宿主植物に定着し、長期保存に耐え、かつ世界中に分布しており (Öpik *et al.* 2010), 容易かつ大量に増殖することができる。前述の特性により、これらのジェネラリストは接種源として適している。いくつかの研究は、異種間ではなく同種内の異なる分離株が植物の応答反応に大きな違いを引き起こす可能性があることも指摘されている (Munkvold *et al.* 2004 ; Gai *et al.* 2006 ; Angelard *et al.* 2010)。これは *R. intraradices*, *R. irregularis*, *F. mosseae* などのAM菌種の単独接種試験から、これらのAM菌種が機能的に不均一である可能性が報告されているが、必ずしも機能不全が生じていると見なすべきではないことを示唆している。*R. irregularis* のレファレンスゲノムから (Tisserant *et al.* 2013 ; Lin *et al.* 2014), 地理的に異なる場所から得た複数の分離株のリシーケンシングは、作物栽培により効果的なAM菌を増殖、選択することが可能になると期待されている。ゆえに、AM菌群集における遺伝的多様性の機能的意味を理解する研究をより推進していくことが重要と考えられる (Rodriguez and Sanders 2015)。しかし、作物を含む植物種のAM菌接種に対する応答性が大きく異なることは考慮しなければならない (Johnson *et al.* 1997 ;

Smith and Smith 2011 ; Smith *et al.* 2011)。現代農業においてAM菌を利用する場合は、遺伝的差異のあるさまざまな品種のAM菌に対する応答の違いを考慮することは極めて重要である。

結論と展望

世界の人口は2050年までに90億人を超えると推定されている (Rodriguez and Sanders 2015)。したがって、世界の農業は人々の健康と環境を保護するために、食料生産を倍増するだけでなく、環境保全型農業の推進という課題に直面している。予測される必要な収穫量の増加は、現在の世界的な食料生産能力を上回っており (Rodriguez and Sanders 2015), AM菌を利用したバイオ肥料などの環境に優しい技術の実装、活性化の必要性が強調されている。AM菌の適用は無限の可能性のあるにもかかわらず、これまで農家には採用されていないのが現状としてある。しかし、圃場でのAM菌の接種効果は、温室条件下での接種と同程度の効果が得られることが証明されつつある。これらの理由から、農業におけるAM菌の安定利用に向けた次の段階は、AM菌接種の利点に対する利用者の潜在認識を高めることである。これを達成するために今後行うべきことは大規模な圃場試験を様々な地域、土壌環境で実施し、接種による費用対効果を分析することである (Ceballos *et al.* 2013)。ま

た、AM菌の人工培養に関する研究も目覚ましく発展している。Kameoka *et al.* (2019) は世界で初めてAM菌の純粋培養に成功した例を報告している。この報告ではバクテリアとの共存培養によりAM菌の胞子形成が誘導されたという先行研究から (Hildebrandt *et al.* 2006), バクテリア由来の枝分かれ脂肪酸に増殖促進効果があることを発見している。さらに不飽和脂肪酸であるパルミトレイン酸がより強くAM菌の生育を促進して胞子形成を誘導することを報告している。形成された胞子は植物根に正常に感染共生して娘胞子を形成できることも分かっている。また、Sugiura *et al.* (2020) はAM菌にミリスチン酸を与えることで、宿主植物に共生させずとも菌体バイオマスや次世代胞子を生産できることを明らかにし、高生産性の純粋培養系として固定化培養法も開発している。これらの研究成果により、純粋培養による優良AM菌資材の開発や大量生産が期待されている。これまで述べたように、AM菌の共生能は多面的であり、農業生産への影響、機能がより明確になれば、農耕地でのAM菌接種や利用の適用範囲が広がり作物生産の向上につながると考えられる。

引用文献

Affokpon, A. *et al.* 2011. Effectiveness of native West African arbuscular mycorrhizal fungi in protecting vegetable crops against root-knot nematodes. *Biol. Fertil. Soils* 47, 207–217. doi: 10.1007/s00374-010-0525-1.

- Alkan, N. *et al.* 2006. Analysis of quantitative interactions between two species of arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus mosseae* and *G. intraradices*, by real-time PCR. *Appl. Env. Microbiol.* 72, 4192–4199. doi: 10.1128/AEM.02889-05.
- Allen, J. W. and Shachar-Hill, Y. 2009. Sulfur transfer through an arbuscular mycorrhiza. *Plant Physiol.* 149, 549–560. doi: 10.1104/pp.108.129866.
- Allen, M. F. 2011. Linking water and nutrients through the vadose zone: a fungal interface between the soil and plant systems: linking water and nutrients through the vadose zone: a fungal interface between the soil and plant systems. *J. Arid Land* 3, 155–163. doi: 10.3724/SP.J.1227.2011.00155.
- Angelard, C. *et al.* 2010. Segregation in a mycorrhizal fungus alters rice growth and symbiosis-specific gene transcription. *Curr. Biol.* 20, 1216–1221. doi: 10.1016/j.cub.2010.05.031.
- Antunes, P. M. *et al.* 2012. Long-term effects of soil nutrient deficiency on arbuscular mycorrhizal communities. *Funct. Ecol.* 26, 532–540. doi: 10.1111/j.1365-2435.2011.01953.x
- Augé, R. M. 2001. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* 11, 3–42. doi: 10.1007/s005720100097.
- Augé, R. M. 2004. Arbuscular mycorrhizae and soil/plant water relations. *Can. J. Soil Sci.* 84, 373–381. doi: 10.4141/S04-002.
- Augé, R. M. *et al.* 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis alters stomatal conductance of host plants more under drought than under amply watered conditions: a meta-analysis. *Mycorrhiza* 25, 13–24. doi: 10.1007/s00572-014-0585-4.
- Balestrini, R., *et al.* 2007. Laser microdissection reveals that transcripts for five plant and one fungal phosphate transporter genes are contemporaneously present in arbusculated cells. *Mol. Plant Microbe Interact.* 20, 1055–1062. doi: 10.1094/MPMI-20-9-1055.
- Balestrini, R., *et al.* 2015. Plant-soil biota interactions, in *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*, ed E. A. Paul (London: Academic Press; Elsevier), 311–338. doi: 10.1016/b978-0-12-415955-6.00011-6.
- Balzerque, C., *et al.* 2013. High phosphate reduces host ability to develop arbuscular mycorrhizal symbiosis without affecting root calcium spiking responses to the fungus. *Plant Nutr.* 4, 426. doi: 10.3389/fpls.2013.00426.
- Bapaume, L., and Reinhardt, D. 2012. How membranes shape plant symbioses: signaling and transport in nodulation and arbuscular mycorrhiza. *Plant Traffic Transp.* 3, 223. doi: 10.3389/fpls.2012.00223.
- Barr, J. 2010. Restoration of plant communities in The Netherlands through the application of arbuscular mycorrhizal fungi. *Symbiosis* 52, 87–94. doi: 10.1007/s13199-010-0105-z.
- Bárcana, G., *et al.* 2012. Arbuscular mycorrhizal symbiosis increases relative apoplastic water flow in roots of the host plant under both well-watered and drought stress conditions. *Ann. Bot.* 109, 1009–1017. doi: 10.1093/aob/mcs007
- Bárcana, G., *et al.* 2015. Localized and non-localized effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis on accumulation of osmolytes and aquaporins and on antioxidant systems in maize plants subjected to total or partial root drying. *Plant Cell Environ.* 38, 1613–1627. doi: 10.1111/pce.12507.
- Bender, S. F. *et al.* 2014. Symbiotic relationships between soil fungi and plants reduce N₂O emissions from soil. *ISME J.* 8, 1336–1345. doi: 10.1038/ismej.2013.224.
- Berruti, A. *et al.* 2013a. Application of nonspecific commercial AMF inocula results in poor mycorrhization in *Camellia japonica* L. *Symbiosis* 61, 63–76. doi: 10.1007/s13199-013-0258-7.
- Berruti, A. *et al.* 2013b. Application of laser microdissection to identify the mycorrhizal fungi that establish arbuscules inside root cells. *Front. Plant Sci.* 4:135. doi: 10.3389/fpls.2013.00135
- Berruti, A. *et al.* 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: Let's benefit from past successes. *Front. Microbiol.* 6:1559. doi: 10.3389/fmicb.2015.01559
- Bonneau, L. *et al.* 2013. Combined phosphate and nitrogen limitation generates a nutrient stress transcriptome favorable for arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Medicago truncatula*. *New Phytol.* 199, 188–202. doi: 10.1111/nph.12234
- Borriello, R. *et al.* 2012. Effects of different management practices on arbuscular mycorrhizal fungal diversity in maize fields by a molecular approach. *Biol. Fertil. Soils* 48, 911–922. doi: 10.1007/s00374-012-0683-4
- Breullin, F. *et al.* 2010. Phosphate systemically inhibits development of arbuscular mycorrhiza in *Petunia hybrida* and represses genes involved in mycorrhizal functioning. *Plant J.* 64, 1002–1017. doi: 10.1111/j.1365-313X.2010.04385.x
- Breullin-Sessoms, F. *et al.* 2015. Suppression of arbuscule degeneration in *Medicago truncatula* phosphate transporter4 mutants is dependent on the ammonium transporter 2 family protein *AMT2.3*. *Plant Cell* 27, 1352–1366. doi: 10.1105/tpc.114.131144
- Briccoli Bati, C. *et al.* 2015. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and on micronutrient and macronutrient uptake and allocation in olive plantlets growing under high total Mn levels. *Mycorrhiza* 25, 97–108. doi: 10.1007/s00572-014-0589-0

- Bucher, M. 2007. Functional biology of plant phosphate uptake at root and mycorrhiza interfaces. *New Phytol.* 173, 11–26. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01935.x
- Calvo-Polanco, M. *et al.* 2014. The symbiosis with the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis* drives root water transport in flooded tomato plants. *Plant Cell Physiol.* 55, 1017–1029. doi: 10.1093/pcp/pcu035
- Casieri, L. *et al.* 2012. Transcriptional response of *Medicago truncatula* sulphate transporters to arbuscular mycorrhizal symbiosis with and without sulphur stress. *Planta* 235, 1431–1447. doi: 10.1007/s00425-012-1645-7.
- Casieri, L. *et al.* 2013. Biotrophic transportome in mutualistic plant-fungal interactions. *Mycorrhiza* 23, 597–625. doi: 10.1007/s00572-013-0496-9
- Ceballos, I. *et al.* 2013. The in vitro mass-produced model mycorrhizal fungus, *Rhizophagus irregularis*, significantly increases yields of the globally important food security crop cassava. *PLoS ONE* 8: e70633. doi: 10.1371/journal.pone.0070633.
- Corkidi, L. *et al.* 2004. Assessing the infectivity of commercial mycorrhizal inoculants in plant nursery conditions. *J. Environ. Hortic.* 22, 149–154.
- Cornejo, P. *et al.* 2013. Copper compartmentalization in spores as a survival strategy of arbuscular mycorrhizal fungi in Cu-polluted environments. *Soil Biol. Biochem.* 57, 925–928. doi: 10.1016/j.soilbio.2012.10.031.
- Dalpe, Y. and Monreal, M. 2004. Arbuscular mycorrhiza inoculum to support sustainable cropping systems. *Crop Manag.* 10, 1094–1104. doi: 10.1094/CM-2004-0301-09-RV.
- Davison, J. *et al.* 2012. Communities of arbuscular mycorrhizal fungi detected in forest soil are spatially heterogeneous but do not vary throughout the growing season. *PLoS ONE* 7: e41938. doi: 10.1371/journal.pone.0041938.
- Declerck, S. *et al.* 1998. Monoxenic culture of the intraradical forms of *glomus* sp. Isolated from a tropical ecosystem: a proposed methodology for germplasm collection. *Mycologia* 90, 579–585. doi: 10.2307/3761216
- Douds, D. D. Jr. *et al.* 2005. On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum. *Can. J. Plant Sci.* 85, 15–21. doi: 10.4141/P03-168.
- Estrada, B. *et al.* 2013. Native arbuscular mycorrhizal fungi isolated from a saline habitat improved maize antioxidant systems and plant tolerance to salinity. *Plant Sci.* 201–202, 42–51. doi: 10.1016/j.plantsci.2012.11.009.
- Farmer, M. J. *et al.* 2007. Molecular monitoring of field-inoculated AMF to evaluate persistence in sweet potato crops in China. *Agric. Ecosyst. Environ. Appl. Soil Ecol.* 35, 599–609. doi: 10.1016/j.apsoil.2006.09.012.
- Faye, A. *et al.* 2013. Evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inoculants. *Can. J. Plant Sci.* 93, 1201–1208. doi: 10.4141/cjps2013-326.
- Fiorilli, V. *et al.* 2013. The expression of GintPT, the phosphate transporter of *Rhizophagus irregularis*, depends on the symbiotic status and phosphate availability. *Planta* 237, 1267–1277. doi: 10.1007/s00425-013-1842-z.
- Gai, J. P. *et al.* 2006. Screening of arbuscular mycorrhizal fungi for symbiotic efficiency with sweet potato. *J. Plant Nutr.* 29, 1085–1094. doi: 10.1080/01904160600689225.
- Garcia, K. and Zimmermann, S. D. 2014. The role of mycorrhizal associations in plant potassium nutrition. *Front. Plant Sci.* 5:337. doi: 10.3389/fpls.2014.00337.
- Garmendia, I. and Mangas, V. J. 2014. Comparative study of substrate-based and commercial formulations of arbuscular mycorrhizal fungi in romaine lettuce subjected to salt stress. *J. Plant Nutr.* 37, 1717–1731. doi: 10.1080/01904167.2014.889149.
- Giovannetti, M. *et al.* 2014. Identification and functional characterization of a sulfate transporter induced by both sulfur starvation and mycorrhiza formation in *Lotus japonicus*. *New Phytol.* 204, 609–619. doi: 10.1111/nph.12949.
- Göhre, V. and Paszkowski, U. 2006. Contribution of the arbuscular mycorrhizal symbiosis to heavy metal phytoremediation. *Planta* 223, 1115–1122. doi: 10.1007/s00425-006-0225-0.
- Gomez, S. K. *et al.* 2009. *Medicago truncatula* and *Glomus intraradices* gene expression in cortical cells harboring arbuscules in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *BMC Plant Biol.* 9:10. doi: 10.1186/1471-2229-9-10.
- González-Guerrero, *et al.* 2005. Characterization of a *Glomus intraradices* gene encoding a putative Zn transporter of the cation diffusion facilitator family. *Fungal Genet. Biol.* 42, 130–140. doi: 10.1016/j.fgb.2004.10.007
- Gosling, P. *et al.* 2016. Evidence for functional redundancy in arbuscular mycorrhizal fungi and implications for agroecosystem management. *Mycorrhiza* 23, 77–83. doi: 10.1007/s00572-015-0651-6. [Epub ahead of print].
- Guether, M. *et al.* 2009a. Genome-wide reprogramming of regulatory networks, transport, cell wall and membrane biogenesis during arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Lotus japonicus*. *New Phytol.* 182, 200–212. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02725.x

- Guether, M. *et al.* 2009b. A mycorrhizal-specific ammonium transporter from *Lotus japonicus* acquires nitrogen released by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Physiol.* 150, 73–83. doi: 10.1104/pp.109.136390
- Gulati, A. and Cummings, J. R. 2008. Mycorrhiza, a fungal solution for the farm economy. *Econ. Times*. Available online at: http://articles.economictimes.indiatimes.com/2008-03-12/news/27728495_1_fertiliser-subsidy-fertiliser-consumption-nitrogenous
- Harrison, M. J. *et al.* 2002. A phosphate transporter from *Medicago truncatula* involved in the acquisition of phosphate released by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Cell* 14, 2413–2429. doi: 10.1105/tpc.004861.
- Harrison, M. J. and van Buuren, M. L. 1995. A phosphate transporter from the mycorrhizal fungus *Glomus versiforme*. *Nature* 378, 626–629. doi: 10.1038/378626a0.
- Hart, M. M. and Forsythe, J. A. 2012. Using arbuscular mycorrhizal fungi to improve the nutrient quality of crops; nutritional benefits in addition to phosphorus. *Sci. Hortic.* 148, 206–214. doi: 10.1016/j.scienta.2012.09.018.
- Hempel, S. *et al.* 2007. Differences in the species composition of arbuscular mycorrhizal fungi in spore, root and soil communities in a grassland ecosystem. *Environ. Microbiol.* 9, 1930–1938. doi: 10.1111/j.1462-2920.2007.01309.x.
- Hildebrandt, U. *et al.* 2006. The bacterium *Paenibacillus validus* stimulates growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* up to the formation of fertile spores. *FEMS Microbiol. Lett.* 254, 258–267. doi: 10.1111/j.1574-6968.2005.00027.x.
- Hildebrandt, U. *et al.* 2007. Arbuscular mycorrhiza and heavy tolerance. *Phytochemistry* 68, 139–146. doi: 10.1016/j.phytochem.2006.09.023.
- Hogekamp, C. *et al.* 2011. Laser microdissection unravels cell-type-specific transcription in arbuscular mycorrhizal roots, including CAAT-Box transcription factor gene expression correlating with fungal contact and spread. *Plant Physiol.* 157, 2023–2043. doi: 10.1104/pp.111.186635.
- IJdo, M. *et al.* 2011. Methods for large-scale production of AM fungi: past, present, and future. *Mycorrhiza* 21, 1–16. doi: 10.1007/s00572-010-0337-z.
- Javot, H. *et al.* 2007. A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 1720–1725. doi: 10.1073/pnas.0608136104.
- Javot, H. *et al.* 2011. *Medicago truncatula mpt4* mutants reveal a role for nitrogen in the regulation of arbuscule degeneration in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant J.* 68, 954–965. doi: 10.1111/j.1365-3113.2011.04746.x.
- Johnson, N. C. *et al.* 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum. *New Phytol.* 135, 575–585. doi: 10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x
- Kameoka, H. *et al.* 2019. Stimulation of azygospore sporulation in arbuscular mycorrhizal fungi by fatty acids. *Nat. Microbiol.* 4, 1654–1660. doi: 10.1038/s41564-019-0485-7.
- Kobae, Y. *et al.* 2010. Localized expression of arbuscular mycorrhiza-inducible ammonium transporters in soybean. *Plant Cell Physiol.* 51, 1411–1415. doi: 10.1093/pcp/pcq099
- Koegel, S. *et al.* 2013. The family of ammonium transporters (AMT) in *Sorghum bicolor*: two AMT members are induced locally, but not systemically in roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 198, 853–865. doi: 10.1111/nph.12199.
- Labidi, S. *et al.* 2015. Field application of mycorrhizal bio-inoculants affects the mineral uptake of a forage legume (*Hedysarum coronarium* L.) on a highly calcareous soil. *Mycorrhiza* 25, 297–309. doi: 10.1007/s00572-014-0609-0.
- Lazcano, C. *et al.* 2014. Arbuscular mycorrhizal effects on plant water relations and soil greenhouse gas emissions under changing moisture regimes. *Soil Biol. Biochem.* 74, 184–192. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.03.010.
- Lehman, R. M. *et al.* 2012. Fall cover cropping can increase arbuscular mycorrhizae in soils supporting intensive agricultural production. *Agric. Ecosyst. Environ. Appl. Soil Ecol.* 61, 300–304. doi: 10.1016/j.apsoil.2011.11.008.
- Lehmann, A. and Rillig, M. C. 2015. Arbuscular mycorrhizal contribution to copper, manganese and iron nutrient concentrations in crops—A meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.* 81, 147–158. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.11.013.
- Lehmann, A. *et al.* 2014. Arbuscular mycorrhizal influence on zinc nutrition in crop plants—A meta-analysis. *Soil Biol. Biochem.* 69, 123–131. doi: 10.1016/j.soilbio.2013.11.001.
- Leifheit, E. F. *et al.* 2014. Multiple factors influence the role of arbuscular mycorrhizal fungi in soil aggregation—a meta-analysis. *Plant Soil* 374, 523–537. doi: 10.1007/s11104-013-1899-2
- Leifheit, E. F. *et al.* 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi reduce decomposition of woody plant litter while increasing soil aggregation. *Soil Biol. Biochem.* 81, 323–328. doi: 10.1016/j.soilbio.2014.12.003.
- Leyval, C. *et al.* 2002. Potential of arbuscular mycorrhizal fungi for

- bioremediation, in *Mycorrhizal Technology in Agriculture*, eds S. Gianinazzi, H. Schüepp, J. M. Barea, and K. Haselwandter (Birkhäuser Basel), 175–186. Available online at: http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-0348-8117-3_14 (Accessed August 22, 2013).
- Lin, K. *et al.* 2014. Single nucleus genome sequencing reveals high similarity among nuclei of an endomycorrhizal fungus. *PLoS Genet.* 10: e1004078. doi: 10.1371/journal.pgen.1004078.
- Lingua, G. *et al.* 2008. Arbuscular mycorrhizal fungi differentially affect the response to high zinc concentrations of two registered poplar clones. *Environ. Pollut.* 153, 137–147. doi: 10.1016/j.envpol.2007.07.012.
- Lumini, E. *et al.* 2010. Disclosing arbuscular mycorrhizal fungal biodiversity in soil through a land-use gradient using a pyrosequencing approach. *Environ. Microbiol.* 12, 2165–2179. doi: 10.1111/j.1462-2920.2009.02099.x.
- Meier, S. *et al.* 2015. Interactive effect between Cu-adapted arbuscular mycorrhizal fungi and biotreated agrowaste residue to improve the nutritional status of *Oenothera picensis* growing in Cu-polluted soils. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 178, 126–135. doi: 10.1002/jpln.201400092.
- Mohammad, A. and Khan, A. G. 2002. Monoxenic in vitro production and colonization potential of AM fungus *Glomus intraradices*. *Indian J. Exp. Biol.* 40, 1087–1091.
- Munkvold, L. *et al.* 2004. High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 164, 357–364. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01169.x.
- Nagy, R. *et al.* 2005. The characterization of novel mycorrhiza-specific phosphate transporters from *Lycopersicon esculentum* and *Solanum tuberosum* uncovers functional redundancy in symbiotic phosphate transport in solanaceous species. *Plant J.* 42, 236–250. doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02364.x.
- Nouri, E. *et al.* 2014. Phosphorus and nitrogen regulate arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Petunia hybrida*. *PLoS ONE* 9: e90841. doi: 10.1371/journal.pone.0090841.
- Oliveira, R. S. *et al.* 2005. Studies on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi and the efficacy of two native isolates in a highly alkaline anthropogenic sediment. *Mycorrhiza* 16, 23–31. doi: 10.1007/s00572-005-0010-0.
- Olsson, P. A. *et al.* 2008. Phosphorus availability influences elemental uptake in the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*, as revealed by particle-induced X-ray emission analysis. *Appl. Environ. Microbiol.* 74, 4144–4148. doi: 10.1128/AEM.00376-08.
- Olsson, P. A. *et al.* 2011. Elemental composition in vesicles of an arbuscular mycorrhizal fungus, as revealed by PIXE analysis. *Fungal Biol.* 115, 643–648. doi: 10.1016/j.funbio.2011.03.008.
- Öpik, M. *et al.* 2010. The online database MaarjAM reveals global and ecosystemic distribution patterns in arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). *New Phytol.* 188, 223–241. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03334.x.
- Pallon, J. *et al.* 2007. Symbiotic fungi that are essential for plant nutrient uptake investigated with NMP. *Nucl. Instrum. Methods Phys. Res. Sect. B* 260, 149–152. doi: 10.1016/j.nimb.2007.02.018.
- Paszowski, U. *et al.* 2002. Rice phosphate transporters include an evolutionarily divergent gene specifically activated in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 99, 13324–13329. doi: 10.1073/pnas.202474599.
- Pearson, J. N. and Jakobsen, I. 1993. The relative contribution of hyphae and roots to phosphorus uptake by arbuscular mycorrhizal plants, measured by dual labelling with ³²P and ³³P. *New Phytol.* 124, 489–494. doi: 10.1111/j.1469-8137.1993.tb03840.x.
- Pellegrino, E. and Bedini, S. 2014. Enhancing ecosystem services in sustainable agriculture: biofertilization and biofortification of chickpea (*Cicer arietinum* L.) by arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 68, 429–439. doi: 10.1016/j.soilbio.2013.09.030.
- Pellegrino, E. *et al.* 2012. Establishment, persistence and effectiveness of arbuscular mycorrhizal fungal inoculants in the field revealed using molecular genetic tracing and measurement of yield components. *New Phytol.* 194, 810–822. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04090.x.
- Pérez-Tienda, J. *et al.* 2011. *GintAMT2*, a new member of the ammonium transporter family in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *Fungal Genet. Biol.* 48, 1044–1055. doi: 10.1016/j.fgb.2011.08.003.
- Porcel, R. *et al.* 2011. Salinity stress alleviation using arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 32, 181–200. doi: 10.1007/s13593-011-0029-x.
- Pozo, M. J. and Azcón-Aguilar, C. 2007. Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Curr. Opin. Plant Biol.* 10, 393–398. doi: 10.1016/j.pbi.2007.05.004.
- Rillig, M. C. *et al.* 2015. Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytol.* 205, 1385–1388. doi: 10.1111/nph.13045.
- Rillig, M. C. and Mummey, D. L. 2006.

- Mycorrhizas and soil structure. *New Phytol.* 171, 41–53. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01750.x.
- Rodríguez, A. and Sanders, I. R. 2015. The role of community and population ecology in applying mycorrhizal fungi for improved food security. *ISME J.* 9, 1053–1061. doi: 10.1038/ismej.2014.207.
- Ruiz-Lozano, J. M. and Aroca, R. 2010. Modulation of aquaporin genes by the arbuscular mycorrhizal symbiosis in relation to osmotic stress tolerance, in *Symbioses and Stress Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, eds J. Seckbach and M. Grube (Springer), 357–374.
- Ruiz-Lozano, J. M. and Azcón, R. 2000. Symbiotic efficiency and infectivity of an autochthonous arbuscular mycorrhizal *Glomus* sp. from saline soils and *Glomus deserticola* under salinity. *Mycorrhiza* 10, 137–143. doi: 10.1007/s005720000075.
- Ruiz-Lozano, J. M. *et al.* 2012. Regulation by arbuscular mycorrhizae of the integrated physiological response to salinity in plants: new challenges in physiological and molecular studies. *J. Exp. Bot.* 63, 4033–4044. doi: 10.1093/jxb/ers126.
- Saia, S. *et al.* 2014. Influence of arbuscular mycorrhizae on biomass production and nitrogen fixation of berseem clover plants subjected to water stress. *PLoS ONE* 9:e90738. doi: 10.1371/journal.pone.0090738.
- Säle, V. *et al.* 2015. Impact of conservation tillage and organic farming on the diversity of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.* 84, 38–52. doi: 10.1016/j.soilbio.2015.02.005.
- Sánchez-Romera, B. *et al.* 2015. Arbuscular mycorrhizal symbiosis and methyl jasmonate avoid the inhibition of root hydraulic conductivity caused by drought. *Mycorrhiza*. doi: 10.1007/s00572-015-0650-7. [Epub ahead of print].
- Sieh, D. *et al.* 2013. The arbuscular mycorrhizal symbiosis influences sulfur starvation responses of *Medicago truncatula*. *New Phytol.* 197, 606–616. doi: 10.1111/nph.12034.
- Smith, F. A. *et al.* 2000. Spatial differences in acquisition of soil phosphate between two arbuscular mycorrhizal fungi in symbiosis with *Medicago truncatula*. *New Phytol.* 147, 357–366. doi: 10.1046/j.1469-8137.2000.00695.x.
- Smith, S. E. *et al.* 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant phosphorus nutrition: interactions between pathways of phosphorus uptake in arbuscular mycorrhizal roots have important implications for understanding and manipulating plant phosphorus acquisition. *Plant Physiol.* 156, 1050–1057. doi: 10.1104/pp.111.174581.
- Smith, S. E. and Read, D. J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd Edn. London: Academic.
- Smith, S. E. and Smith, F. A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystem scales. *Annu. Rev. Plant Biol.* 62, 227–250. doi: 10.1146/annurev-arplant-042110-103846.
- Smith, S. E. and Smith, F. A. 2012. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia* 104, 1–13. doi: 10.3852/11-229.
- Smith, S. E. *et al.* 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. *Plant Physiol.* 133, 16–20. doi: 10.1104/pp.103.024380.
- Smith, S. E. *et al.* 2004. Functional diversity in arbuscular mycorrhizal (AM) symbioses: the contribution of the mycorrhizal P uptake pathway is not correlated with mycorrhizal responses in growth or total P uptake. *New Phytol.* 162, 511–524. doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01039.x.
- Spatafora, J. W. *et al.* 2016. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. *Mycologia*, 108:1028-1046. doi: 10.3852/16-042.
- Sugiura, Y. *et al.* 2019. Myristate as a carbon and energy source for the asymbiotic growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 117, 25779–25788. doi: 0.1101/731489
- Tamayo, E. *et al.* 2014. Genome-wide analysis of copper, iron and zinc transporters in the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *Plant Traffic Transp.* 5:547. doi: 10.3389/fpls.2014.00547.
- Tarbell, T. J. and Koske, R. E. 2007. Evaluation of commercial arbuscular mycorrhizal inocula in a sand/peat medium. *Mycorrhiza* 18, 51–56. doi: 10.1007/s00572-007-0152-3.
- Sugiura, Y. *et al.* 2019. Myristate as a carbon and energy source for the asymbiotic growth of the arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus irregularis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 117, 25779–25788. doi: 10.1101/731489.
- Thonar, C. *et al.* 2012. Real-time PCR to quantify composition of arbuscular mycorrhizal fungal communities—marker design, verification, calibration and field validation. *Mol. Ecol. Resour.* 12, 219–232. doi: 10.1111/j.1755-0998.2011.03086.x.
- Tisserant, E. *et al.* 2012. The transcriptome of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* (DAOM 197198) reveals functional tradeoffs in an obligate symbiont. *New Phytol.* 193, 755–769. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03948.x.
- Tisserant, E. *et al.* 2013. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides

- insight into the oldest plant symbiosis. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 110, 20117–20122. doi: 10.1073/pnas.1313452110.
- van der Heijden, M. G. A. *et al.* 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. Nature 396, 69–72. doi: 10.1038/23932.
- van der Heijden, M. G. A. *et al.* 2015. Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. New Phytol. 205, 1406–1423. doi: 10.1111/nph.13288.
- Verbruggen, E. *et al.* 2013. Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success. New Phytol. 197, 1104–1109. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04348.x.
- Volpe, V. *et al.* 2015. The phosphate transporters *LjPT4* and *MtPT4* mediate early root responses to phosphate status in non mycorrhizal roots. Plant Cell Environ. doi: 10.1111/pce.12659.
- Vosátka, M. *et al.* 1999. Microbial inoculations of plants for revegetation of disturbed soils in degraded ecosystems, in Nature and Culture Landscape Ecology, ed P. Kovar (Prague: The Karolinum Press), 303–317.
- Vosátka, M. *et al.* 2013. Development of arbuscular mycorrhizal biotechnology and industry: current achievements and bottlenecks. Symbiosis 58, 29–37. doi: 10.1007/s13199-012-0208-9.
- Wagg, C. *et al.* 2015. Complementarity in both plant and mycorrhizal fungal communities are not necessarily increased by diversity in the other. J. Ecol. 103, 1233–1244. doi: 10.1111/1365-2745.12452.
- Walder, F. *et al.* 2015. Plant phosphorus acquisition in a common mycorrhizal network: regulation of phosphate transporter genes of the *Pht1* family in sorghum and flax. New Phytol. 205, 1632–1645. doi: 10.1111/nph.13292.
- Walder, F. and van der Heijden, M. G. A. 2015. Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. Nat. Plants 1:15159. doi: 10.1038/nplants.2015.159.
- Werner, G. D. A. and Kiers, E. T. 2015. Order of arrival structures arbuscular mycorrhizal colonization of plants. New Phytol. 205, 1515–1524. doi: 10.1111/nph.13092.
- Xie, X. *et al.* 2013. Functional analysis of the novel mycorrhiza-specific phosphate transporter *AsPT1* and *PHT1* family from *Astragalus sinicus* during the arbuscular mycorrhizal symbiosis. New Phytol. 198, 836–852. doi: 10.1111/nph.12188.
- Xu, G. H. *et al.* 2007. Functional characterization of *LePT4*: a phosphate transporter in tomato with mycorrhiza-enhanced expression. J. Exp. Bot. 58, 2491–2501. doi: 10.1093/jxb/erm096.
- Yang, S.-Y. *et al.* 2012. Nonredundant regulation of rice arbuscular mycorrhizal symbiosis by two members of the PHOSPHATE TRANSPORTER1 gene family. Plant Cell 24, 4236–4251. doi: 10.1105/tpc.112.104901.

田畑の草種

燈台草・灯台草・鈴振り花 (トウダイグサ)

トウダイグサ科トウダイグサ属の越年草。秋に出芽し翌春に開花する。本州以南の道端や畑など日当たりの良いところに普通。普通ではあるがどこにでもあるという草種でもなく、結構、偏在する。背丈は20cmくらいから50cm程度。葉は、茎の下部ではへら状で小さく互生するが、上部では大きく輪生状につく。茎頂では5枚の葉が輪生し、5本の分枝に黄緑色の丸い葉と径2mmほどの杯状花序と呼ばれる花をつける。和名はこの杯状花序を含む風変わりな草形を昔の燈台に見立てたことに由来する。

このトウダイグサの花は、燈台に見立てられるほどのその姿と相まって、花の常識を超え、異常なまでに前衛的なのである。どのように前衛的なのか。一般に花は、植物の生殖器官であり基本的な構造を持つ。普通、一つの花は、枝の先の柄の先につき、中心に雌蕊、その周りに雄蕊、さらにその周りを花弁や萼片が取り囲む。ところがトウダイグサは、花弁も萼片もなく、壺型に癒着した総苞葉の小さな壺の中に1つの雌蕊と数個の

(公財)日本植物調節剤研究協会
兵庫試験地 須藤 健一

雄蕊を無造作に投げ込んだだけ、という姿で秩序がない。しかも投げ込まれた雌蕊と雄蕊は、それぞれが1個の独立した花であるという。萼片も花弁も持たない1個の雌花と数個の雄花、この複数の花の構造を花序と呼び、壺の中に小さく集められたこの花序を杯状花序と呼ぶ。トウダイグサの仲間特有の花序である。萼片も花弁も持たず、雌蕊1本、雄蕊1本が一つの花というところまで周りを削ぎ落した花、ここまで簡素な花は他にはない。

かつて、植物進化の到達点はキク科とラン科とされた。それは、葉や花や種子などの構造や形態などの異同を元に論議されたのであるが、ひょっとするとこのトウダイグサこそ、極限まで無駄をそぎ落とした前衛的な進化の到達点なのかもしれない。

大きさ2mmほどの黄色の杯状花序が燈心、その燈心を下から支える2～3枚の総苞、春には燈台の上にはほんのりと黄色い明りを灯す。