ISSN 0919-2182
Vol.28, No.2
June 2019

Root Research

Japanese Society for Root Research

目　　次

【巻 頭 言】
会員の皆様へ …… 21
【総　　説】
アーバスキュラー菌根菌の接種効果を決定する環境要因
神山拓也・佐藤匠 …… 23
【情　　報】
菜根譚　野菜の根の話　4. ビートに合わせて
中野明正 …… 38
第 50 回記念根研究集会のお知らせ …… 39

根の研究
根研究学会(JSRR)

会員の皆様へ

告　示

○2019 年度根研究学会賞の候補募集（2019 年 7 月 31 日まで）

根研究学会会則第 3 条ならびに根研究学会学術賞規定に基づき，2019 年度の研究学会賞の推薦を受け付けます．優れた業績が多数推薦されますよう，皆様のご協力をお願いします．自薦・他薦を問いませんし，推薦者は会員でなくても結構です．送り先は根研究学会事務局，締切は 2019 年 7 月 31 日です．詳細は，本学会 HP に掲載の根研究学会賞に関する規定をご確認下さい．

○2020 年度－2021 年度会長選挙告示（立候補・推薦の締め切りは 2019 年 7 月 31 日）

会則第 8 条・10 条・11 条に基づき，来期の会長選挙を行います．会長候補として立候補または推薦を受ける資格があるのは，2019 年 7 月 31 日時点におけるすべての個人会員です．会長に立候補する会員は，立候補届を事務局までお送りください．立候補の受付期間は 2019 年 7 月 1 日－7 月 31 日（必着）とします．

事務局からのお知らせ

１．電子版会誌のダウンロードについて

2019 年度から根研究学会ホームページおよび J-Stage から電子版会誌をダウンロードするためのパスワードを変更したのでご注意ください．ユーザー名の変更はありません．

根研究学会電子版会誌の URL　　http://www.jsrr.jp/rspnsv/download.html

J-Stage の URL　　https://www.jstage.jst.go.jp/browse/rootres/-char/ja

２．2019 年の根研究集会

・第50回根研究集会

愛知県名古屋市の名古屋大学で2019年11月23日（土）～24日（日）に開催する予定で，山内章会員に企画をお願いしています．詳細は、「第50回記念根研究集会のお知らせ」をご覧下さい。2019年度の集会は1回の開催ですので，ご注意ください．

・2020年度の集会

第51回根研究集会（春）を長野県松本市の信州大学で，第52回根研究集会（秋）を熊本県熊本市の東海大学で開催する予定です．

３．学生会員の参加費は無料です

2017 年から学生会員の参加費は無料になりました．これまで根研究集会の参加費は一般会員，学生会員，非会員を問わず同額でした．非会員の参加費は，一般・学生に関係なく，一般会員より 1,000 円程度高くなります．学生会員は集会受付で学生証の提示をお願いいたします．この機会にぜひ根研究学会学生会員にご加入いただけますよう，関係学生の皆さんにご周知いただけますようお願いいたします．

４．投稿のお願い

会誌「根の研究」では，原著論文のほかに，ご自身の一連の研究を他分野の会員にも分かりやすく解説したミニレビューを重視しています．学術功労賞・学術奨励賞の要件である，本会における研究成果の報告は，ミニレビューによる解説も認められていますので，積極的にご寄稿下さい．また，研究手法や学生向けの実験・実習法の解説なども歓迎します．

次ページに続く

５．根研ロゴの使用について

これまで「根研」のロゴを入れたTシャツなどのグッズを事務局が製作し，研究集会で販売してその収益を特別会計の収入としていました．しかし，売れ残りが生じると特別会計の赤字になってしまうためグッズを積極的に製作することは困難でした．そこで，会員の皆様が使用料を支払うことで根研ロゴを使用したグッズを自由に製作することができるようにしました．使用料は1製品につき300円です．詳しくは事務局までお問い合わせください．

６．名簿データ更新のお願い（異動のないかたもご協力下さい）

住所・所属・研究テーマ等に変更のある方は本号に掲載の案内，または根研究学会ホームページ（http://www.jsrr.jp/）の「諸手続ー名簿データ更新」のコーナーをご参照頂き，データをお送り下さい．また，各種調査に備えて今後会員の性別と学生・社会人の別を集計することにしました．特に変更のない方も名簿データの更新にご協力ください．これら追加データは，主に会員構成（男女比など）を把握するために使わせて頂きます．

７．会費納入のお願い

2019年度の会費をまだお支払い頂いていない方は，下記の郵便振替口座に納入をお願いします．請求書等の伝票をご希望の方は，事務局までお知らせ下さい．

年会費（2019年）：　電子版個人3,000円，冊子版（＋電子版）個人4,000円，冊子版団体9,000円
（年度は1月－12月です）

郵便振替口座　　口座名義（加入者名）：根研究学会，　口座番号：00100－4－655313

［他の銀行から振込の場合：ゆうちょ銀行　〇一九店（ゼロイチキユウテン）　「当座」0655313 ］

根研究学会所在地・連絡先：　〒104-0033　東京都中央区新川2-22-4　新共立ビル2F
（株）共立内　根研究学会事務局　TEL：03-3551-9891／FAX：03-3553-2047

・**メールアドレス**　事務局：***neken2019@jsrr.jp***　『根の研究』編集委員長：*editor2019@jsrr.jp*
Plant Root編集委員長：*editor2018@plantroot.org*

・**Webサイト**　根研究学会：*http://www.jsrr.jp/*　『根の研究』ｵﾝﾗｲﾝ版：*http://root.jsrr.jp/*
Plant Root：*http://www.plantroot.org/*

根の研究（Root Research）28（2）：23－37（2019）
総　説

アーバスキュラー菌根菌の接種効果を決定する環境要因

神山拓也[*1)]・佐藤匠[2)]
1）宇都宮大学農学部
2）理化学研究所バイオリソース研究センター

要　　旨：アーバスキュラー菌根（AM）菌は，陸上植物のうち約 8 割と共生関係を結んでおり，近年，持続可能な農業に向けた微生物資材として着目されている．しかし，未だに，AM 菌資材による接種効果が発揮される環境条件は，圃場試験のメタ解析によっても不明確である．これまでに，著者らは，接種した AM 菌（接種菌）の宿主植物への早期菌根形成・定着が，接種効果が発揮されるための必要条件であるが十分条件ではないことを示した．本総説では，接種菌の早期菌根形成・定着と接種効果を分離して考え，過去の研究と近年報告されたメタ解析を再検証することで，それぞれに関わる環境要因を絞り込み，今後の研究指針を提案する．
キーワード：菌根菌資材，菌根形成，メタ解析，リン酸．

Enviromental factors that determine responsiveness of plants to arbuscular mycorrhizal fungal inoculation :
Takuya Koyama[1)], Takumi Sato[2)] ([1)]School of Agriculture, Utsunomiya University, [2)]BioResource Research Center, RIKEN)
Abstract : Arbuscular mycorrhizal (AM) fungi are ubiquitous in agroecosystems and promoted as biofertilizer for sustainable agriculture. However, the environmental factors that limit responsiveness of plants to AM fungal inoculation are not clearly understood by meta-analysis of field inoculation studies. In our previous study, we showed that early dominance of the inoculum AM fungus in plant roots is a necessary condition for positive yield responses, but not sufficient condition. In this review, we divided the developmental process of mutualistic relationship into two phases: the colonization of inoculum AM fungus and the responsiveness of plants to AM fungal inoculation, identified the environmental factors that affect each process, and discussed how to control them.
Keywords : Arbuscular mycorrhizal inoculum, Colonization, Meta-analysis, Phosphate.

1. はじめに

植物は陸上に進出する約 4 億年前からアーバスキュラー菌根（AM）菌の外生菌糸を利用していた可能性が示唆されている（Simon et al., 1993; Taylor et al., 1995）．そして，陸上植物のうち約 8 割はこの共生関係を結んでおり（Brundrett, 2009），外生菌糸を介して宿主植物の養水分，特に土壌に吸着されやすいリン酸の吸収に大きく寄与している．菌根共生していない場合，植物は根の表皮細胞の伸長した根毛のある 0.03-3.0 mm（森田 , 1987）の範囲のリン酸しか吸収できない．一方，菌根共生している場合，外生菌糸は，根の表面から，多くの種では 20-30 mm, 長いものでは 90 mm まで達して，リン酸の吸収域を拡大する．菌根形成していない根では 1 cm の表面積は 1.8 cm^3 だが，菌根形成した根では外生菌糸によりその表面積は 12.6-201 cm^3 に達する（Sieverding, 1991）．また，AM 菌の外生菌糸の太さ（約 2-20 μm）（Smith and Smith, 2012）は根毛の太さ（5-17 μm）（森田 , 1987）と同程度であり，側根でも入り込めない土壌間隙に入り込むことができる．そのため，植物が根と外生菌糸に同じ炭素投資をした場合，根に比べ外生菌糸がより大きい表面積を持ち，養水分の吸収に貢献していると考えられている．

また，AM 菌は養水分吸収のほかに，病原菌感染への抵抗性，乾燥・高温・塩害・高濃度重金属などへの耐性，捕食者に対する化学的防御，多感物質の輸送，土壌団粒形成，品質の向上，に関わることが指摘されている（Gianinazzi et al., 2010; Lenoir et al., 2016; Thirkell et al., 2017）．特に，Delavaux et al.（2017）は，AM 菌資材を接種することにより 11 項目（生育改善効果，窒素吸収，リン吸収，その他養分吸収，土壌団粒形成，水輸送，含水率，病気への抵抗性，他感物質輸送，捕食者に対する化学的防御）が改善するのかについて，無作為に選んだ 93 の既往文献によるメタ解析により調査した．そして，生育改善効果，窒素吸収，リン吸収，土壌団粒形成，水輸送，病気への抵抗性が，AM 菌資材の接種により有意に改善されることを報告している．これらの AM 菌の機能を農業に生かすことで，肥料や農薬な

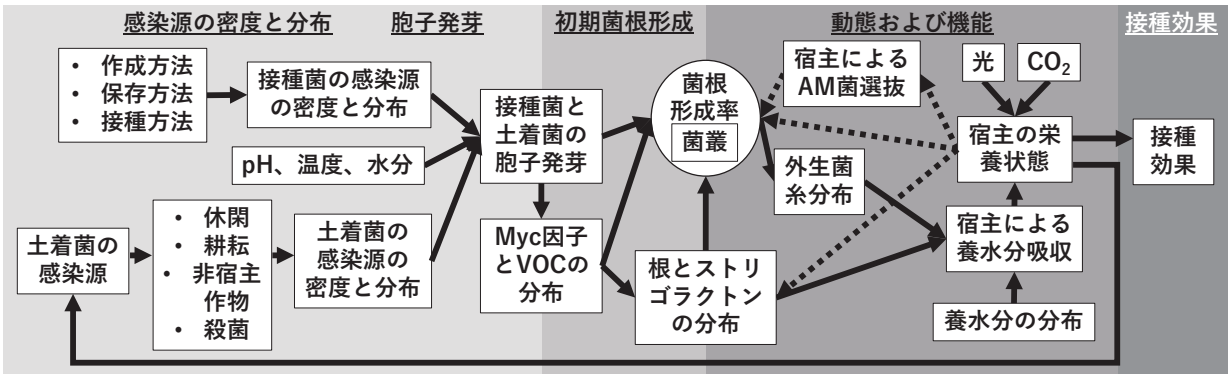
2019 年 1 月 30 日受付　2019 年 3 月 26 日受理
＊連絡先 〒 321-8505　栃木県宇都宮市峰町 350
Tel: 028-649-5016 E-mail: koyama@cc.utsunomiya-u.ac.jp

どの過剰使用の抑制，収穫物の品質や価値の向上につながる可能性がある（Berruti et al., 2016）．

そのため，近年の世界的なリン鉱石価格の高騰などを受けて AM 菌資材のビジネス化が伸展している（江沢 , 2016; Hart et al., 2018）．そして，ビジネス化に向け，絶対共生菌である AM 菌の純粋培養と資材化に向けた基礎研究や遺伝子マーカーを用いた圃場での機能性評価に関わる研究が活発化している（Hart et al., 2018; Vosátka et al., 2012）．また，近年，モデル菌株である *Rhizophagus irregularis* のゲノム解読（Lin et al., 2014; Maeda et al., 2018; Tisserant et al., 2013）や比較ゲノム解析（Kobayashi et al., 2018），トランスクリプトームや炭素同位体等を用いた植物および菌根菌炭素代謝経路の詳細な解析（Bravo et al., 2017; Jiang et al., 2017; Keymer et al., 2017）から，AM 菌が植物から得ている炭素源の一端が明らかにされるなど，基礎研究面でも進歩が著しい．一方，AM 菌資材として接種した AM 菌（接種菌）による宿主植物の生育促進または増収効果（接種効果）が発現する圃場・環境条件について，圃場試験のメタ解析により徐々に明らかにされつつある（Augé et al., 2015; Berruti et al., 2016; Hoeksema et al., 2010; Kaschuk et al., 2010; Lekberg and Koide, 2005; Pellegrino et al., 2015; Schütz et al., 2018; Zhang et al. 2018）．しかし，メタ解析間で統一的な見解は得られていない．これまでに，著者らは，複数圃場を用いた接種試験により，ダイズやネギでは生育初期における接種 AM 菌の定着が，接種効果の発現に重要であることを示した（Koyama et al., 2018; Niwa et al., 2018; Sato et al., 2018）．そこで，本総説では，接種効果の増強を図るため，菌根形成を支配する環境要因を過去の研究から抽出し，接種 AM 菌資材の早期菌根形成・定着に必要な条件について具体的な考察を行うと共に，メタ解析の再検証を通じて，この観点からの今後の研究指針を提案する（第 1 図）．なお，本総説中に出てくる AM 菌種名は，発表論文に記載された種名を用いる．また，接種効果は，AM 菌種，植物種，両者の組み合わせ，によっても変化するが，両者の関係は非常に複雑であり（Koch et al., 2017; Maherali et al., 2014; Martín-Robles et al., 2018; Tawaraya, 2003），本総説では環境要因の抽出を目的とするため，AM 菌種と植物種との関係については論じない．

2. AM 菌の生活環と接種効果

接種効果を決定する環境要因の抽出のためには，AM 菌の生活環と接種効果との関係の理解が不可欠なため，まず，第 1 図について概説する．AM 菌は，土壌中の胞子，菌根形成根や AM 菌の外生菌糸ネットワーク（総じて感染源と呼ぶ）から植物に菌根形成する（Klironomos and Hart, 2002）．このうち，AM 菌の胞子は，宿主植物の存在に関わらず，基本的に土壌の温度と水分条件が満たされれば発芽する（Giovannetti et al., 2010）．発芽した胞子は，蓄えられた炭素源をエネルギーとして発芽管を土壌中に伸長させる．宿主植物の根が近傍に無い場合には，発芽管はあまり分岐せず，炭素源が尽きないうちに伸長を停止する．一方，根が近傍に存在すると，AM 菌は根から分泌されるストリゴラクトンを含む菌糸分岐誘導（促進）物質を感知して，発芽管の分岐や伸長を促進し，根へと到達する（Akiyama et al., 2005）．並行して，発芽した AM 菌の胞子や発芽管からは Myc 因子（lipo-chito-oligosaccharides: LCOs や chitin oligomers: COs）や揮発性有機化合物（volatile organic compounds: VOCs）が分泌され，植物細胞の共生応答に必要な Ca^{2+} スパイキング，側根形成などが誘導される（Genre et al., 2013; Lanfanco et al., 2018; Maillet et al., 2011; Sun et al., 2015a, 2015b）．そして，根に到達した AM 菌は，表皮を通じて皮層組織に侵入し，細胞間隙（Arum-type）あるいは細胞内（Paris-type）に 0.13-1.22 mm 日 $^{-1}$ の速度で内生菌糸を伸ばす（Smith and Read, 2008）．この一本の侵入した発芽管に由来する十数 mm の根内の菌根形成は「感染単位（Infection unit, IU）」と呼ばれる（Cox and



第 1 図　アーバスキュラー菌根菌の感染源の密度と分布，胞子発芽，初期菌根形成と動態および機能と，宿主植物の接種効果に関与する要因．
点線はフィードバックを示す．

Sanders, 1974）．土着の AM 菌（土着菌）および接種菌のそれぞれが上記のステップを通じて IU を形成し，植物根の初期の菌根形成率が決定する．これらのことから，土着菌および接種菌の感染源の密度と分布，胞子発芽に必要な土壌条件，根と感染源の距離，ストリゴラクトンを含む菌糸分岐誘導（促進）物質の分泌量，と Myc 因子や VOC を含む菌根および側根形成誘導（促進）物質が，AM 菌の初期菌根形成を規定する重要な要因である考えられる．

菌根形成の広がりは，IU が繰り返し形成されることで実現する．内生菌糸が伸長する間，AM 菌は皮層細胞内に樹枝状体と呼ばれる栄養交換器官を形成する．この器官は恒常的なものではなく，常に崩壊と発達を繰り返しながら菌根形成部位が移動することが報告されており，それぞれの樹枝状体の機能している期間は 2.5 日から長くて 11 日ほどと見積もられている（Alexander et al., 1989; 小八重 , 2016; Toth and Miller, 1984）．AM 菌は根内では樹枝状体を形成しつつ，根の外では外生菌糸ネットワークを構築し，これを通じて土壌中の養水分を吸収する．また，この外生菌糸は根の未菌根形成領域に新たに侵入し，新しい IU を生じさせる（Sanders and Sheikh, 1983）．このように，野外の土壌中の根では多種多様な AM 菌が根に出入りする．宿主植物は自身の栄養状態によってストリゴラクトンの分泌などを制御することで，この出入りを制御していると考えられる．まだ直接的に両者の関係を明らかにした報告はないが，低リン条件でストリゴラクトンの分泌が増加すること（米山 , 2013）や，ストリゴラクトンの合成変異体で IU の発達が抑えられること（小八重 , 2016）が，この仮説を支持している．

AM 菌は，吸収した養水分（特にリン）を樹枝状体を介して宿主植物に与え（Javot et al., 2007），その見返りとして宿主植物から光合成産物（脂質や単糖）を受け取る（Jiang et al., 2017; Keymer et al., 2017）．植物は生育ステージごとに必要な養分バランスが異なり，置かれている養水分および光の環境に応じて根の分布（Lynch, 2011）や菌根形成（俵谷 , 1998）を最適化していると予想される．たとえば，トウモロコシでは可給態リンの量に応じて側根の数と長さを可塑的に変化させる（Zhu et al., 2005）．また，いくつかの作物では土壌中のリン酸水準の上昇に伴って，AM 菌の菌根形成率および接種効果は低下する（Tawaraya, 2003）．ゆえに，接種菌の早期定着が達成できたからと言って，必ずしも接種効果が現れるとは限らない．実際に，AM 菌資材を入れた土壌で育苗し，定植時に 94％の菌根形成率を示すネギの苗を異なる 4 水準のリン酸施肥処理条件で栽培した圃場試験において，収穫時の菌根形成率および接種効果はリン酸施肥処理の水準が高くなるにつれて低下した（Tawaraya et al., 2012）．この結果は，作物への接種菌の早期定着が接種効果の発現に重要であるが，圃場の環境条件によって接種効果の発現が変化することを示す．

AM 菌の胞子形成時期は菌種によって大きく異なるものの，ポットでの栽培において一般には宿主植物が生殖生長期に入り，子実のシンク活性増大／無機養分吸収の減速が起こる頃，胞子形成が加速されやすい（INVAM, 2017）．形成された胞子の休眠期間は菌種によって異なり，*Acaulospora* spp. は 6 カ月ほど，*Glomus* spp. は 1.5 カ月ほど 5℃の低温での休眠期間を要するが，*Gigaspora* spp. や *Scutellospora* spp. の多くは休眠しない（Giovannetti et al., 2010）．これらの胞子のほか，土壌中の菌根形成根や AM 菌の菌糸ネットワークが（Klironomos and Hart, 2002），次の宿主植物の土着の AM 菌の感染源となる．

3. 土着菌の感染源の密度と分布を決定する要因と接種効果

土着菌の感染源の密度は，次の宿主植物が栽培されるまでの圃場の栽培前歴や作業履歴により増減する．AM 菌は，生きた宿主植物と共生しているときのみ新たな胞子を形成するため絶対共生菌と見なされており，この共生関係を陸上植物の約 8 割と結ぶ（Brundrett, 2009）．そのため，栽培前歴が非宿主植物（アブラナ科，タデ科，ヒユ科など）の栽培，もしくは，裸地管理であると，感染源の密度は低下していく．1 年以上の裸地管理により，土着菌の感染源の密度は著しく低下し，0 感染源 cm^{-3} 近くになる（Douds et al., 2011）．メタ解析においても，宿主から非宿主への栽培植物の変更や，休閑期間の長期化により，次の宿主植物の生育初期の AM 菌の菌根形成率が 20-30 ポイント減少することが報告されている（Bowels et al., 2016; Lekberg and Koide, 2005）．また，栽培前歴により感染源の土中分布は変化する．胞子数の変動は土壌表層から 20cm までの間で大きい（Douds et al., 1995; Oehl et al., 2005）．外生菌糸ネットワークの分布に関して，根系の分布と外生菌糸の分布との間には正の相関関係が存在し（Mai et al., 2018），根系分布のメタ解析の結果から作物の根重の 70％は土壌表層から 30 cm の間に分布するため（Jackson et al., 1996），総じて土壌表層から 30 cm 以内の外生菌糸ネットワークの分布が栽培前歴により最も変化すると考えられる．休閑管理された圃場や非宿主作物が栽培された圃場においては，土着菌の感染源の密度低下と接種効果との間に正の相関があることが示されている（Hayashi et al., 2018; 唐澤 , 2004; Niwa et al., 2018; Thompson, 1994）．

圃場作業のうち，耕耘は，土着菌の感染源の内，菌根形成根や外生菌糸ネットワークを切断するため，感染源の密度を低下させる．メタ解析では，不耕起や浅耕などから，一般的に実施される耕耘に変更されることで，後作の菌根形成率が最大で27%ポイント減少することが報告されている（Bowels et al., 2016; Lekberg and Koide, 2005）．分布について，Kabir（2005）は，耕耘および不耕起が後作トウモロコシの異なる深さの外生菌糸と胞子密度へ及ぼす影響を生育時期別に図示し，耕耘により外生菌糸は，生育初期では土壌表層から0-15cm，10-12葉期では0-10cm，絹糸抽出期では0-5cmの位置で，不耕起に比べ有意に減少し，これらの差は成熟期にはなくなること，を報告している．一方，耕耘により胞子は，生育初期から10-12葉期では0-10cmの位置で不耕起に比べ減少するが，絹糸抽出期以降では差がなくなること，を報告している．耕耘による影響は胞子に比べ，外生菌糸で大きいようである．また，このような撹乱の多い農地では，多数の胞子を作ることで外生菌糸ネットワークの破壊後にも高い再生力を維持できる撹乱耐性種が選抜されていることも示唆されている（Chagnon et al., 2013）．しかし，耕耘の種類や頻度の異なる圃場での接種試験はこれまで報告されていない．今後，このような圃場も含めた接種試験をおこない，AM菌叢を解析することで，胞子や外生菌糸由来の土着菌と接種菌との競合関係や，撹乱耐性種と接種菌との競合関係が明らかにできるのではないかと期待する．

また，病虫害の防止のための土壌燻蒸や殺菌剤によっても感染源の密度は低下する（Menge, 1982）．特に，ダゾメットやクロルピクリン，臭化メチルのような非選択的な土壌燻蒸剤が使用された土壌では著しく感染源は低下する（Menge, 1982; Plenchette,1983; 佐藤・鈴木，1995; Sato et al., 2018; Thingstrup et al., 1998）．また，低濃度であっても，ベノミル水溶液中ではAM菌の胞子発芽は抑制される（佐藤・鈴木，1995）．逆に，ホセチルやメタラキシルなどの殺菌剤はAM菌の菌糸伸長を促進し，茎葉散布剤やアセフェート，カルボスルファン，ベンフラカルブの土壌処理タイプの殺虫剤は感染源の密度に影響を及ぼさない（佐藤・鈴木，1995）．土壌燻蒸後の圃場では土着菌の感染源の密度が低下し，非殺菌区と比較して植物の生育が低下し，その低下した植物生育がAM菌の接種によって回復することがいくつかの論文で示されている（Plenchette, 1983; Sato et al., 2018; Thingstrup et al., 1998）．これらの報告は土壌燻蒸や殺菌剤によって感染源の密度が低下した圃場では接種効果が期待できることを示す．

以上の理由から，圃場にAM菌資材を投入する前にその圃場の作業履歴や栽培前歴を調査し，圃場の土着菌の感染源の密度を後述する方法により調べることが重要である．なお，土着菌を有効に活用するための輪作体系などについては，Gosling et al.（2006），唐澤（2004）やRyan et al.（2018）に詳細にまとめられている．

4. AM菌資材の感染源の密度と分布を決定する要因と接種効果

作成・保存方法がAM菌資材の感染源の密度を決定する．AM菌資材は，作成方法によって大きく3種類に分類される．土壌のような培地と宿主植物でAM菌の感染源を増殖する方法，水耕で宿主植物を用いる方法，in vitroで毛状根を用いる方法，に大別され（IJdo et al., 2011），植物を全く用いない方法の成功例は，未だ報告されていない．このうち，Bécard and Fortin（1988）により開発されたニンジン毛状根を宿主として用いたin vitro培養系は，主に実験室内の研究用に用いられている（齋藤，2014）．一方，圃場での試験では，土壌のような培地を用いた増殖方法が技術的に容易であり，安価にできることから最も実施例が多い．規模も人工気象器で気象をコントロールしたポットによる増殖例から，野外の圃場での増殖例（Douds et al., 2005; Douds et al., 2006）まで存在する．また，土壌のような培地を用いた増殖方法の場合，増殖に用いられるAM菌の感染源も多様で，国際的なAM菌株保存機関のInternational culture collection of（vesicular）arbuscular mycorrhizal fungi（INVAM），The International Bank of the Glomeromycota（BEG），Glomeromycota In vitro collection（GINCO）から提供され，種の特定もされている特定のAM菌種の胞子のみを利用する例から，それぞれの地域の土壌から採取・培養した感染源を直接利用する例まで存在する．しかし，用いられる菌種によってAM菌資材の感染源の種類は異なる．*Gl*. spp.と*Ac*. spp.は，胞子，菌根形成根，菌糸からでも菌根形成するが，*Gi*. spp.と*Sc*. spp.は主に胞子からのみ菌根形成する（Klironomos and Hart, 2002）．また，保存方法や菌種によって，保存可能な期間は異なる（Lalaymia et al., 2014）．十分風乾し乾燥した土壌中であれば，室温で*Gl*. spp.，*Ac*. spp.，*Gi*. spp.，*Sclerocystis* spp.の胞子は，2から8年間保存できる．しかし，土壌中で胞子を保存する場合には，5℃で6か月以上保存すると，種によってはAM菌の胞子発芽能が著しく低下し，12か月後に発芽率が0％近くになる（Douds and Schenck, 1990）．メタ解析の結果から非接種区と接種区との生育初期の菌根形成率差が20ポイント以上ないと，接種による増収効果は期待できない（Lekberga and Koide, 2005）．そのため，後述する方法により事前に接種菌の感染源の

密度を計測し，感染源の密度の高い AM 菌資材を用いるか，密度が低い場合には接種量を増やす必要がある．

接種方法が接種菌の分布を決定する．接種方法は大まかに，圃場へ直接 AM 菌を接種する圃場接種と，AM 菌資材を入れた土壌で植物を育苗した後移植する育苗接種，に分類される．圃場接種は，さらに，種子や挿し穂の下に接種する局所接種，溝を作って帯状に接種する溝接種，土壌表層に広く散布する表層接種，種子を資材でコーティングする種子コーティング，資材と発芽処理した小さな種子をメチルセルロースなどでスラリー状にするスラリー接種，直径 1 cm ほどのペレット状にした資材の周りに小さな種子を付着させて接種するペレット接種，に分類される（Ferguson and Menge, 1986; Hayman et al., 1981; Oliveira et al., 2016）．播種時の局所接種で深さを比較した報告から，土壌の深い位置に比べ浅い位置，つまり，種子の近くに接種することで，接種効果が上昇することが明らかになっている（Frank et al., 1987; Petgen 1998; Sieverding, 1985; Wu and Zou, 2012）．また，表層接種や溝接種，種子コーティング，ペレット接種に比べ，種子直下への局所接種のほうが AM 菌の菌根形成率を増加させる（Afek et al., 1990; Baltruschat, 1987; Oliveira et al. 2016; Oliveria and Sanders, 2000）．これらの報告は，根と AM 菌との遭遇率の増加が重要であること，を示唆している．一方，Hayman et al.（1981）は，スラリー接種が，種子コーティング，溝接種，表層接種，局所接種に比べ乾物を増加させることを報告している．AM 菌の胞子発芽には一定の水分が必要であり，スラリー接種では発芽した種子が用いられるため，AM 菌が根に菌根形成できる確率が増加するのだろう．そのため，種子サイズの小さい牧草や野菜においては，スラリー接種が有効であると考えられる．今後，種子サイズの大きい作物などにおいても，催芽した AM 菌の胞子と種子を同時に圃場に蒔けるような新たな圃場接種方法の考案が期待される．

育苗接種では，植物の移植時に接種菌を十分定着させることができれば，接種効果が期待できる．実際，移植時の接種に比べ，育苗時から接種することで，菌根形成率と乾物は増加する（Charron et al., 2001）．育苗期間の長い樹木などを用いた緑化に関わる既往論文のメタ解析においても，圃場接種より育苗接種のほうがわずかに菌根形成率と乾物の増加効果が高い（Maltz and Treseder, 2015）．また，育苗期間が長い，いくつかの園芸作物では，低リン条件で育苗接種により収量が増加するため，リン酸の減肥が可能である（Al-Karaki, 2006; Douds et al., 2017; Estaún et al., 2003; Sorensen et al., 2008; Tawaraya et al., 2012）．さらに，育苗接種においては，土壌と AM 菌資材への灌水により播種前から温室内で AM 菌を培養し，その土壌に播種し育苗すると，苗の菌根形成率は増加する（Douds et al., 2016）．今後，育苗期間の長い植物に接種する際には，このような技術を組み合わせることで，さらに AM 菌の菌根形成率と接種効果を増加できる可能性がある．一方，AM 菌胞子から植物への菌根形成には最低でも 10 日はかかるため（Douds et al., 2016），育苗期間を十分設けることができない場合には，育苗接種は推奨できない．実際，ダイズの育苗期間は 10 日前後と短く，育苗期間内に接種菌がダイズに十分菌根形成しないため，育苗接種に比べ圃場接種の接種効果が高い（Koyama et al., 2018）．

これまで圃場条件で接種方法を比較した報告例は 6 報（Afek et al., 1990; Baltruschat, 1987; Hayman et al., 1981; Koyama et al., 2018; Oliveria and Sanders, 2000; Sieverding, 1985）しかなく，その内，接種による乾物や収量の増加が認められたのは 4 報のみ（Afek et al., 1990; Hayman et al., 1981; Koyama et al., 2018; Oliveria and Sanders, 2000）である．今後，化学物質の投与や休眠打破による催芽処理を組み合わせた新たな接種方法の考案（Saito and Marumoto, 2002）と，その手法の圃場での実証試験が望まれる．

5. 土着菌と AM 菌資材の感染源の密度を評価する方法

AM 菌の感染源の密度の推定には，段階希釈した土壌もしくは AM 菌資材に宿主を栽培し，それぞれの希釈系列の根への AM 菌菌根形成の有無から最尤推定する方法（Most Probable Number 法，最確値法）（Adelman and Morton, 1986; Porter, 1979）が最も頻繁に用いられている．しかし，準備に非常に手間と労力を要するため，宿主植物を一定期間栽培した後の菌根形成率から推定する方法（Mean Infection Percentage 法，MIP 法）（Moorman and Reeves, 1979）や，宿主植物を 2 週間栽培した時に形成される IU の総数を計測する方法（IU 法）（Franson and Bethlenfalvay, 1989）も用いられている．IU 法において，ポット内のすべての感染源を数え上げるためにはポット内を宿主の根で満たす必要があり，実験条件の設定が必ずしも簡単ではない．そのため，近年，単位根長あたりに形成される IU 数（IU 密度）が感染源の密度の指標として提案された（Ohtomo et al., 2018）．しかし，いずれの手法においても植物を用いる必要があり，用いる植物や栽培環境により AM 菌による菌根形成が異なることから，実験間の比較に用いることはできない．将来，AM 菌の純粋培養系を確立し，この技術を応用することで，植物体を用いずに AM 菌の感染源の密度を推定する方法が発明されることを期待する．

6. AM 菌の胞子発芽を決定する土壌要因

AM 菌の胞子は植物の存在とは独立に発芽する（Giovannetti et al., 2010）．菌株が単離された土壌の温度や pH も発芽に影響を及ぼす可能性があるが，AM 菌の胞子の発芽に影響する基本的な土壌要因として土壌の温度，水分，pH，有機･無機養分条件が実験的に示唆されている．まず，菌種によってその発芽最適温度域（適温域）は異なる（第1表）．*Ac. laevis* の適温域は 15-25℃であり（Tommerup, 1983），*Gl.* spp. の適温域は 20-25℃である（Daniels and Trappe, 1980; Graham, 1982; Tommerup, 1983; Schenck et al., 1975）．一方，*Gi.* spp. の適温域は，*A.* spp. と *Gl.* spp. に比べ広く高い傾向にある．*Gi. calospora* の適温域は 20-30℃，*Gi. coralloidae* の適温域は 20-35℃，*Gi. gigantea* の適温域は 20-30℃，*Gi. heterogam* と *Gi. marigarita* の適温域は 25-35℃である（小林 , 1988; Koske, 1981; Tommerup, 1983; Schenck et al., 1975）．しかし，*Gi. gigantea* は 15℃以下，*Gi. heterogama* と *Gi. marigarita* は 20℃以下では全く発芽しない（小林 , 1988; Koske, 1981; Shenck et al., 1975）．上に挙げた例は，限られた AM 菌株を用いた試験であり，同じ AM 菌種でも採取された場所や気候が異なれば発芽最適温度域が異なる可能性はあるが，少なくとも AM 菌種あるいは菌株によって発芽最適温度域が異なることを示している．そこで，事前に接種予定の植物の発芽温度との相性を確認する必要がある．そして，天気予報の確認や土壌温度の計測により，適温域のときに AM 菌資材を接種することで，接種菌の初期菌根形成を向上できる可能性がある．

一方，発芽に必要な土壌水分条件に AM 菌種間で明確な差はないが，降雨により土壌水分が変動する場合，AM 菌資材の感染源の密度は低下する．*Gl. caledonium*，*Gi. calospora*，*Ac. laevis* の胞子発芽は，永久萎凋点近い -1400kPa 以下であると急激に抑制されるが，それ以上では差がない（Tommerup, 1984）．また，*Gi. gigantea* の発芽は -1000kPa で 0％近くになるが，それ以上では回復し（Koske, 1981），*Gl. epigaeus* の発芽は圃場容水量以上であれば差がなく，圃場容水量以下では乾燥に伴い低下する（Daniels and Trappe, 1980）．植物の生育に必要な程度に湿っていれば，土壌水分は胞子の発芽に影響を及ぼさないようである．しかし，一度，胞子が発芽すると，*Ac. laevis* の発芽管の乾燥に対する耐性は急速に低下するが，*Sc. calospora* の発芽管は 11 週間感染能を維持する（Jasper et al., 1993）．そのため，圃場接種において雨が断続的に降る場合には，用いる種によって接種菌が定着しにくくなると予想される．温度と同様に天気予報の確認や土壌水分の計測により，適切な時期に AM 菌資材を接種することが重要である．

温度と同様に菌種によってその発芽最適 pH 域は異なることが実験的に示唆されている（第 2 表）．*Ac. laevis* の胞子発芽は酸性よりで高く，pH7.0 以上で胞子発芽は著しく小さい（Hepper, 1984）．一方，*Gi.* spp. と *Gl.* spp. の発芽最適 pH 域は広く，*Gi.* spp. の胞子発芽は pH6.0 前後で，*Gl.* spp. は pH7.5 前後で高くなる（Daniels and Trappe, 1980; Douds, 1997; Green et al., 1976; 小林 , 1988; Siqueira et al., 1982）．*Gl.* spp. の中でも，*Gl. manihotis* は酸性土壌に強いことが報告されている（Clark, 1997）．ゆえに，用いる AM 菌資材の発芽最適 pH 域と施用予定の土壌 pH との相性を事前に把握し，場合によっては苦土石灰などにより pH を矯正しておく必要がある（Siqueira et al., 1984）．

in vitro の実験により，グルコース，フルクトース，スクロース，L- アラビノース，アスパラギン酸，コハ

第 1 表　それぞれの AM 菌種の胞子発芽最適温度域．

AM 菌種	発芽最適温度域（℃）								著者	年
	5	10	15	20	25	30	35	40		
Acaulospora laevis	nd						nd	nd	Tommerup	1983
Gigaspora calospora	nd						nd	nd	Tommerup	1983
Gigaspora coralloidae	nd	nd				nd		nd	Schenck et al.	1975
Gigaspora gigantea	nd	nd						nd	Koske	1981
Gigaspora heterogama	nd	nd				nd		nd	Schenck et al.	1975
Gigaspora marigarita	nd								小林	1988
Glomus caledonium	nd						nd	nd	Tommerup	1983
Glomus epigaeum						nd		nd	Daniels and Trappe	1980
Glomus epigaeum							nd	nd	Graham	1982
Glomus mosseae	nd	nd				nd		nd	Schenck et al.	1975

黒色が濃いほど発芽に適していることを示す．
引用文献をもとに著者が作成した．
nd はデータがないことを示す．

ク酸，リンゴ酸，ピルビン酸が *Gi. margarita* の胞子発芽を抑制することが報告されている（Siqueira et al., 1982）．したがって，堆きゅう肥や米ぬかや油かすなどの有機質肥料を施用する場合，これらの肥料から糖や有機酸が溶出し，AM 菌の胞子発芽が抑制される可能性がある．AM 菌資材と施用時期をずらす，C/N 比が低い有機質肥料を用いる，等の対策が必要である．

重金属や塩に汚染された土壌，酸性土壌においては，無機養分も胞子発芽を決定する要因となりえる（Lenoir et al., 2016）．重金属汚染された土壌において，無機養分の内，Mn と Zn が *Gl. mosseae* の胞子発芽を（Hepper and Smith, 1976），Cu，Mn，Zn が *Gl. caledonium* の胞子発芽を抑制する（Hepper, 1979）．塩に汚染された土壌において，NaCl 濃度の増加に伴い AM 菌の胞子発芽は抑制され（Estaun, 1990; Hirrel, 1981; Juniper and Abbott, 1993, 2006; Mcmillen et al., 1998），*Gl. mosseae* の胞子発芽に対してはイオンストレスより浸透圧ストレスの影響が大きいことが報告されている（Estaun, 1990）．酸性土壌においては，Al ストレスが問題となる．*Gi. spp.* と *Sc. spp.* のほとんどの種の胞子発芽は Al によって影響を受けないが，*Gl. spp.* においては *Gl. manihot* を除いて Al によって胞子発芽が抑制される（Bartolome-Esteban and Schenck, 1994; Clark, 1997）．したがって，これらの土壌において AM 菌資材を接種する場合には，用いる AM 菌の適応性を事前に把握する必要がある（齋藤，2014）．

なお，AM 菌の菌根形成は土壌のリン肥沃度の増加に伴って低下することが，広く知られている．しかし，AM 菌の胞子発芽や外生菌糸伸長に土壌溶液中のリン濃度は影響しないことが報告されており（小林，1988; Koske, 1981），この菌根形成率の低下には，土壌中のリン濃度ではなく植物根中のリン濃度が関与していることが解明されている（俵谷，1998）．

上記のように，特殊な土壌条件を除いて AM 菌の発芽に影響する土壌要因が温度，水分，pH に限られる可能性が実験的に示唆されている．それぞれの AM 菌の特徴を in vitro の実験などにより事前に確かめ，特徴を踏まえた施肥管理をおこない，適切な時期に AM 菌を接種することで，初期の接種菌の定着を向上できる可能性がある．

7. 接種効果に影響を及ぼす土壌要因に関わるメタ解析の再検証

AM 菌接種試験のメタ解析の結果から，圃場における接種効果は，土着菌の感染源の密度，土壌の有機物含量，pH，水分，窒素，リンの順に決定される，と考察された（Augé et al., 2015; Berruti et al., 2016; Hoeksema et al., 2010; Kaschuk et al., 2010; Lekberg and Koide, 2005; Pellegrino et al., 2015; Schütz et al., 2018; Zhang et al., 2018）．土着菌の密度は，5 つのメタ解析において，接種効果に影響を及ぼす要因として挙げられている（Berruti et al., 2016; Hoeksema et al., 2010; Kaschuk et al., 2010; Lekberg and Koide, 2005; Zhang et al., 2018）．特に，Lekberg and Koide（2005）は，土着菌の感染源の密度が高く，初期生育における土着菌による菌根形成率が 30％を超えると，接種効果が著しく小さくなることを報告している．また，フィールド試験に比べポット試験において接種効果は高い（Berruti et al., 2016; Hoeksema et al., 2010; Kaschuk et al., 2010; Lekberg and Koide, 2005; Zhang et al., 2018）．ポット試験では殺菌により土着の AM 菌を排除できるため接種効果が高くなると考え

第 2 表　それぞれの AM 菌種の胞子発芽最適 pH 域．

AM 菌種	発芽最適 pH											著者	年
	4	4.5	5	5.5	6	6.5	7	7.5	8	8.5	9		
Acaulospora laevis	■	nd	■	nd	▒	▒	▒	nd	▒	nd	nd	Hepper	1984
Gigaspora coralloidae	▒	nd	■	nd	▒	nd	▒	nd	▒	nd	□	Green et al.	1976
Gigaspora heterograma	▒	nd	▒	nd	■	nd	▒	nd	▒	nd	□	Green et al.	1976
Gigaspora marigarita	nd	▒	nd	nd	■	nd	nd	▒	nd	nd	nd	Siqueira et al.	1982
Gigaspora marigarita	▒	nd	▒	nd	■	nd	▒	nd	▒	nd	nd	小林	1988
Glomus epigaeum	nd	nd	▒	▒	▒	▒	■	▒	▒	▒	nd	Daniels and Trappe	1980
Glomus mosseae	nd	nd	▒	nd	▒	nd	■	nd	■	nd	□	Green et al.	1976
Glomus mosseae (INVAM156)	nd	nd	nd	nd	nd	nd	■	■	▒	nd	nd	Douds	1997

黒色が濃いほど発芽に適していることを示す．
引用文献をもとに著者が作成した．
nd はデータがないことを示す．

られており（Berruti et al., 2016; Kaschuk et al., 2010），土着菌の密度が接種効果に与える影響の高さを裏付けている．複数圃場を用いた接種試験で土壌の物理性，化学性，生物性を調べた研究においても，土着菌の密度が最も強い決定係数を持つ要因として選ばれる（Hamel et al., 1997; Niwa et al., 2018）．これらの報告から，接種効果を最も規定する要因は土着菌の密度だと考えられる．そのため，前述したように，栽培前歴および作業履歴の記録と土着菌の密度の計測により，土着菌の密度が小さいと予測される圃場でのみ，AM 菌資材を用いるべきである．

有機物は，4 つのメタ解析において，接種効果に影響を及ぼす土壌要因として考えられている（Augé et al., 2015; Pellegrino et al., 2015; Schütz et al., 2018; Zhang et al., 2018）．Pellegrino et al.（2015）は，接種効果を決定する 8 要因の内，土壌中有機物含量の因子寄与率が最も高いことを提示した．また，Schütz et al.（2018）は土壌中有機物含量と接種効果との有意な負の相関関係を示し，Augé et al.,（2015）は有機物施用により接種効果がなくなることを報告した．前述したように，土壌に糖や有機酸が残存していると胞子発芽は抑制される．また，世界の 233 のサイトの 4887 種の植物の AM 菌の菌根形成率のパターンを調べたメタ解析の研究では，土壌中の C/N 比が低いほど菌根形成率が高く，11.8 において最大となることが示された（Soudzilovskaia et al., 2015）．これらの結果から，有機物は接種菌の胞子発芽と初期定着を阻害することで，接種効果を低下させていると考えられる．一方で，有機物は接種菌の定着後にも接種効果に影響を及ぼす可能性がある．例えば，AM 菌の外生菌糸が，有機態リン酸を可給態化･吸収し，ネギの生育を向上することや（Sato et al., 2015），有機態窒素を吸収し，植物に輸送することが報告されている（Fellbaum et al., 2012; Hawkins et al., 2000）．そこで，今後，有機物が接種菌の定着と定着後に接種効果に及ぼす機構を分離して研究を進めれば，有機物と AM 菌資材の両方を有効に利用できる栽培技術の開発につながる可能性がある．

pH は，3 つのメタ解析において，接種効果に影響を及ぼす土壌要因として挙げられている（Pellegrino et al., 2015; Schütz et al., 2018; Zhang et al., 2018）．Pellegrino et al.（2015）は，接種効果を決定する 8 要因の内，土壌中有機物含量についで，pH の因子寄与率が高いことを報告している．また，Zhang et al.（2018）は，施肥，土性，および有機物含量は接種効果に有意な影響を及ぼさないが，pH は有意な影響を及ぼすこと，を報告している．特に，Schütz et al.（2018）と Zhang et al.（2018）の結果では，中性において接種効果が高い．前述したように，pH は胞子の発芽に関わる．一方で，pH はリンの動態にも密接に関わる（Barber, 1984; 上沢 , 1987）．有機物と同様に，pH が接種菌の定着と定着後に接種効果に及ぼす機構を分離して研究を進め，苦土石灰などにより適切に土壌 pH を管理することで接種効果を増加できるかもしれない．

窒素も，3 つのメタ解析において，接種効果に影響を及ぼす土壌要因として考えられている（Hoeksema et al., 2010; Pellegrino et al., 2015; Zhang et al., 2018）．Hoeksema et al.（2010）は，接種効果を決定する 9 要因の内，窒素施肥が接種効果を説明する上で重要であることを指摘している．また，Pellegrino et al.（2015）も同様に，接種効果を決定する 8 要因の内，土壌中有機物含量と pH に次いで，土壌中総窒素含量の因子寄与率が高いことを報告している．窒素は，胞子発芽に影響しないため，接種菌の定着後の養分吸収へ作用することで，接種効果に影響しているのだろう．

次いで，土壌中の水分条件が接種効果に影響を及ぼすと考えられる（Auge et al., 2015; Pellegrino et al., 2015; Schütz et al., 2018）．前述したように土壌水分の変動は胞子発芽に関与するため，接種菌の初期定着を安定させるためには灌水などによる適切な水分管理が重要である．しかし，メタ解析の結果では，乾燥気候地域において AM 菌資材を含む生物肥料の接種効果は高く（Schütz et al., 2018），乾燥が深刻になるほど AM 菌接種により気孔コンダクタンスは上昇する（Augé et al., 2015）．そのため，土壌水分は，接種菌の胞子発芽より接種菌定着後の水分吸収へ作用することで，接種効果に影響していると考えられる．

最後に，リンの接種効果への影響についてみてみる（Lekberg and Koide, 2005; Schütz et al., 2018; Zhang et al., 2018）．リンに関しては，メタ解析間で統一の結果が得られていない．Lekberg and Koide（2005）の報告では，土壌中の可給態リン濃度が低すぎても高すぎても効果は不明確になり，約 2mg P kg^{-1} から 20 mg P kg^{-1} の間で接種効果が認められる．同様に，Schütz et al.（2018）の報告では，土壌の可給態リン 15-25 kg P ha^{-1} の間で接種効果は最も高い．しかし，Zhang et al.（2018）の報告では，リン酸施肥も土壌中の可給態リン濃度も接種効果に有意な影響を及ぼさず，さらに，植物体リン濃度と接種効果との間にも有意な相関関係がない．

AM 菌が宿主植物のリン酸の吸収に大きく寄与していることは周知の事実であるにも関わらず，多くのメタ解析において，リンが接種効果に大きな影響を及ぼす要因として検出されていない．この理由としては，2 つ考えられる．まず，一つ目として，メタ解析に選ばれている報告が先進国や温帯に偏っていることが挙げられる（Pellegrino et al., 2015; Zhang et al., 2018）．先進国においては，連年のリン酸肥料施用により土壌のリン肥

沃度が高い（Lynch et al., 2011）．また，温帯は，熱帯に比べ風化が進みにくいため，リン肥沃度は高い（Rodriguez and Sanders, 2015）．そのため，メタ解析に選ばれる報告の多くが，相対的にリン肥沃度が高い地域でおこなわれた可能性がある．

2つ目に，メタ解析に用いられている可給態リンの評価法では，AM 菌が吸収するリンを評価できていない可能性が挙げられる．実際に，土壌および植物の組み合わせによっては，Olsen 法による測定値と実際の植物の反応とが対応していないとの指摘がある（Ae et al., 1993; 大谷ら , 1999）．そして，本総説で取り上げた報告の内，Lekberg and Koide（2005）と Zhang et al.（2018）では土壌の可給態リン酸測定法に Olsen 法が用いられた結果のみを用い，Schütz et al.（2018）でも結果のほとんどが Olsen 法に基づいている．AM 菌の外生菌糸が，有機態リン酸を可給化・吸収するという報告（Koide and Kabir, 2000; Sato et al., 2015）があることからも，今後，Chang and Jackson 法（Chang and Jackson, 1957）や Hedley 法（Hedley et al., 1982）などの逐次抽出法と AM 菌のリン吸収との関係を調べる必要があるのかもしれない．

また，Hoeksema et al.（2010）は非接種区の N/P 比が接種効果と正の相関関係があることを報告しており，窒素に対してリンが欠乏した個体（N/P 比 ＞ 16）はリンに対して窒素が欠乏した個体（N/P 比 ＜ 14）に比べ 2 倍の接種効果があることを報告している．この結果から，接種効果は単純に一つの養分に左右されているのではなく，植物体内の複雑な養分バランスに左右されていると考えられる．今後，このような視点に立った研究が増えることを期待する．

8. まとめと今後の研究指針の提案

本総説では，AM 菌の感染源の密度と分布，胞子発芽，接種効果に分割して考えることで，それぞれのステージにおいて重要な要因を絞り込んだ．

（1）土着菌と AM 菌資材の感染源の密度と分布

接種菌の感染源の密度と分布は，圃場の作業履歴や栽培前歴に左右される．特に，土壌表層から 30 cm 以内で大きく変化する．AM 菌資材の密度は作成・保存方法により決まり，分布は接種方法により決定する．メタ解析の結果において，土着菌の感染源の密度が接種効果を最も規定する要因であるため，両者の感染源の密度を事前に評価することが重要である．また，これまでに開発されてきた密度の評価手法は植物を用いる必要があるため，より簡便で植物を用いない手法の確立が望まれる．接種方法について，育苗期間の長い作物では，移植前に十分に接種菌を苗に定着させることができるため，育苗接種が効果的である．一方，圃場接種では，根と AM 菌との遭遇率の増加が重要である．そのため，今後，催芽処理を組み合わせた新たな圃場接種方法の考案が求められる．

（2）AM 菌の胞子発芽

胞子発芽の決定要因は，接種効果の決定要因に比べ，少ない．特殊な土壌条件（重金属や塩類集積土壌など）を除き，基本的に，温度，土壌水分，pH で決まる．メタ解析の結果においても，土壌水分，pH は重要な要因として挙げられる．事前に in vitro やポットを用いた実験により，用いる AM 菌資材の胞子発芽に最適な条件を明らかにしておく必要がある．そして，圃場に接種する際には，特徴を踏まえた施肥管理をおこない，天気予報などに基づき適切な時期に AM 菌を接種することで，初期の接種菌の定着を向上できる可能性がある．

（3）接種効果

メタ解析の結果から，接種効果は，土着菌の感染源の密度，土壌の有機物含量，pH，水分，窒素，リンの順に決定される，と考えられた．今後，これらの要因が異なる多数の圃場において接種試験を実施することで，事前の土壌診断から接種効果を予測できるようになるかもしれない．作物学では，実験計画法に基づき，仮説を立てて実験で調べる仮説演繹法によるアプローチが一般的に用いられるが，要因を絞り込む実験においては，臨床学などで用いられる，複数の観察事例から一般的な推論（仮説，理論）を導く帰納推測法のほうが適しているだろう．たとえば，Hamel et al.（1997）は，1 反復で接種区と非接種区の小さなプロット（5 個体一条植え）を栽培前歴や土壌の異なる 243 の圃場に設け，根系が小さく接種効果の高い植物リーキを栽培した．そして，植物の生育と感染率，土壌理化学性と物理性に関わる複数の要因を計測し，統計モデルにより土着菌の菌根形成能，可給態リン酸，土壌団粒構造が重要であることを指摘している．今後，Hamel et al.（1997）の実験のように，小さいプロットを複数圃場に設けた接種試験を実施し，メタデータを用いた解析をおこなうことで，事前の土壌診断から接種効果を予測できるようになるかもしれない．

これまで接種菌の定着指標として，菌根形成率が用いられてきた．しかし，接種菌が土壌のような培地とともに接種された場合，菌根形成率では，接種菌の定着によって菌根形成率が増加したのか，培地の何らかの作用によって土着菌による菌根形成率が増加したのか，を区別して評価できない．近年，遺伝子情報に基づき菌株レベルでの接種菌の圃場レベルでの追跡が可能となり，接種技術についての新たな研究が展開して

いる（Rodriguez and Sanders, 2015; Verbruggen et al., 2013; 横山ら, 2002）．そして，菌根形成率が変化しなくてもAM菌の構成比は変化すること（Schlaeppi et al., 2016）や，土着菌の内Generalistsが接種菌の定着を抑制していること（Niwa et al., 2018），リンが多くなると土着菌の菌根形成が低下するが接種菌は定着しやすくなること（Bender et al., 2019），などが明らかになってきた．今後，遺伝子情報を用いた菌叢解析を用いて接種菌の定着について調べることで，どのような条件のときに接種菌が定着するのかが，明らかになることを期待する．

一方，圃場において，接種菌の定着後，接種菌がどの養水分吸収に作用しているのかを調べることは非常に困難である．しかし，これまでに，AM菌との共生時にのみ発現するリン酸トランスポーター遺伝子が報告されている（Smith et al., 2003, 2004）．そのため，これらの遺伝子などの発現レベルが，菌根機能が発現していることを示す一つのマーカーとなりえる（小八重，2017; Garcia et al., 2016; Sawers et al., 2017）．将来的に，圃場で生育した作物における大規模なオミクス解析から，生育途中の植物から接種菌による収量改善効果を予測することも可能になるかもしれない．また，メタ解析の結果で，水分条件に関わらず，AM菌の接種により気孔コンダクタンスが上昇することが報告されている（Augé et al., 2015）．気孔コンダクタンスは植物体を非破壊的に計測できるため，圃場での活用が期待される．

また，第1図のように，宿主植物による養水分の吸収は，養水分・根・AM菌の外生菌糸の分布によって規定されると考えられる．しかし，これらのパラメータの計測には，非常に多くの労力を要する．著者の知る限り，これらのパラメータを圃場で詳細に計測した論文は，Mai et al.（2018）のみである．今後，根系やAM菌の外生菌糸の伸長速度を詳細に計測していくことで，両者の発達モデルを構築すれば，適切なリン施肥量とAM菌資材の投入量を予測できる可能性がある．将来的に，これらの研究を統合していくことで，接種菌の菌根形成から接種効果までの詳細なメカニズムが解明されると考えられる．

謝辞

本稿で紹介した研究の一部は，JST-ACCEL（グラント番号JPMJAC1403）の支援により行った．本稿を執筆するにあたり，東北大学の齋藤雅典名誉教授，北海道大学の江沢辰広准教授，農研機構の唐澤敏彦上級研究員と大友量上級研究員より貴重な意見をいただいた．ここに記し感謝申し上げる．

引用文献

Adelman, M., Morton, J. 1986. Infectivity of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi: Influence of host-soil diluent combinations on MPN estimates and percentage colonization. Soil Biol. Biochem. 18: 77-83.

Ae, N., Arihara, J., Okada, K., Yoshihara, T., Otani, T., Johansen, C. 1993. The role of piscidic acid secreted by pigeonpea roots grown in an alfisol with low-P fertility. In Randall, P.J., Delhaize, E., Richards, R.A., Munns, R. eds. Genetic Aspects of Plant Mineral Nutrituion. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. pp. 279-288.

Afek, U., Rinaldelli, E., Menge, J.A., Johnson, E.L.V., Pond, E. 1990. Mycorrhizal species, root age, and position of mycorrhizal inoculum influence colonization of cotton, onion, and pepper seedling. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 115: 938-942.

Akiyama, K., Matsuzaki, K.I., Hayashi, H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. Nature 435: 824-827.

Alexander, T., Toth, R., Meier, R., Weber, H.C. 1989. Dynamics of arbuscule development and degeneration in onion, bean, and tomato with reference to vesicular–arbuscular mycorrhizae in grasses. Can. J. Bot. 67: 2505-2513.

Al-Karaki, G.N. 2006. Nursery inoculation of tomato with arbuscular mycorrhizal fungi and subsequent performance under irrigation with saline water. Sci. Hort. 109: 1-7.

Augé, R.M., Toler, H.D., Saxton, A.M. 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.

Baltruschat, H. 1987. Field inoculation of maize with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi by using expanded clay as carrier material for mycorrhiza. J. Plant Dis. Prot. 94: 419-430.

Barber, S.A. 1984. Soil Nutrient Bioavailability: A Mechanistic Approach. Wiley Interscience, New York.

Bartolome-Esteban, H., Schenck, N.C. 1994. Spore germination and hyphal growth of arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil aluminum saturation. Mycologia 86: 217-226.

Bécard, G., Fortin, J.A. 1988. Early events of vesicular–arbuscular mycorrhiza formation on Ri T-DNA transformed roots. New Phytol. 108: 211-218.

Bender, S.F., Schlaeppi, K., Held, A., van der Heijden, M.G.A. 2019. Establishment success and crop growth effects of an arbuscular mycorrhizal fungus inoculated into Swiss corn fields. Agri. Ecosys. Environ. 273: 13-24.

Berruti, A., Lumini, E., Balestrini, R., Bianciotto, B. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungi as natural biofertilizers: let's benefit from past successes. Front. Microbiol. 6: 1559.

Bowles, T.M., Jackson, L.E., Loeher, M., Cavagnaro, T.R. 2016. Ecological intensification and arbuscular mycorrhizas: a meta-analysis of tillage and cover crop effects. J. Appl. Eco. 54: 1785-1793.

Bravo, A., Brands, M., Wewer, V., Dörmann, P., Harrison, M.J. 2017.

Arbuscular mycorrhiza-specific enzymes FatM and RAM2 fine-tune lipid biosynthesis to promote development of arbuscular mycorrhiza. New Phytol. 214: 1631-1645.

Brundrett, M.C. 2009. Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. Plant Soil 320: 37-77.

Chagnon, P.L., Bradley, R.L., Maherali, H., Klironomos, J.N. 2013. A trait-based framework to understand life history of mycorrhizal fungi. Trends Plant Sci. 18: 489-491.

Chang, S.C., Jackson, M.L. 1957. Fractionation of soil phosphorus. Soil Sci. 84: 133-144.

Charron, G., Furlan, V., Bernier-Cardou, M., Doyon, G. 2001. Response of onion plants to arbusucular mycorrhize 1. Effects of inoculation method and phosphorus fertilization on biomass and bulb firmness. Mycorrhiza 11: 187-197.

Clark, R.B. 1997. Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. Plant Soil 192: 15-22.

Cox, G., Sanders, F. 1974. Ultrastructure of the host-fungus interface in a vesicular-arbuscular mycorrhiza. New Phytol. 73: 901-912.

Daniels, B.A., Trappe, J.M. 1980. Factors affecting spore germination of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigaeus*. Mycologia 72: 457-471.

Delavaux, C.S., Smith-Ramesh, L.M., Kuebbing, S.E. 2017. Beyond nutrients: a meta-analysis of the diverse effects of arbuscular mycorrhizal fungi on plants and soils. Ecology. 98: 2111-2119.

Douds, D.D. 1997. A procedure for the establishment of *Glomus mosseae* in dual culture with Ri T-DNA transformed carrot roots. Mycorrhiza 7: 57-61.

Douds, D.D., Carr, E., Shenk, J.E., Ganser, S. 2017. Positive yield response of eggplant (*Solanum melongena* L.) to inoculation with AM fungi produced on-farm. Sci. Hort. 224: 48-52.

Douds, D.D., Galvez, L., Janke, R.R., Wagoner, P. 1995. Effect of tillage and farming system upon populations and distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Agri. Ecosys. Environ. 52: 111-118.

Douds, D.D., Nagahashi, G., Pfeffer, P.E., Kayser, W.M., Reider, C. 2005. On-farm production and utilization of arbuscular mycorrhizal fungus inoculum. Can. J. Plant Sci. 85: 15-21.

Douds, D.D., Nagahashi, G., Pfeffer, P. E., Reider, C., Kayser, W.M. 2006. On-farm production of AM fungus inoculum in mixtures of compost and vermiculite. Bioresour. Technol. 97: 809-818.

Douds, D.D., Nagahashi, G., Wilson, D.O., Moyer, J. 2011. Monitoring the decline in AM fungus populations and efficacy during a long term bare fallow. Plant Soil 342: 319-326.

Douds, D.D., Schenck, N.C. 1990. Cryopreservation of spores of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol. 115: 667-647.

Douds, D.D., Wilson, D.O., Seidel, R., Ziegler-Ulsh, C. 2016. A method to minimize the time needed for formation of mycorrhizas in sweet corn seedlings for outplanting using AM fungus inoculum produced on-farm. Sci. Hort. 203: 62-68.

Estaun, M.V. 1990. Effect of sodium chloride and mannitol on germination and hyphal growth of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. Agric. Ecosyst. Environ. 29: 123-129.

Estaún, V., Camprubi, A., Calvet, C., Pinochet, J. 2003. Nursery and field response of olive trees inoculated with two arbuscular mycorrhizal fungi, *Glomus intraradices* and *Glomus mosseae*. J. Am. Soc. Hort. Sci. 128: 767-775.

江沢辰広 2016. 土壌微生物が創る共生の世界－その先端的研究事例と農業への応用的研究展開2．第二，第三次技術革新が開くアーバスキュラー菌根共生研究－栄養共生機構・生態・ビジネス展望－. 土肥誌 87: 64-69.

Fellbaum, C.R., Gachomo, E.W., Beesetty, Y., Choudhari, S., Strahan, G.D., Pfeffer, P.E., Kiers, E.T., Bücking, H. 2012. Carbon availability triggers fungal nitrogen uptake and transport in arbuscular mycorrhizal symbiosis. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 109: 2666-2671.

Ferguson, J.J., Menge, J.A. 1986. Response of citrus seedlings to various field inoculation methods with *Glomus deserticola* in fumigated nursery soils. J. Am. Soc. Hort. Sci. 111: 288-292.

Frank, J.B., Petrovic, A.M., Mudge, K.W. 1987. Influence of inoculum placement depth on endomycorrhizal fungal infection and perennial ryegrass shoot growth. J. Am. Soc. Hort. Sci. 112: 282-286.

Franson, R., Bethlenfalvay, G. 1989. Infection Unit Method of arbuscular-mycorrhial propagule determination. Soil Sci. Soc. Am. J. 53: 754-756.

Garcia, K., Doidy, J., Zimmermann, S.D., Wipf, D., Courty, P.E. 2016. Take a trip through the plant and fungal transportome of mycorrhiza. Trends Plant Sci. 21: 937-950.

Genre, A., Chabaud, M., Balzergue, C., Puech-Pagès, V., Novero, M., Rey, T., Fournier, J., Rochange, S., Bécard, G., Bonfante, P., Barker, D.G. 2013. Short-chain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear Ca^{2+} spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. New Phytol. 198: 179-189.

Gianinazzi, S., Gollotte, A., Binet, M.N., van Tuinen, D., Redecker, D., Wipf, D. 2010. Agroecology: the key role of arbuscular mycorrhizas in ecosystem services. Mycorrhiza 20: 519-530.

Giovannetti, M., Avio, L., Sbrana, C. 2010. Fungal spore germination and pre-symbiotic mycelial growth - physiological and genetic aspects. In Koltai, H., Kapulnik, Y. eds., Arbuscular mycorrhizas: physiology and function. pp. 3-32.

Gosling, P., Hodge, A., Goodlass, G., Bending, G.D. 2006. Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. Agric. Ecosys. Environ. 113: 17-35.

Graham, T.H. 1982. Effect of citrus root exudates on germination of chlamydospores of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigaeum*. Mycologia 74: 831-835.

Green, N.E., Graham, S.O., Schenck, N.C. 1976. The influence of pH on the germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal spores. Mycologia 68: 929-934.

Hamel, C., Dalpé, Y., Furlan, V., Parent, S. 1997. Indigenous populations of arbuscular mycorrhizal fungi and soil aggregate stability are major determinants of leek (*Allium porrum* L.) response to inoculation with *Glomus intraradices* Schenck & Smith or *Glomus versiforme* (Karsten) Berch. Mycorrhiza 7: 187-196.

Hart, M.M., Antunes, P.M., Chaudhary, V.B., Abbott, L.K. 2018. Fungal inoculants in the field: Is the reward greater than the risk? Func. Eco. 32: 126-135.

Hawkins, H.J., Johansen, A., George, E. 2000. Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. Plant Soil 226: 275-285.

Hayashi, M., Niwa, R., Urashima, Y., Suga, Y., Sato, S., Hirakawa, H., Yoshida, S., Ezawa, T., Karasawa, T. 2018. Inoculum effect of arbuscular mycorrhizal fungi on soybeans grown in long-term bare-fallowed field with low phosphate availability. Soil Sci. Plant Nutri. 64: 306-311.

Hayman, D.S., Morris, E.J., Page, R.J. 1981. Methods for inoculating field crops with mycorrhizal fungi. Ann. Appl. Biol. 99: 247-253.

Hedley, M.J., Stewart, J.W.B., Chauhan, B.S. 1982. Changes in inorganic and organic soil phosphorus fractions by cultivation practices and by laboratory incubations. Soil Sci. Soc. Am. J. 46: 970-976.

Hepper, C.M. 1979. Germination and growth of *Glomus caledonius* spores: The effects of inhibitors and nutrients. Soil Biol. Biochem. 11: 269-277.

Hepper, C.M. 1984. Regulation of spore germination of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus *Acaulospora laevis* by soil pH. Trans. Br. Mycol. Soc. 83: 154-156.

Hepper, C.M., Smith, G.A. 1976. Observations on germination of *Endogone* spores. Trans. Br. Mycol. Soc. 66: 189-194.

Hirrel, M.C. 1981. The effect of sodium and chloride salts on the germination of *Gigaspora margarita*. Mycologia 73: 610-617.

Hoeksema, J.D., Chaudhary, V.B., Gehring, C.A., Johnson, N.C., Karst, J., Koide, R.T., Pringle, A., Zabinski, C., Bever, J.D., Moore, J.C., Wilson, G.W., Klironomos, J.N., Umbanhowar, J. 2010. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. Ecol. Lett. 13: 394-407.

IJdo, M., Cranenbrouck, S., Declerck, S. 2011. Methods for large-scale production of AM fungi: past, present, and future. Mycorrhiza 21: 1-16.

INVAM. 2017. Why does sporulation occur abundantly in pot cultures and more rarely in the field? https://invam.wvu.edu/methods/cultures/field-vs-pot-sporulation (2019/3/16閲覧)

Jackson, R.B., Canadell, J., Ehleringer, H.A., Mooney, O.E., Sala, O.E., Schulze, E.D. 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. Oecologia 108: 389-411.

Jasper, D.A., Abbott, L.K., Robson, A.D. 1993. The survival of infective hyphae of vesicular–arbuscular mycorrhizal fungi in dry soil: an interaction with sporulation. New Phytol. 124: 473-479.

Javot, H., Penmetsa, R.V., Terzaghi, N., Cook, D.R., Harrison, M.J. 2007. A *Medicago truncatula* phosphate transporter indispensable for the arbuscular mycorrhizal symbiosis. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 104: 1720-1725.

Jiang, Y., Wang, W., Xie, Q., Liu, N., Liu, L., Wang, D., Zhang, X., Yang, C., Chen, X., Tang, D., Wang, E., 2017. Plants transfer lipids to sustain colonization by mutualistic mycorrhizal and parasitic fungi. Science 356: 1172-1175.

Juniper, S., Abbott, L. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. Mycorrhiza 4: 45-47.

Juniper, S., Abbott, L.K. 2006. Soil salinity delays germination and limits growth of hyphae from propagules of arbuscular mycorrhizal fungi. Mycorrhiza 16: 371-379.

Kabir, Z. 2005. Tillage or no-tillage: Impact on mycorrhizae. Can. J. Plant Sci. 85: 23-29.

唐澤敏彦 2004. 輪作におけるアーバスキュラー菌根菌の動態と作物の生育に関する研究. 北海道農研研報 179: 1-71.

Kaschuk, G., Leffelaar, P.A., Giller, K.E., Alberton, O., Hungria, M., Kuyper, T.W. 2010. Responses of legumes to rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi: A meta-analysis of potential photosynthate limitation of symbioses. Soil Biol. Biochem. 42: 125-127.

Keymer, A., Pimprikar, P., Wewer, V., Huber, C., Brands, M., Bucerius, S.L., Delaux, P., Klingl, V., von Ropenack-Lahaye, E., Wang, T.L., Eisenreich, W., Dörmann, P., Parniske, M., Gutjahr, C. 2017. Lipid transfer from plants to arbuscular mycorrhiza fungi. eLife 6: e29107.

Klironomos, J.N., Hart, M.M. 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. Mycorrhiza 12: 181-184.

小八重善裕 2016. アーバスキュラー菌根共生のライフサイクルと機能. 土肥誌 87: 479-483.

小八重善裕 2017. アーバスキュラー菌根共生の圃場における機能・価値. 土肥誌 88: 258-264.

小林紀彦 1988. Gigaspora margarita 胞子の発芽に影響をおよぼす要因について. 土と微生物 31: 13-28.

Kobayashi, Y., Maeda, T., Yamaguchi, K., Kameoka, H., Tanaka, S., Ezawa, T., Shigenobu, S., Kawaguchi, M. 2018. The genome of *Rhizophagus clarus* HR1 reveals a common genetic basis for auxotrophy among arbuscular mycorrhizal fungi. BMC Genomics 19: 465.

Koch, A.M., Antunes, P.M., Maherali, H., Hart, M.M., Klironomos, J.N. 2017. Evolutionary asymmetry in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: conservatism in fungal morphology does not predict host plant growth. New Phytol. 214: 1330-1337.

Koide, R., Kabir, Z. 2000. Extraradical hyphae of the mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* can hydrolyse organic phosphate. New Phytol. 148: 511-517.

Koske, R.E. 1981. *Gigaspora gigantea*: observations on spore germination of a va-mycorrhizal fungus. Mycologia 73: 288-300.

Koyama, T., Katsuki, A., Suzuki, T. 2018. Response of soybean plants to two inoculation methods with arbuscular mycorrhizal fungus of *Glomus* sp. strain R-10 under field condition. Plant Prod. Sci.

Lalaymia, I., Cranenbrouck, S., Declerck, S. 2014. Maintenance and preservation of ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi. Mycorrhiza 24: 323-337.

Lanfranco, L., Fiorilli, V., Gutjahr, C. 2018. Partner communication and role of nutrients in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. New Phytol. 220: 1031-1046.

Lekberg, Y., Koide, R.T. 2005. Is plant performance limited by abundance of arbuscular mycorrhizal fungi? A meta-analysis of studies published between 1988 and 2003. New Phytol. 168: 189-204.

Lenoir, I., Fontaine, J., Lounès-Hadj Sahraoui, A. 2016. Arbuscular mycorrhizal fungal responses to abiotic stresses: A review. Phytochemistry 123: 4-15.

Lin, K., Limpens, E., Zhang, Z., Ivanov, S., Saunders, D.G.O., Mu, D., Pang, E., Cao, H., Cha, H., Lin, T., Zhou, Q., Shang, Y., Li, Y., Sharma, T., van Velzen, R., de Ruijter, N., Aanen, D.K., Win, J., Kamoun, S., Bisseling T., Geurts, R., Huang, S. 2014. Single nucleus genome sequencing reveals high similarity among nuclei of an endomycorrhizal fungus. PLoS Genet. 10: e1004078.

Lynch, J.P. 2011. Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. Plant Physiol. 156: 1041-1049.

Maeda, T., Kobayashi, Y., Kameoka, H., Okuma, N., Takeda, N., Yamaguchi, K., Bino, T., Shigenobu, S., Kawaguchi, M. 2018. Evidence of non-tandemly repeated rDNAs and their intragenomic heterogeneity in *Rhizophagus irregularis*. Comm. Biol. 1: 87.

Maherali, H. 2014. Is there an association between root architecture and mycorrhizal growth response? New Phytol. 204: 192-200.

Mai, W., Xue, X., Feng, G., Yang, R., Tian, C. 2018. Can optimization of phosphorus input lead to high productivity and high phosphorus use efficiency of cotton through maximization of root/mycorrhizal efficiency in phosphorus acquisition? Field Crops Res. 216: 100-108.

Maillet, F., Poinsot, V., André, O., Puech-Pagès, V., Haouy, A., Gueunier, M., Cromer, L., Giraudet, D., Formey, D., Niebel, A., Martinez, E.A., Driguez, H., Bécard, G., Dénarié, J. 2011. Fungal lipochitooligosaccharide symbiotic signals in arbuscular mycorrhiza. Nature 469: 58-63.

Maltz, M.R., Treseder, K.K. 2015. Sources of inocula influence mycorrhizal colonization of plants in restoration projects: A meta-analysis. Rest. Ecol. 23: 625-634.

Martín-Robles, N., Lehmann, A., Seco, E., Aroca, R., Rillig, M.C., Milla, R. 2018. Impacts of domestication on the arbuscular mycorrhizal symbiosis of 27 crop species. New Phytol. 218: 322-334.

McMillen, B.G. Juniper, Abbot, L.K. 1998. Inhibition of hyphal growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus in soil containing sodium chloride limits the spread of infection from spores. Soil Biol. Biochem. 30: 1639-1646.

Menge, J.A. 1982. Effect of soil fumigants and fungicides on vesicular-arbuscular fungi. Phytopathology 72: 1125-1133.

Moorman, T., Reeves, B. 1979. The role of endomycorrhizae in revegetation practices in the semi-arid west. II. A bioassay to determine the effect of land disturbance on endomycorrhizal populations. Am. J. Bot. 66: 14-18.

森田茂紀 1987. 根毛の形態と機能. 農業技術大系 土壌施肥編 第1巻 土壌と根圏II. 農文協, 東京. pp. 27-36.

Niwa, R., Koyama, T., Sato, T., Adachi, K., Tawaraya, K., Sato, S., Hirakawa, H., Yoshida, S., Ezawa, T. 2018. Dissection of niche competition between introduced and indigenous arbuscular mycorrhizal fungi with respect to soybean yield responses. Sci. Rep. 8: 2-5.

Oehl, F., Sieverding, E., Ineichen, K., Ris, E., Boller, T., Wiemken, A. 2005. Community structure of arbuscular mycorrhizal fungi at different soil depths in extensively and intensively managed agroecosystems. New Phytol. 165: 273-283.

Ohtomo, R., Kobae, Y., Morimoto, S., Oka, N. 2018. Infection unit density as an index of infection potential of arbuscular mycorrhizal fungi. Microbes Environ. 33: 34-39.

Oliveira, R.S., Rocha, I., Ma, Y., Vosátka, M., Freitas, H. 2016. Seed coating with arbuscular mycorrhizal fungi as an ecotechnologicalapproach for sustainable agricultural production of common wheat (*Triticum aestivum* L.). J. Toxicol. Environ. Health - Part A 79: 329-337.

Oliveria, A.A.R., Sanders, F.E. 2000. Effect of inoculum placement of indigenous and introduced arbuscular mycorrhizal fungi on mycorrhizal infection, growth, and dry matter in *Phaseolus vulgaris*. Trop. Agric. 77: 220-225.

大谷卓, 阿江教示, 山縣真人. 1999. 黒ボク土中のリン酸に対するキマメおよびラッカセイの特異的吸収・利用機構. 農環研報. 17: 55-123.

Pellegrino, E., Öpik, M., Bonari, E., Ercoli, L. 2015. Responses of wheat to arbuscular mycorrhizal fungi: A meta-analysis of field studies from 1975 to 2013. Soil Biol. Biochem. 84: 210-217.

Petgen, M. 1998. Einfluss unterschiedlicher Inokulationstiefen mit dem arbuskulären Mykorrhizapilz (In German). Vitis 37: 99-105.

Plenchette, C., Fortin, J.A., Furlan, V. 1983. Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility II. Soil fumigation induced stunting of plants corrected by reintroduction of the wild endomycorrhizal flora. Plant Soil 70: 211-217.

Rodriguez, A., Sanders, I.R. 2015. The role of community and population ecology in applying mycorrhizal fungi for improved food security. ISME J. 9: 1053-1061.

Porter, W. 1979. The 'Most Probable Number' method for enumerating infective propagules of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi in soil. Aust. J. Soil Res. 17: 515-519.

Ryan, M.H., Graham, J.H. 2018. Little evidence that farmers should consider abundance or diversity of arbuscular mycorrhizal fungi when managing crops. New Phytol. 220: 1092-1107.

齋藤雅典 2014. アーバスキュラー菌根菌接種技術の可能性. 日草誌. 59: 274-276.

Saito, M., Marumoto, T. 2002. Inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi: the status quo in Japan and the future prospects. Plant Soil. 244: 273-279.

Sanders, F.E., Sheikh, N.A. 1983. The development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in plant root systems. Plant Soil 71: 223-246.

Sato, T., Cheng, W., Tawaraya, K. 2018. Effects of indigenous and

introduced arbuscular mycorrhizal fungi on the growth of *Allium fistulosum* under field conditions. Soil Sci. Plant Nutri. 64: 705-709.

Sato, T., Ezawa, T., Cheng, W., Tawaraya, K. 2015. Release of acid phosphatase from extraradical hyphae of arbuscular mycorrhizal fungus *Rhizophagus clarus*. Soil Sci. Plant Nutri. 61: 269-274.

佐藤敏明, 鈴木源士 1995. 根と共生して作物を強くする菌根菌の活かし方―Dr. キンコンの効果と利用. 農文協, 東京. pp. 1-167.

Sawers, R.J. H., Svane, S.F., Quan, C., Grønlund, M., Wozniak, B., Gebreselassie, M.N., González-Muñoz, E., Chávez Montes, R.A., Baxter, I., Goudet, J., Jakobsen, I., Paszkowski, U. 2017. Phosphorus acquisition efficiency in arbuscular mycorrhizal maize is correlated with the abundance of root-external hyphae and the accumulation of transcripts encoding PHT1 phosphate transporters. New Phytol. 214: 632-643.

Schenck, N.C., Graham, S.O., Green, N.E. 1975. Temperature and light effect on contamination and spore germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Mycologia 67: 1189-1192.

Schlaeppi, K., Bender, S.F., Mascher, F., Russo, G., Patrignani, A., Camenzind, T., Hempel, S., Rilling, M.C., van der Heijden, M.G.A. 2016. High-resolution community profiling of arbuscular mycorrhizal fungi. New Phytol. 212: 780-791.

Schütz, L., Gattinger, A., Meier, M., Müller, A., Boller, T., Mäder, P., Mathimaran, N. 2018. Improving crop yield and nutrient use efficiency via biofertilization—a global meta-analysis. Front. Plant Sci. 8: 2204.

Sieverding, E. 1985. Influence of method of VA mycorrhizal inoculum placement on the spread of root infection in field-grown cassava. J. Agron. Crop Sci. 154: 161-170.

Sieverding, E. 1991. Vesicular-arbuscular mycorrhiza management in tropical agrosystems. GTZ. Eschborn, Germany. pp. 1-371.

Simon, L ., Bousquet, J., Lévesque, R.C., Lalonde, M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. Nature 363: 67-69.

Siqueira, J.O., Hubbell, D.H., Manhud, A.W. 1984. Effect of liming on spore germination, germ tube growth and root colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Plant Soil 76: 115-124.

Siqueira, J.O., Hubbell, D.H., Schenck, N.C. 1982. Spore germination and germ tube growth of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungusin vitro. Mycologia 74: 952-959.

Smith, S.E., Read, D. 2008. Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London. pp. 1-800.

Smith, S.E., Smith, F.A. 2012. Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. Mycologia 104: 1-13.

Smith, S.E., Smith, F.A., Jakobsen, I. 2003. Mycorrhizal fungi can dominate phosphate supply to plants irrespective of growth responses. Plant Physiol. 133: 16-20.

Smith, S.E., Smith, F.A., Jakobsen, I. 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.

Sorensen, J.N. Larsen, J. Jakobsen, I. 2008. Pre-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi increases early nutrient concentration and growth of field-grown leeks under high productivity conditions. Plant Soil 307: 135-147.

Soudzilovskaia, N.A., Douma, J.C., Akhmetzhanova, A.A., van Bodegom, P.M., Cornwell, W.K., Moens, E.J., Treseder, K.K., Tibbett, M., Wang, Y., Cornelissen, J. H. C. 2015. Global patterns of plant root colonization intensity by mycorrhizal fungi explained by climate and soil chemistry. Global Ecol. Biogeogr. 24: 371-382.

Sun, X.G., Bonfante, P., Tang, M. 2015a. Effect of volatiles versus exudates released by germinating spores of *Gigaspora margarita* on lateral root formation. Plant Physiol. Biochem. 97: 1-10.

Sun, J., Miller, J.B., Granqvist, E., Wiley-Kalil, A., Gobbato, E., Maillet, F., Cottaz, S., Samain, E., Venkateshwaran, M., Fort, S., Morris, R.J., Ané, J.M., Dénarié, J., Oldroyd, G.E. 2015b. Activation of symbiosis signaling by arbuscular mycorrhizal fungi in legumes and rice. Plant Cell 27: 823-838.

俵谷圭太朗 1998. アーバスキュラー菌根の形成機構と宿主リン栄養の影響. 土と微生物 51: 59-69.

Tawaraya, K. 2003. Arbuscular mycorrhizal dependency of different plant species and cultivars. Soil Sci. Plant Nutri. 49: 655-668.

Tawaraya, K., Hirose, R., Wagatsuma, T. 2012. Inoculation of arbuscular mycorrhizal fungi can substantially reduce phosphate fertilizer application to *Allium fistulosum* L. and achieve marketable yield under field condition. Biol. Fertil. Soils 48: 839-843.

Taylor, T.N., Remy, W., Hass, H., Kerp, H. 1995. Fossil arbuscular mycorrhizae from the Early Devonian. Mycologia 87: 560-573.

Thingstrup I, Rubaek G, Sibbesen E, Jakobsen I. 1998. Flax (*Linum usitatissimum* L.) depends on arbuscular mycorrhizal fungi for growth and P uptake at intermediate but not high soil P levels in the field. Plant Soil 203: 37-46.

Thirkell, T.J., Charters, M.D., Elliott, A.J., Sait, S.M., Field, K.J. 2017. Are mycorrhizal fungi our sustainable saviours? Considerations for achieving food security. J. Ecol. 105: 921-929.

Thompson, J.P. 1994. Inoculation with vesicular arbuscular mycorrhizal fungi from cropped soil overcomes long-fallow disorder of linseed (*Linum usitatissimum* L.) by improving P and Zn uptake. Soil Biol. Biochem. 26: 1133-1143.

Tisserant, E., Malbreil, M., Kuo, A., Kohler, A., Symeonidi, A., Balestrini, R., Charron, P., Duensing, N., Frei dit Frey, N., Gianinazzi-Pearson, V., Gilbert, L.B., Handa, Y., Herr, J.R., Hijri, M., Koul, R., Kawaguchi, M., Krajinski, F., Lammers, P.J., Masclaux, F.G., Murat, C., Morin, E., Ndikumana, S., Pagni, M., Petitpierre, D., Requena, N., Rosikiewicz, P., Riley, R., Saito, K., San Clemente, H., Shapiro, H., van Tuinen, D., Bécard, G., Bonfante, P., Paszkowski, U., Shachar-Hill, Y.Y., Tuskan, G.A., Young, J.P., Sanders, I.R., Henrissat, B., Rensing, S.A., Grigoriev, I.V., Corradi, N., Roux, C., Martin, F. 2013. Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 110: 20117-20122;

Tommerup, I.C. 1983. Spore dormancy in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Trans. Br. Mycol. Soc. 81: 37-45.

Tommerup, I.C. 1984. Effect of soil water potential on spore

germination by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. Trans. Br. Mycol. Soc. 83: 193-202.

Toth, R., Miller, R.M. 1984. Dynamics of arbuscule development and degeneration in a zea mays mycorrhiza. Ame. J. Bot. 71: 449-460.

上沢正志 1987. リン酸の動態と吸収. 農業技術体系 土壌施肥編 第1巻 土壌と根圏III. 農文協, 東京. pp. 7-12.

Verbruggen, E., van der Heijden, M.G.A., Rilling, M.C., Kiers, E.T. 2013. Mycorrhizal fungal establishment in agricultural soils: factors determining inoculation success. New Phytol. 197: 1104-1109.

Vosátka, M., Látr, A., Gianinazzi, S., Albrechtová, J. 2012. Development of arbuscular mycorrhizal biotechnology and industry: Current achievements and bottlenecks. Symbiosis 58: 29-37.

Wu, Q.S., Zou, Y.N. 2012. Evaluating effectiveness of four inoculation methods with arbuscular mycorrhizal fungi on trifoliate orange seedlings. Int. J. Agric. Biol. 14: 266–270.

横山和平, 立石貴浩, 河野伸之, 斉藤雅典, 丸本卓哉 2002. 接種菌をどのように検出識別するか？アーバスキュラー菌根菌の場合. 土と微生物 56: 103-108.

米山香織 2013. ストリゴラクトン生合成・分泌に及ぼす植物栄養の影響に関する研究. 植物の生長調節 48: 24-32.

Zhang, S., Lehmann, A., Zheng, W., You, Z., Rillig, M.C. 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi increase grain yields: a meta-analysis. New Phytol. 222: 543-555.

Zhu, J.M., Kaeppler, S.M., Lynch, J.P. 2005. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize. Funct. Plant Biol. 32: 749-762.

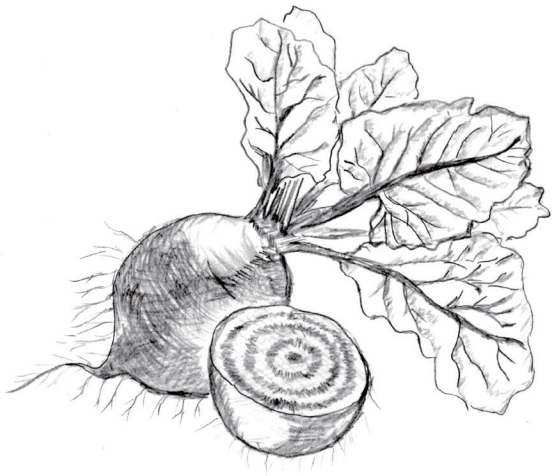
菜根譚　野菜の根の話（連載）

中野明正
農林水産省　農林水産技術会議事務局

4. ビートに合わせて

ビートという作物をご存じだろうか．この植物には色々な名前がある．ひとつは「砂糖大根」（サトウダイコン），根にショ糖（砂糖）を蓄積するためその名前がついた．おなじみの“ダイコン”はアブラナ科なので別の科（アカザ科）の植物である．砂糖産業としては「甜菜」（テンサイ）という名前が一般的である．ガーデニングをされる方は「スイスチャード」という名をご存知だろう．これもビートの一系統，和名を「西洋不断草」（セイヨウフダンソウ）といい，時期をずらしながらタネをまけば年中絶やさず栽培できる．庭を飾るのにつきづきしい．

ビート，学名は*Beta vulgaris*，原産地は地中海沿岸であり原産地が石灰質の土壌のためか，酸性土壌を嫌う．植物としての特徴は寒さに強く高緯度の地域で栽培されてきた．南のサトウキビに対して北のテンサイ．根を搾ってその汁を煮詰めて砂糖をとる．全世界の砂糖生産量のうち3割を占める．生産量1位はロシアでありボルシチを作るには欠かせない．日本では北海道を中心に栽培され，国内原料による日本の砂糖生産量の約75%を占める産業上も重要な品目である．



国産砂糖の消費が低下する中で，ビートについては新たな需要が注目されている．スポーツ医学に関する論文で，運動を始める2時間ほど前にビートジュースを飲むと，競技中の血圧が低く推移し，耐久力が増加する効果が確認された．これはビートジュースに多く含まれる硝酸イオンがNO（一酸化窒素）生成の基質となり，発生したNOの血管拡張作用の結果と考えられている．この結果は英国のアスリートに評判となり，日本にも波及しジュース用のビートの需要が増えた．その他，ビートジュース500mL（硝酸イオン530mg，ADIの2倍量）を飲むと高齢者の前頭葉の血流が促進され，認知症の改善も期待できるそうだ．

硝酸イオン（亜硝酸イオン）については，乳幼児に対して毒性があることは変わらないが，多くの国民に対しては摂取することにより健康に資するということであろう．つまり「硝酸イオン」が野菜を食べない理由にはならない．「硝酸イオン＝毒」は過去のものとなるだろう．場合によっては「硝酸イオン＝薬」でさえある．認識の変化には時間がかかるだろうが，疫学研究が積み重なりその効果とメカニズムがより詳細に明らかになりつつある．16世紀に活躍した医師パラケルススの知恵「毒か薬かを決めるのはその量である」がよみがえる．孔子の知恵「過てば則ち改むるに憚ること勿れ」もしかり．一方で「過ぎたるは猶及ばざるがごとし」でもある．事実を積み重ねつつスローなビートで．

参考文献
渡辺和彦，2018，肥料の夜明け，化学工業日報社．

連絡先 〒100-8950　東京都千代田区霞が関1-2-1
E-mail: anakano@affrc.go.jp

第 50 回記念根研究集会のお知らせ
50th Memorial Meeting of JSRR

記念すべき第 50 回根研究集会を 2019 年 11 月 23 日（土・祝）と 24 日（日）の 2 日間，名古屋大学豊田講堂シンポジオンにて開催します．総会、根研究学会各賞授賞式・受賞講演，一般講演に加え，50 回を記念した企画を学会役員と相談しつつ準備を進めています．当日は，“これまでの 50 回”を振り返るとともに，“これからの 50 回”について参加される皆様それぞれの思いをお寄せ頂き，根研究学会の未来を大いに語り合える場にしたいと考えています．今年は年に一度しか研究集会がございませんので，是非，この機会に多くの方々にご参加頂ければ幸いです．今後，本誌やホームページ，メーリングリストを活用し，詳細について随時ご連絡致します．

「根研究学会」の会員以外の方も発表・聴講可能です．大勢の方のご参加を心よりお待ちしております．

＜日　時＞　2019 年 11 月 23 日（土・祝）～ 24 日（日）

＜会　場＞　〒464-8601 名古屋市千種区不老町
名古屋大学東山キャンパス　豊田講堂シンポジオンホール
・交通アクセス　http://www.nagoya-u.ac.jp/access/index.html

＜プログラム概要（予定）＞

11 月 23 日（土）	13：00～14：00	総会
	14：00～16：00	受賞式・受賞講演
	16：00～18：00	第 50 回記念イベント Part I
	18：00～20：00	懇親会
11 月 24 日（日）	9：00～11：00	一般講演（ポスター発表）
	11：00～12：30	第 50 回記念イベント Part II
	12：30～13：30	昼食パーティー
	13：30～14：00	優秀発表賞受賞式・記念撮影

【詳細が決まり次第，根研究学会 HP（　http://www.jsrr.jp　）に随時掲載します】

第 50 回根研究集会実行委員会
山内 章（名古屋大学大学院生命農学研究科）
犬飼義明・仲田麻奈（名古屋大学農学国際教育研究センター）
平野恭弘（名古屋大学大学院環境学研究科）
TEL：052-789-4073 ／ FAX：052-789-4222 ／ inukaiy@agr.nagoya-u.ac.jp

Root Research 根の研究

編集委員長	小川　敦史	秋田県立大学生物資源科学部
副編集委員長	中野　明正	農林水産省農林水産技術会議事務局
	福澤加里部	北海道大学北方生物圏フィールド科学センター
編集委員	岩崎　光徳	農研機構・果樹茶業研究部門
	宇賀　優作	農研機構・次世代作物開発研究センター
	亀岡　　笑	酪農学園大学循環農学類
	唐澤　敏彦	農研機構・中央農業研究センター
	神山　拓也	宇都宮大学農学部
	辻　　博之	農研機構・北海道農業研究センター
	仲田(狩野)麻奈	名古屋大学大学院生命農学研究科
	松波　麻耶	岩手大学農学部
	松村　　篤	大阪府立大学大学院生命環境科学研究科
	南　　基泰	中部大学応用生物学部
	森　　茂太	山形大学農学部
	山崎　　篤	農研機構・九州沖縄農業研究センター

事務局　〒104-0033　東京都中央区新川 2-22-4　新共立ビル 2F
株式会社共立内　根研究学会事務局
Tel ：03-3551-9891
Fax：03-3553-2047
e-mail：neken2019@jsrr.jp

根研究学会ホームページ　http://www.jsrr.jp/

年会費　電子版個人 3,000 円，冊子版（＋電子版）個人 4,000 円，冊子版団体 9,000 円

根の研究　第 28 巻　第 2 号　2019 年 6 月 15 日印刷　2019 年 6 月 20 日発行
発行人：犬飼義明　〒464-8601　愛知県名古屋市千種区不老町
名古屋大学農学国際教育協力研究センター
印刷所：株式会社共立　〒104-0033　東京都中央区新川 2-22-4　新共立ビル 2F

Root Research

Japanese Society for Root Research

Review

Enviromental factors that determine responsiveness of plants to arbuscular mycorrhizal fungal inoculation

Takuya KOYAMA, Takumi SATO 23