

## 植物とアーバスキュラー菌根菌の共生戦略と生体防御

久保田 真弓

岐阜大学応用生物科学部

**要 旨:** 森林の更新, 炭素循環, 環境浄化, 植物の種の多様性保存などの生態系の維持に菌根とよばれる植物と菌類の共生が大きく貢献している。アーバスキュラー菌根菌と植物の共生関係は, 植物が初めて陸上に進出した約4億年前に始まったと推定され, 菌根の中でもいちばん古い。アーバスキュラー菌根は陸上植物の約8割に形成されることから, 宿主特異性は殆どないものと考えられている。様々な植物種に優占的に感染するには, 他の微生物との競合に打ち勝つ手段と植物との高い親和性が必要とされただろう。親和性は植物が進化する上で行ってきた厳しいセレクトシヨンの結果である。植物が生存する上で必要な機能を果たせる微生物のひとつとして菌根菌は選ばれてきた。本稿では, 植物とアーバスキュラー菌根菌の共生に至る過程から植物の生体防御までの関わりを紹介する。

**キーワード:** 共生, 菌根, 宿主選択性, 菌糸形態, 防御応答, 病害抑制

**Strategies on symbiosis between plants and arbuscular mycorrhizal fungi and their bioprotection :** Mayumi Kubota (*Faculty of Applied Biological Sciences, Gifu University*)

**Abstract:** Symbiosis between plants and fungi so called mycorrhiza greatly contributes to maintenance of ecology such as renewal of forest, circulation of carbon flow, bioremediation of environment, preservation of plant species diversity. Symbiotic relationship between plants and arbuscular mycorrhizal fungi is thought to start approximately 400 million years ago when plants landed on ground for the first time and to be the oldest among mycorrhizas. Arbuscular mycorrhiza is considered to have no host specificity as it is found in around 80% of land plant species. In order to colonize different host plants, it is assumed that arbuscular mycorrhizal fungi are required to possess strategies for competing with other microorganisms and high compatibility with their hosts. "Compatibility" is the result of an evolutionary relationship between plants and microorganisms which have been selected as plant partners for their survival. This review introduces from the process for symbiosis between plants and arbuscular mycorrhizal fungi to the role of bioprotection by the symbiosis.

**Keywords:** symbiosis, mycorrhiza, host preference, hyphal morphology, defense reaction, disease suppression

### 1. はじめに

菌根 (mycorrhiza) は根 (=rhizo) と菌 (=myco) が共生する意の造語である。菌根には, 陸上植物の約8割にも及ぶ広範な植物種に菌根を形成するアーバスキュラー菌根 (arbuscular mycorrhiza), 主に木本植物に菌根を形成する外生菌根 (ectomycorrhiza), ラン科植物に菌根を形成するラン菌根 (orchid mycorrhiza) などを含む全部で7つのタイプがある。これら菌根という植物と菌類の共生は生態系の維持に大きく貢献している。その働きは, 森林の更新, 炭素循環, 環境浄化, 植物種の多様性維持などのマクロなものから根圏微生物との相互作用というミクロなものまで様々である。一方, 幼苗の生存や荒廃地の緑化など, 応用面における菌根の利

用が進んでいる。

植物に菌根を形成する菌類を菌根菌 (mycorrhizal fungi) というが, 植物と菌根菌の共進化は植物が初めて陸上に進出した約4億年前に始まったと推定される。植物の分子系統樹と菌根を照らし合わせてみると, アーバスキュラー菌根から外生菌根, さらにその他の菌根へと派生していったことがわかる (Brundrett, 2002; Tehler et al. 2000)。菌根と植物の共進化を考える上で注目されている科として, ツツジ科があげられる。この科の植物は, 様々な菌根のタイプを形成することが知られていたが, これまでにアーバスキュラー菌根の報告はなかった。しかし, 最近になってツツジ科植物の分子系統樹の基部に位置する植物にはアーバスキュ

ラー菌根が形成されるとの報告 (Calvet et al. 1989; Kubota et al. 2001; Soltis et al. 2000) があり、菌根の共進化の過程が明らかになった。興味深いことに、アーバスキュラー菌根菌は植物祖先の化石に見られるどの寄生的な菌類とも近縁ではなく (Taylor and Osborn 1996; Taylor and Taylor 1997)、寄生的な祖先をもっていなかったと考えられている。本稿では、植物とアーバスキュラー菌根菌の共生に至る過程から植物の生体防御までを現在の視点から考える。

## 2. 植物とアーバスキュラー菌根菌が共生に至るまで

植物の根からは常に糖、アミノ酸、有機酸などが滲み出ており、その栄養を求めて菌根菌を含む様々な微生物が根のまわりに群がっている。根の滲出物は根圏微生物にとってまさにエサである。しかしながら、アカザ科、アブラナ科などの植物には一般的にアーバスキュラー菌根は形成されない。この原因として、これらの根の滲出液には菌根菌の感染を誘引する物質が他の植物と比べて少ない、あるいは、菌根菌の感染を抑制する物質が多いことが考えられる。アブラナ科植物であるコショウソウの根の滲出液にはカラシ油として知られる抗菌性の強い物質が含まれており、その物質を無毒なものに分解することのできる微生物種のみが根圏に定着していることが Ishimoto et al. (2000) によって明らかにされている。Schreiner and Koide (1993) は、アーバスキュラー菌根菌の非宿主である植物種がこのような抗菌性の物質を産生している可能性を示している。これらの植物は被子植物の中でも初期に派生しており、細根が発達しているという特徴をもつ。水分や栄養を十分に獲得でき、有害な菌類を化学的に排除することが可能であることから菌根菌を必要としなかったのかもしれない。

アーバスキュラー菌根菌は病原菌とは異なり、宿主からのシグナルの有無に関わらず孢子発芽し、発芽管の伸長と停止を繰り返すことができる (Koske, 1981; Mosse, 1959)。非共生ステージにおける菌糸伸長には培地に添加した炭素および窒素源はほとんど影響しなかったことから、宿主を認識するまでは、菌根菌は独立して発芽・菌糸伸長を行っていると考えられている (Hepper, 1979)。一方で、宿主根からの滲出液は非宿主根からのものに比べて菌根菌の菌糸伸長を促進したとの報告もある (Giovannetti et al, 1993)。また、菌根菌が宿主根に感染器官である付着器を形成するためには、宿主細胞が必

要であるとされる。興味深いことに、宿主の細胞壁のみを用いて菌根菌を接種したところ、菌根菌は細胞壁に付着器を形成したが、侵入には至らなかったことが示されており (Nagahashi and Douds, 1997)、侵入に必要なシグナルは細胞質から伝達されると考えられる。Breuninger and Requena (2004) は、菌根菌が植物根上に付着器を形成するステージにおいて、 $Ca^{2+}$ シグナル伝達系に関与する遺伝子が強く発現することを明らかにした。すなわち、菌根菌が植物細胞より  $Ca^{2+}$  をシグナルとして認識し、一連の感染行動に至るということであり、これは植物と根粒菌あるいは病原菌との間にみられるやりとりと同様であることが示された。

ところで、植物には外敵の侵入に対する防御システムが備わっているが、菌根菌はどのように侵入に至っているのだろうか。Salzer et al.

(2000) は植物の防御関連タンパクの一種である PR3 (chitinase) に注目し、タルウマゴヤシに病原菌と菌根菌をそれぞれ接種したときの各種キチナーゼの発現を調べた。その結果、病原菌の接種後 5 日目において植物の根に強い発現レベルを示したクラス IV のキチナーゼは、菌根菌の接種後 17 日目 (=感染初期) まで低い発現レベルしか示さなかった。また、その他の防御関連タンパクである PR1, PR2 ( $\beta$ -1,3-glucanase), PR5 (thaumatine-like protein) についても、菌根菌の感染後に殆ど発現がみられなかったことから、植物は菌根菌に対して防御反応を示すものの、その反応は一時的で弱いものであると考えられている (Dassi et al. 1998)。

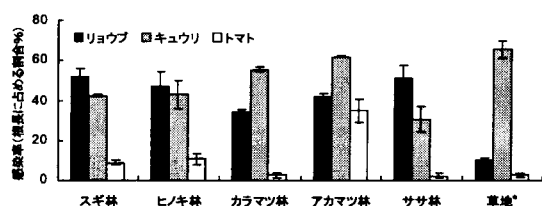
## 3. アーバスキュラー菌根菌の宿主選択性

先にも述べたように、アーバスキュラー菌根は大半の植物に形成されることから宿主特異性はほとんどないものと考えられていた。一方、McGonigle and Fitter (1990) は、複数種のアーバスキュラー菌根菌を植物に接種したとき、1種あるいは 2~3 種の菌根菌種のみが選択的に植物根に感染することを示した。また、宿主選択性に及ぼす植物を取り巻く環境の関与も示唆した。アーバスキュラー菌根菌の宿主選択性に関する研究のほとんどは、宿主根のまわりに形成された菌根菌の孢子を種ごとに形態分類し、それを定量することで行われてきた。なお、根に感染している菌糸形態から菌根菌を属レベルまで分類できるとされているが、土壌環境は宿主根の細胞構造を変化させ、それにより菌糸形態も変化する可能性があるため、菌糸形態のみで分類するのは現実的ではない。さらに、根外

に形成する孢子量と実際の根への感染率との間に相関がみられないことが Abbot and Robson (1991) らによって指摘されている。また、種によっては孢子を形成しないものもあることから、最近では、根から直接 DNA を抽出し、アーバスキュラー菌根菌の 18S rDNA の塩基配列を既存のデータベースと照らし合わせることで根に感染している菌根菌の種を特定することが一般化している (Helgason et al, 1998)。

アーバスキュラー菌根菌は、分類学的には他の菌類が属すどの綱からも独立した Glomeromycota に属している (Schüßler et al, 2001)。現在のところ、約 150 種が孢子形態に基づき分類されており、多様な分類群からなることが明らかとなっている。しかしながら、その多様性は耕作地では著しく低いことが Helgason et al. (1998) によって示されている。彼らは、コムギ、エンドウ、トウモロコシなどの根に共生する菌根菌とアジュガ (シソ科)、カキオドシ (シソ科)、キイチゴ (バラ科)、ブルーベリー (ユリ科)、ヤナギラン (アカバナ科) などの森林に自生する植物の根に共生する菌根菌の種を 18S rDNA の塩基配列に基づき比較した。その結果、耕作地由来の植物では特定した菌株の 98% が *Glomus* 属であったのに対し、森林由来の植物根では特定した菌株の 27% が *Glomus* 属、10% が *Scutellospora* 属、63% が *Acaulospora* 属と多様であった。このように非耕作地では多様な菌根菌が植物根に共生している。一方、共生する菌根菌のコミュニティーが植物種によって異なることを Vandenkoornhuysen et al. (2002) は明らか

にしている。シバとクローバーの根に共生する菌根菌の種を 18S rDNA の塩基配列に基づき比較したところ、共通する種が全体の 76% を占めてはいたものの、シバのみにみられた種が全体の 15%、クローバーのみにみられた種が全体の 9% に確認されたことから、菌根菌による宿主選択性が再認識された。Kubota et al. (2004) は異なる植生の森林および草地土壌で作物種であるキュウリとトマトおよび森林に自生する木本植物であるリョウブを栽培したときの菌根菌の宿主選択性を調べた。その結果、植物種と土壌の組合せにより、菌根菌の感染率に違いがみられた (第 1 図)。森林土壌由来の菌根菌はリョウブに旺盛に感染したのに対し、草地土壌由来の菌根菌の感染率は低かった。キュウリでは菌根菌の由来にかかわらず、旺盛な感染がみられたのに対し、トマトへの感染率は全体を通して低かった。それぞれの植物種に感染している菌根菌の種を 18S rDNA をターゲットにした科特異的プライマー (Redecker, 2000) を用いて PCR 検出したところ、キュウリからは Glomaceae と Archaeosporaceae/Paraglomaceae の 2 科のみが高頻度で検出されたのに対し、トマトとリョウブからは Acaulosporaceae と Gigasporaceae を加えた 4 科に属する菌根菌が高頻度で検出された (第 1 表)。このことから、キュウリのように菌根菌の強い選択性がみられる植物種と、トマトやリョウブのようにはっきりとした菌根菌の選択性がみられない植物種があることが明らかとなった。植物の生育ステージや生育環境に合わせて共生する菌根菌の種が変遷することがラン菌根や外生菌根などで一部明らかになっている。今後、アーバスキュラー菌根においても、共生菌根菌の変遷も視野に入れながら宿主選択性と菌根の機能との関わりを明らかにしていく必要がある。



第 1 図 異なる植生土壌で植物を栽培したときのアーバスキュラー菌根菌の感染率。値は平均値 ± SE。\*イタリアンライグラスが優占種。(Kubota et al, 2004を改変)

第 1 表 アーバスキュラー菌根菌の植物根からの PCR 検出頻度 (%) (Kubota et al. 2004を改変)

植物	Archaeosporaceae/ Paraglomaceae*	Acaulosporaceae	Glomaceae	Gigasporaceae
リョウブ	50.0	66.7	100.0	66.7
キュウリ	50.0	0.0	100.0	0.0
トマト	83.3	33.3	100.0	66.7

\*植物根から抽出した DNA からアーバスキュラー菌根菌の科特異的プライマーを用いて PCR 検出を行った (n=36)。

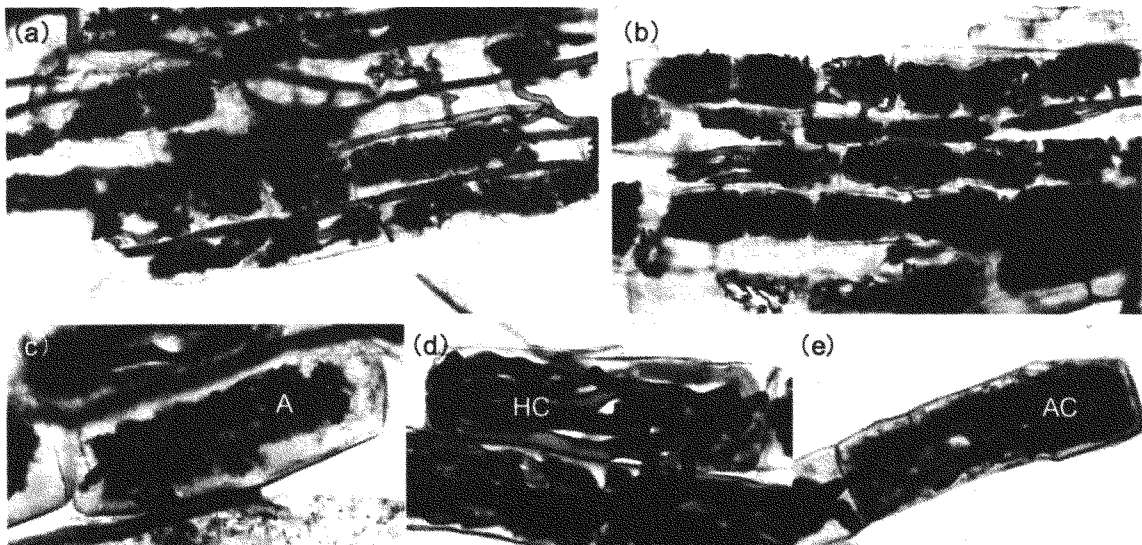
#### 4. 植物根内における菌根菌の菌糸形態と機能

宿主選択性と菌根の機能の関わりについては、先に述べたように現在のところ不明である。ここでは植物根内の菌根菌の菌糸形態に着目して考えてみたい。菌根菌の植物根内における菌糸形態には *Arum-type* と *Paris-type* の2種類があることが知られている。植物の根の性質により *Arum-type* か *Paris-type* が決定されるため、おおよそ科レベルでタイプを区別できる (Smith and Smith, 1997)。*Arum-type* の特徴は、菌糸は細胞間隙を伸長し、栄養授受の器官である樹枝状体 (arbuscule) を細胞内に形成する (第2図 a, c)。それに対し *Paris-type* は、菌糸をコイル状にして (hyphal coil) 細胞内を伸長し、コイル状菌糸に樹枝状体を形成する (arbusculate coil) (第2図 b, d, e)。最近になって、この菌糸形態は植物側の要因だけにより決定されるのではなく、菌根菌側の性質によっても決定されることが明らかとなってきた。Cavagnaro et al. (2001) は、既知の菌根菌種4種をそれぞれトマトに接種すると、*Arum-type* と *Paris-type* の両形態がそれぞれの根に形成されたのを確認している。Kubota et al. (2005) は、様々な菌根菌種が混在する森林土壌を用いて異なる植物種を栽培したときの菌根菌の菌糸形態を調べたところ、キュウリおよびトマトでは *Arum-type* と *Paris-type* の両形態がみられたのに対し、リョウブでは *Paris-type* のみがみられた。さらに、根に感染する菌根菌を特異的プライマーによりPCR検出したところ、*Paris-type* しかみられなかったリョウブからも複数の菌根菌種が検出さ

れた。このことから、宿主根の特性が菌根菌の菌糸形態を決定することが再確認された。Brundrett (1990) は、根の細胞間隙における air space を特性のひとつとして注目している。一方、キュウリやトマトからも複数種の菌根菌が検出されたことから、これらの植物はリョウブとは異なり、宿主根と菌根菌の相互作用により菌糸形態が決定される可能性が示唆された。

さて、この菌糸形態の違いが植物に与えるインパクトはなんだろうか。*Paris-type* では菌糸が細胞内をぐるぐると巡るので、感染の進展スピードが *Arum-type* のものより遅いことが明らかとなっている (Brundrett and Kendrick, 1990; Cavagnaro et al. 2001)。Brundrett and Kendrick (1990) はゆっくりと進展する *Paris-type* は、比較的生育スピードが遅い植物種にみられると示唆している。菌根菌の伸長が遅ければ、それに供給するエネルギーが少なくて済み、植物が生み出すエネルギーのスピードとのバランスがとれるからである。空き地で旺盛に生育する雑草と比較的日照の少ない林床に自生する植物に形成される菌根菌の菌糸形態を比較したところ、前者においては *Arum-type* を形成する種が多く、後者では *Paris-type* を形成する種が多く見られたとの興味深い報告がある (Yamato and Iwasaki, 2002; Yamato, 2004)。一方、異なる光量下で両菌糸形態を示すモデル植物であるトマトに複数種の菌根菌を接種し栽培したところ、形成される菌糸形態が光量により異なることが明らかになった (久保田ら、未発表)。すなわち、光量が 20,000 ルクスときは両タイプがみられたのに対し、2000 ルクスで

第2図 アーバスキュラー菌根菌のトマト根内への感染。 *Arum-type* (a, c) と *Paris-type* (b, d, e) の両形態がみられる。A: 樹枝状体 HC: コイル状菌糸 AC: 樹枝状コイル菌糸 (久保田 原図)。



は *Paris-type* のみしかみられなかった。今後、これら菌糸形態に特異的な菌根菌の種を明らかにしていくことで、それぞれの植物種が生育する過程で選択する菌根菌とその共生系における機能を探っていく必要がある。

### 5. 菌根菌による植物の生体防御

菌根菌が感染している植物は、乾燥、熱、重金属、病気など様々なストレスに対して耐性を示す。アーバスキュラー菌根菌が共生した植物は土壌病害を抑制することが多くの研究によって示されている (Azcon-Aguilar and Barea, 1996; Dehne, 1982; Fillion et al. 2003; Hooker et al. 1994)。一方で、地上部病害はほとんど抑制しないことが知られている (Dehne, 1982; Linderman, 1994)。アーバスキュラー菌根菌による病害抑制の機構には競合、抵抗性誘導、菌根圏効果があげられる。病原菌よりも先に菌根菌が宿主根に定着することで、宿主における感染の場と栄養を獲得する。そのため、病原菌汚染土への定植前に予め菌根菌を植物へ接種しておくことで、高い病害抑制効果を得ることができる。Matsubara et al. (1999) は菌根菌が感染しているアスパラガスの根において、細胞壁にペクチンとスペリンの集積がみられたことを明らかにしている。これは植物に菌根菌が抵抗性を誘導し、細胞の物理的強化を図ったことを示している。また、アスパラガスの外皮は長細胞と短細胞からなっているが、長細胞にのみスペリンの集積がみられ、集積のみられない短細胞からアーバスキュラー菌根菌が侵入していた。同様に、短細胞を通して侵入する病原菌は、予め菌根菌が感染していると感染の場の競合が起り、宿主根に感染できなくなると考えられている。また、菌根菌が感染することにより、細胞壁強化に加え病原菌の侵入時に植物の病害関連遺伝子の発現増加、それに伴う病害関連タンパクの産生が増大することが明らかとなっている (Pozo et al. 2002)。菌根菌共生系における植物のこれら一連の防御応答はその他の根

圏微生物である植物生育促進根圏細菌や植物生育促進菌類によっても同様に示されている (Pozo et al. 2005; 百町・久保田, 2004)。しかしながら、抵抗性を誘導する微生物は植物の地上部と地下部の病害をともに抑制するのが一般的であるのに対し、菌根菌は地下部病害のみを抑制して地上部病害は抑制しない。このことは、菌根菌-植物間で交わされているシグナルは抵抗性を誘導する微生物が植物と交わす一般的なシグナルとは異なっている可能性を示している。現在、菌根菌共生植物に特異的に発現する遺伝子の網羅的解析が始まっており、菌根菌共生系で特有にみられるシグナルの解析結果が待たれる。

菌根を考えるとき、共生の場である植物根だけではなく、土壌中に張り巡らされている菌根菌の菌糸に及ぶ菌根圏まで考慮することが重要である。Johansen et al. (2004) は、菌根の周りには植物の根から滲み出すエサに群がる微生物、その植物と共生する菌根菌の菌糸から滲み出すエサに群がる微生物、エサをめぐる微生物間での競合、菌糸からの滲出液に対して拮抗するあるいは誘引される微生物の集積、滲出液による土壌の pH の変化、団粒構造の促進、菌根圏に集積した細菌による土壌の化学性の変化、病原菌との相互作用、菌根菌に内生する細菌の関与、など実に多岐にわたる相互作用があることを示している。最近では、微生物間における様々な相互作用を理解しながら菌根による生体防御を考える必要がでてきている。Chandanie et al. (2006) は、生育促進菌類と菌根菌を組み合わせたときの病害抑制における相互作用について調べ、菌株の組合せによっては、菌根菌が感染している植物であっても有意に地上部病害を抑制することができることを示している (第2表)。また、地下部病害については、菌根菌と生育促進菌類を組み合わせることで相乗的な病害抑制効果を得ている (第3表)。今後、このような菌根圏効果による病害抑制機構を詳細に明らかにすることが望まれる。

第2表 アーバスキュラー菌根菌 (*Glomus mosseae*) と植物生育促進菌類 (*Penicillium simplicissimum* GP17-2) を接種したキュウリの炭疽病 (病原菌: *Colletotrichum orbiculare*) に対する発病抑制 (Chandanie et al. 2006を改変)

処理区	病斑数 <sup>1)</sup>	病斑面積 (mm <sup>2</sup> )
<i>G. mosseae</i> + <i>P. simplicissimum</i>	10 a <sup>2)</sup>	64 a
<i>G. mosseae</i>	18 b	161 b
<i>P. simplicissimum</i>	10 a	57 a
無接種	19 b	162 b

<sup>1)</sup> キュウリ本葉第2葉に *C. orbiculare* (10<sup>6</sup> spores/ml) を10μlずつ20スポット接種した。

<sup>2)</sup> 3回の試験 (1試験につき3反復) の平均値。コラム内の異なる文字間には有意差があることを示す (LSD, *P* < 0.05)。

6. おわりに

植物とアーバスキュラー菌根菌の共生は、菌根の中ではいちばん古い共生系である。様々な植物種に優占的に感染するには、他の微生物との競合に打ち勝つ手段と植物との高い親和性が必要とされる。親和性とは植物が進化する上で行ってきた厳しいセレクションの結果である。菌根菌は植物が生存する上で必要な機能を果たす微生物のひとつとして選ばれてきた。本稿で取り上げた内容は、植物とアーバスキュラー菌根菌の共生に至る過程から植物の生体防御までの関りの1例にすぎないが、今後研究が進むにつれてさらなるビジョンが展開されることを期待している。植物のしたたかな営みにかく脚光がいつてしまうが、菌根菌を研究するものとして、この長年にわたる植物との共進化を遂げてきた菌根菌からの視点でその生存戦略を明らかにしていきたいと考えている。

7. 引用文献

Abbot, L.K., Robson, A.D. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-mycorrhizas. *Agric. Ecosyst. Environ.* 35: 121-150.

Azcon-Aguilar, C., Barea, J.M. 1996. Arbuscular-mycorrhizas and biological control of soil-borne plant pathogens - An overview of the mechanisms involved. *Mycorrhiza* 6: 457-464.

Breuninger, M., Requena, N. 2004. Recognition events in AM symbiosis: analysis of fungal gene expression at the early appressorium stage. *Fungal Genet. Biol.* 41: 794-804.

Brundrett, M., Kendrick, B. 1990. The roots and mycorrhizas of herbaceous woodland plants. I. Quantitative aspects of morphology. *New Phytol.* 114: 457-468.

Brundrett, M.C. 2002. Tansley review no. 134

Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol.* 154: 275-304.

Calvet, C., Pera, J., Estaun, V., Camprub, A. 1989. Vesicular-Arbuscular mycorrhizae of kiwifruit in an agricultural soil inoculation of seedlings and hardwood cuttings with *Glomus mosseae*. *Agronomie* 9: 181-186.

Cavagnaro, T.R., Gao, L-L., Smith, F.A., Smith, S.E. 2001. Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fungal identity. *New Phytol.* 151: 469-475.

Cavagnaro, T.R., Smith, F.A., Lorimer, M.F., Haskard, K.A., Ayling, S.M., Smith, S.E. 2001. Quantitative development of *Paris*-type arbuscular mycorrhizas formed between *Asphodelus fistulosus* and *Glomus coronatum*. *New Phytol.* 149: 105-113.

Chandanie, W.A., Kubota, M., Hyakumachi, M. 2006. Interaction between plant growth promoting fungi and arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* and induction of systemic resistance to anthracnose disease in cucumber. *Plant Soil*: DOI 10.1007/s11104-006-9038-y.

Dassi, B., Dumas-Gaudot, E., Gianinazzi, S. 1998. Do pathogenesis-related (PR) proteins play a role in bioprotection of mycorrhizal tomato roots towards *Phytophthora parasitica*? *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 52: 167-183.

Dehne, H.W. 1982. Interaction between vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and plant pathogens. *Phytopathology* 72: 1115-1119.

Djonović, S., Pozo, M.J., Dangott, L.J., Howell, C.R., Kenerley, C. 2006. Sm1, a proteinaceous elicitor secreted by the biocontrol fungus *Trichoderma virens* induces plant defense responses and systemic resistance.

Filion, M., St-Arnaud, M., Jabaji-Hare, S.H. 2003.

第3表 アーバスキュラー菌根菌 (*Glomus mosseae*) と植物生育促進菌類 (*Phoma* GS8-2) を接種したキュウリでの苗立枯病 (病原菌: *Rhizoctonia solani* AG-4) に対する発病抑制 (久保田, 未発表)

処理区	病原菌接種濃度 (%) <sup>1)</sup>		
	0.01	0.05	0.10
<i>G. mosseae</i> + <i>Phoma</i> GS8-2	0.5 a <sup>2)</sup>	1.8 a	2.8 a
<i>G. mosseae</i>	1.3 b	3.3 b	3.5 b
<i>Phoma</i> GS8-2	1.3 b	2.0 a	3.0 a
無接種	2.4 c	3.6 b	3.8 b

<sup>1)</sup> *G. mosseae*を前接種し10日間栽培した苗を*R. solani*の含菌大麦粒をそれぞれ0.01, 0.05, 0.10% (w/w) 添加したポットに移植した。

<sup>2)</sup> 0~4の指数に基づき評価した。0: 胚軸部に病徴がみられない, 健全; 1: 胚軸部に10%以下の病徴がみられる; 2: 胚軸部に10~50%の病徴がみられる; 3: 胚軸部に50~90%の病徴がみられる; 4: 枯死。3回の試験 (1試験につき3反復) の平均値。コラム内の異なる文字間には有意差があることを示す (LSD, P<0.05)。

- Quantification of *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli* in mycorrhizosphere soil using real-time polymerase chain reaction and direct isolation on selective media. *Phytopathology* 93: 229-235.
- Giovannetti, M., Avio, L., Sbrana, C. 1993. Factors affecting appressorium development in the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe. *New Phytol.* 123: 114-122.
- Helgason, T.H., Daniell, T.J., Husband, R., Fitter, A.H., Young, J.P.W. 1998. Ploughing up the wood-wide web? *Nature* 394: 431.
- Hepper, C.M. 1979. Germination and growth of *Glomus caledonius* spores: the effect of inhibitors and nutrients. *Soil Biol. Biochem.* 2: 269-277.
- Hooker, J.E., Jaizme-Vega, M., Atkinson, D. 1994. Biocontrol of plant pathogens using arbuscular mycorrhizal fungi. In: Gianinazzi, S., Schuepp, H. (eds) *Impact of arbuscular mycorrhizas on sustainable agriculture and natural ecosystems*. Birkhauser, Basel, pp. 191-200.
- 百町満朗, 久保田真弓. 2004. 植物成育促進菌類を用いたバイオコントロール. 植物病の探究. 高松進, 小林一成, 吉岡博文, 豊田和弘 編. 「植物病の探究」出版会. pp124-129.
- Ishimoto, H., Fukushi, Y., Yoshida, T., Tahara, S. 2000. *Rhizopus* and *Fusarium* are selected as dominant fungal genera in rhizosphere of Brassicaceae. *J. Chem. Ecol.* 26: 2387-2399.
- Koske, R.E. 1981. Multiple germination by spores of *Gigaspora gigantea*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 76: 320-330.
- Kubota, M., Hyakumachi, M. 2004. Morphology and colonization preference of arbuscular mycorrhiza fungi in *Clethra barbinervis*, *Cucumis sativus* and *Lycopersicon esculentum*. *Mycoscience* 45: 206-213.
- Kubota, M., McGonigle, T.P., Hyakumachi, M. 2001. *Clethra barbinervis*, a member of the Ericales, forms arbuscular mycorrhizae. *Can. J. Bot.* 79: 300-306.
- Kubota, M., McGonigle, T.P., Hyakumachi, M. 2005. Co-occurrence of *Arum*- and *Paris*-type morphologies of arbuscular mycorrhizae in cucumber and tomato. *Mycorrhiza* 15: 73-77.
- Linderman, R.G. 1994. Role of VAM fungi in biocontrol. In: Pflieger, F.L., Linderman, R.G. (eds) *Mycorrhizae and plant health*. APS, St Paul pp. 1-26.
- Matsubara, Y., Uetake, Y., Peterson, R.L. 1999. Entry and colonization of *Asparagus officinalis* roots by arbuscular mycorrhizal fungi with emphasis on changes in host microtubules. *Can. J. Bot.* 77: 1159-1167.
- McGonigle, T.P., Fitter, A.H. 1990. Ecological specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations. *Mycol. Res.* 94: 120-122.
- Mosse, B. 1959. The regular germination of resting spores and some observations in the growth requirements of an *Endogone* sp. causing vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 42: 273-286.
- Nagahashi, G., Douds, D.D. 1997. Appressorium formation by AM fungi on isolated cell walls of carrot roots. *New Phytol.* 136: 299-304.
- Pozo, M.J., Slezacek-Deschaumes, S., Dumas-Gaudot, E., Gianinazzi, S., Azcon-Aguilar, C. 2002. "Plant defense responses induced by arbuscular mycorrhizal fungi" In: Gianinazzi, S., Schuepp, H., Haselwandter, K., Barea, J.M. (eds). *Mycorrhizal Technology in Agriculture: From Genes to Bioproducts*, ALS Birkhauser Verlag, Basel, pp 103-111.
- Pozo, M.J., Van Loon, L.C., Pieterse, C.M.J. 2005. Jasmonates-signals in plant-microbe interactions. *J Plant Growth Regul.* 23: 211-222.
- Redecker, D. 2000. Specific PCR primers to identify arbuscular mycorrhizal fungi within colonized roots. *Mycorrhiza* 10: 73-80.
- Salzer, P., Bonanomi, A., Beyer, K., Vögeli-Lange, R., Aeschbacher, R.A., Lange, J., Wiemken, A., Kim, D., Cook, D.R., Boller, T. 2000. Differential expression of eight chitinase genes in *Medicago truncatula* roots during mycorrhiza formation, nodulation, and pathogen infection. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 13: 763-777.
- Schreiner, R., Koide, T.R. 1993. Mustards, mustard oils and mycorrhizas. *New Phytol.* 123: 107-113.
- Schüßler, A., Schwarzott, D., Walker, C. 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycol. Res.* 105: 1413-1412.
- Smith, F.A., Smith, S.E. 1997. Tansley Review No. 96 Structural diversity in (vesicular)-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 137: 373-388.
- Soltis, D.E., Soltis, P.S., Chase, M.W., Mort, M.E., Albach, D.C., Zanis, M., Savolainen, V., Hahn, W.H., Hoost, S.B., Fay, M.F., Axtell, M., Swensen, S.M., Prince, L.M., Kress, W.J., Nixon, K.C., Farris, J.S. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanic. J. Linn. Soc.* 133: 381-461.
- Taylor, T.N., Osborn, J.M. 1996. The importance of fungi in shaping the paleoecosystem. *Review of Paleobotany and Palynology* 90: 249-262.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L. 1997. The distribution and

- interaction of some Paleozoic fungi. Review of Paleobotany and Palynology 95: 83-94.
- Tehler, A., Farris, J.S., Lipscomb, D.L., Källersjö, M. 2000. Phylogenetic analyses of fungi based on large rDNA data sets. Mycologia 92: 459-474.
- Vandenkoornhuyse, P., Husband, R., Daniell, T.J., Watson, I.J., Duck, J.M., Fitter, A.H., Young, J.P.W. 2002. Arbuscular mycorrhizal community composition associated with two plant species in a grassland ecosystem. Mol. Ecol. 11: 1555-1564.
- Yamato, M. 2004. Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of weeds on vacant land. Mycorrhiza 14: 127-131.
- Yamato, M., Iwasaki, M. 2002. Morphological types of arbuscular mycorrhizal fungi in roots of understory plants in Japanese deciduous broadleaved forests. Mycorrhiza 12: 291-296.