



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	強酸性土壤に棲息するアーバスキュラー菌根菌：パイオニア植生を支える「化石的」絶対共生菌.
Author(s)	江沢, 辰広; 河原, 愛
Citation	生物科学, 63(4), 238-246
Issue Date	2012-04
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/48964
Type	journal article
File Information	seibutsukagaku63_4.pdf



強酸性土壌に棲息するアーバスキュラー菌根菌： パイオニア植生を支える「化石的」絶対共生菌

江沢辰広・河原愛

アーバスキュラー菌根菌は、ほとんどの陸上植物の根に共生し、土壌中の希薄なミネラルを供給することで植物の定着と生長を助けている。とくに強酸性土壌では、植物の根の伸長が阻害されるため、菌根菌との共生を通じた養分獲得は、植物の生存戦略の切り札と言える。本稿では、強酸性土壌に棲息するアーバスキュラー菌根菌の生態調査により得られた知見から、この生物の興味深い生態について紹介する。

キーワード：アーバスキュラー菌根菌、強酸性土壌、パイオニア植生、ススキ

「菌根 (mycorrhiza)」とは、「菌類 (myco-)」と「根 (rhiza)」との共生複合体を指す合成語である。菌根を形成する菌類 (菌根菌) の中でも、アーバスキュラー菌根菌 (arbuscular mycorrhizal fungi, 以下AM菌と略す) は、陸域生態系において最も普遍的に存在する菌根菌である (Smith & Read 2008)。AM菌は、Glomeromycota門に属するきわめて原始的な真核微生物 (糸状菌) で、およそ6億年前に子実菌や担子菌類から分岐し (Redecker *et al.* 2000)、植物との共進化を遂げている。

1. 4億年前に始まった菌類と植物との共生

AM菌様の微生物と植物との共生は、すでに4億年前のデボン紀に始まっていた証拠が原始的な植物の化石から見つかった (Taylor *et al.* 1995)。これは、リボソームRNA遺伝子の分子進化時計から推定されるAM菌の出現時期とも一致している (Simon *et al.* 1993)。その時期は、ちょうど海から陸に植物が進出し始めた時期に相当

し、貧弱な根しか持たなかった原始の陸上植物は、先に陸域に適応していたAM菌を利用して養水分を獲得することで、乾燥した環境に適応することができたと考えられている。現在でも大部分の陸上植物がこの菌と共生する能力を維持しているという事実 (Smith & Read 2008) は、AM菌との共生戦略が、その後の植物の進化の上でいかに重要なものであったかを物語っている。

AM菌と植物との共生で「通貨」の役割を果たしているのがリン酸である。土壌中に存在するAM菌の胞子は、植物の根から分泌される植物ホルモンの一種であるストリゴラクトンを手掛かりに感染し (Akiyama *et al.* 2005, Umehara *et al.* 2008)、皮層細胞内にこの菌の名前の由来となっている樹枝状体 (arbuscule) と呼ばれる特徴的な器官を形成する (図1)。AM菌は、植物への感染が成立すると、土壌中にも菌糸のネットワークを構築し、その菌糸から吸収したリン酸を樹枝状体まで運んだ後、植物体内へと放出する (Ezawa *et al.* 2002)。その一方で、植物からは対価として光合成産物 (主にブドウ糖) の供給を受ける (Solaiman & Saito 1997)。リン酸はDNAやRNA、細胞膜の構成成分として、また、エネルギー代謝などの生体反応において生物には欠かせない構成要素である。しかし、土壌中に豊富に存在する鉄イオン (Fe^{3+}) やアルミニウムイオン (Al^{3+}) は、リン酸と結合して難溶性の塩を形成するため、植物が吸

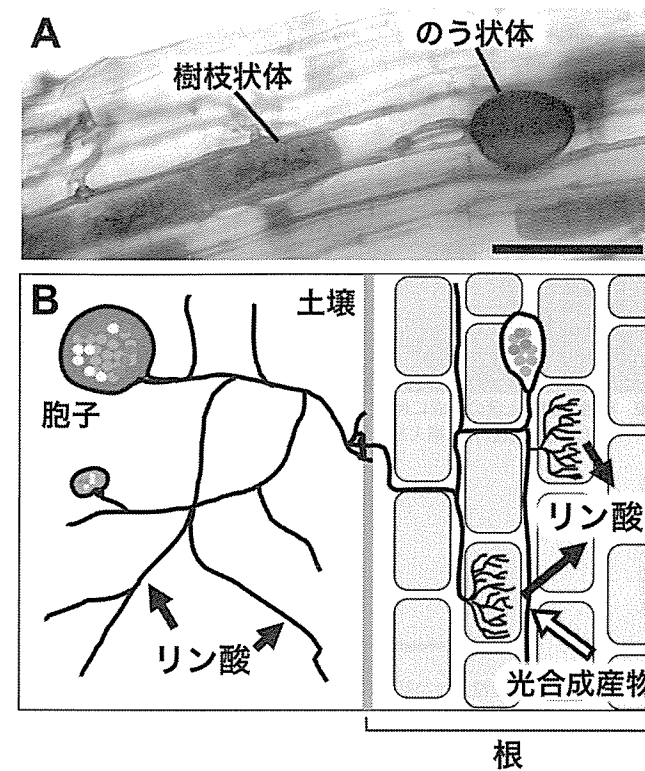


図1. アーバスキュラー菌根菌。A：トリパンブルーにより染色された菌根菌 (ダイズ根)。樹枝状体からはリン酸が放出される。のう状体にはエネルギー源であるリン脂質が貯蔵されている。スケールは200 μm 。B：宿主植物から光合成産物の供給を受ける代わりに、土壌からリン酸を吸収し、樹枝状体まで運んだ後、根のアポプラストに放出する。

収できるイオンとしてのリン酸の濃度は一般に低く、陸域生態系では常に生長の制限因子となっている。この菌が土壌中に形成する菌糸ネットワークは、希薄なリン酸を広範囲から集めるという機能を果たしており、長い進化の歴史の中で、植物がAM菌との共生を捨てなかった最大の原因であると考えられる。

一方、AM菌は植物との共進化の中で自立的に生きる能力を失い、炭素源を完全に生きた植物に依存する絶対活物栄養菌 (obligate biotroph) へと進化した。地球上で大繁栄している植物の根というきわめて安定なニッチ (niche) をAM菌が獲得する過程で、自立的に生きる能力を保持し続ける必要がなくなったものと推察される。この進化の過程で、どのような遺伝生理学的な変化がAM菌に起こったのかは現時点では分かっていないが、

人工培地上でAM菌だけの純粋培養ができないことは、この菌の遺伝システムや代謝メカニズム、生活環など、生物としての基本的な性質を知る上で大きな足かせとなっている。

2. 酸性硫酸塩土壌と植物生育

酸性土壌は様々な要因で生成し、世界中に広く分布しているが、その中で最もやっかいなのはパイライト (黄鉄鉱、主成分は FeS_2) の風化に伴って生成される酸性硫酸塩土壌である。マングローブ林の底質など河口域に堆積した生物遺体や火山性堆積物に由来するパイライトが、川の水位低下や干拓、土地改良などによって地表面に露頭すると、イオウ酸化菌や鉄酸化菌などの微生物の働きにより徐々に酸化が進み、最終産物として多量の硫酸が生じることで土壌pHが極端に低下する (上野2004)。ひとたび酸性硫酸塩土壌が形成されると、農地としての利用はおろか、植生の回復にさえ数十年を要するケースもある (図2)。酸性硫酸塩土壌は、とくに河川などを通じて

周囲の広範な生態系に深刻な影響を及ぼす。たとえば、オーストラリア東海岸一帯では、降雨などによる浸食で酸性硫酸塩土壌が海洋へ流出し、世界最大の珊瑚礁であるグレートバリアリーフの生態系を脅かしている (Powell & Martens 2005)。酸性硫酸塩土壌では、その強烈な酸性度のために浸食を防止するための緑化が困難であることも、問題をさらに深刻化させている。

土壌の酸性化は、植物にとって重大なストレスである。とくにpHが4.5以下に低下すると、土壌を構成する鉱物から多量の Al^{3+} が溶出して根端に集積し、根の伸長を著しく阻害する (Kochian *et al.* 2004) (図3)。同時に Al^{3+} は、(前述のように) リン酸イオンを捕捉してしまうために、酸性土壌では植物が吸収できるリン酸の濃度が極端に低い。一般に、植物はリン酸欠乏を察知すると、根

Ezawa Tatsuhiko & Kawahara Ai : Arbuscular mycorrhizal fungi in strong acidic soil : the 'fossil' obligate biotrophs that play an essential role in the establishment of pioneer vegetation.
〒060-8589 札幌市北区北9条西9丁目
北海道大学大学院農学研究院
E-mail : tatsu@res.agr.hokudai.ac.jp

の分岐(側根形成)を促進して根域を広げ、土壌からのリン酸獲得効率を高めようとするが、根の伸長が阻害される酸性土壌では、このシステムもうまく機能しない。このように、酸性土壌では複数のストレス要因が相乗的に作用して、植物の定着や生長が著しく制限される(Kochian *et al.* 2004)。ところが、実際のフィールドに行ってみると、pH 4を下回るような強酸性土壌にも定着しているパイオニア植物が観察できる。

3. 強酸性土壌のパイオニア植生と菌根共生

極端な酸性土壌における植物の定着機構は、基礎生物学の側面だけでなく、緑化修復技術への応用の側面からもきわめて興味深い。ユーラシア大陸~東南アジア帯に広く分布するススキは耐酸性が高く(Kayama 2001)、酸性土壌の典型的なパイオニア植物である。筆者らの行った北海道(亜寒帯)から沖縄(亜熱帯)に至る酸性硫酸塩土壌のフィールド調査でも、ススキは普遍的に観察される唯一のパイオニア種であった(An *et al.* 2008)(図2および図4)。酸性土壌のパイオニア植生には、共生窒素固定を行うマメ科やアケチノリザル植物などもススキと共に観察されることが多い。しかし、両者の分布する土壌のpHを調べてみると、マメ科のパイオニアであるハギ類に比べてススキはより低いpHの土壌に適応する能力があることが伺える(Maki *et al.* 2008)(図5A)。興味深いことに、強酸性土壌では、程度の差はあれススキやハギは例外なくAM菌と共生していた(図5B)。さらに、ススキの分布下限付近のpHにおいても、菌根形成率(全根長に

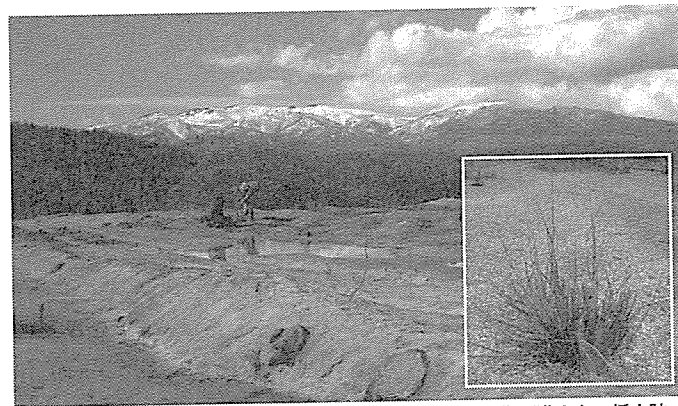


図2. 酸性硫酸塩土壌の生成に伴い、20年以上植生の回復が進まない採土跡地(北海道蘭越町)。挿入写真は酸性硫酸塩土壌に定着しているススキ。

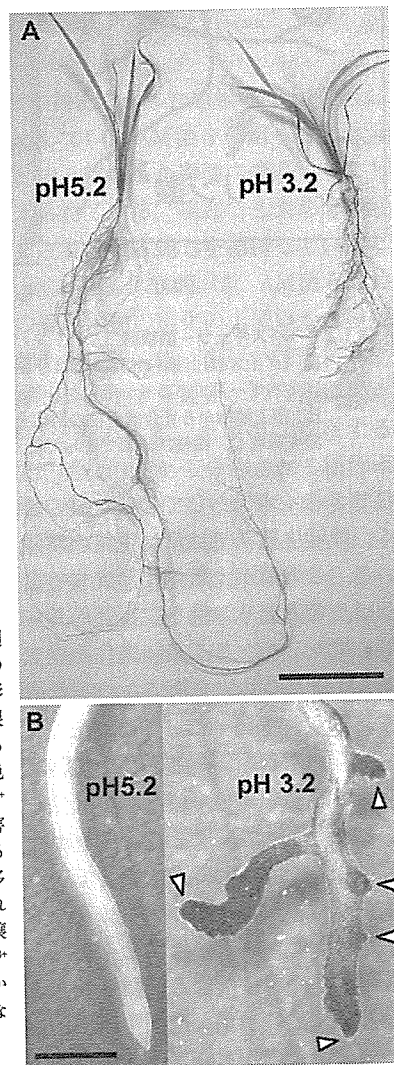


図3. ススキ根が受ける酸性傷害。酸性硫酸塩土壌(pH 3.2)および炭酸カルシウムによる中和土壌(pH 5.2)を滅菌後、AM菌 *Glomus* sp. RF1を2,000孢子 pot^{-1} 添加してススキ(10個体 pot^{-1})を13週間栽培した。A: ススキ根の伸長に及ぼす土壌pHの影響。スケールは5 cm。B: 根端をヘマトキシリン染色すると、 Al^{3+} 集積部分は濃紫色に染色される(矢印)。 Al^{3+} 集積により根端の伸長阻害と側根形成が繰り返されるため、根の先端付近には多数の短い根原基が形成される。AM菌接種は酸性土壌における根伸長阻害や Al^{3+} 集積に影響を及ぼさなかった(データは示していない)。スケールは2 mm。

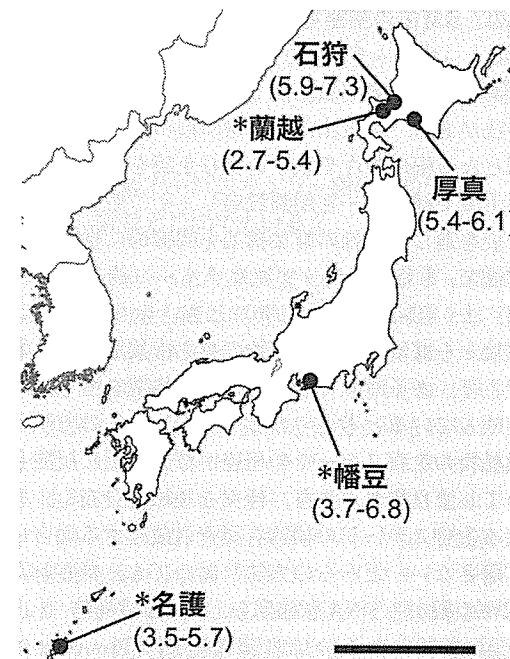


図4. ススキ植生下のアーバスキュラー菌根菌広域生態調査地。カッコ内は調査地に自生するススキ根圏から採取した土壌サンプルのpH範囲。*印は酸性硫酸塩土壌が分布している調査地。スケールは500km。An *et al.* (2008)を改変。

占めるAM菌の感染した根の割合)の明確な低下は認められなかったことから、AM菌の生存限界pHは宿主植物のそれよりもさらに低いところにあることが示唆された。

実際、強酸性土壌から分離したAM菌を接種してススキを栽培してみると、弱酸性土壌(pH 5.2)ではAM菌がいなくてもススキは十分に生長することができるのに対し、強酸性土壌(pH 3.2)で持続的に生長するためには、強酸性土壌由来のAM菌との共生が必須であった(図6)。また、同時に比較試験した畑土壌由来のAM菌は、強酸性環境ではまったく機能しなかったことから、AM菌の耐酸性には明確な種間差があることもわかった。耐酸性AM菌と共生してもススキの根が受ける Al^{3+} 傷害は緩和されないことから(図3)、強酸性土壌では、AM菌の菌糸がまさに「根の代役」を果たし、宿主の生存を支えていると言える。

一般に、土砂の採取などにより表土がはぎ取られた後の土壌では、AM菌の感染源(=孢子)の

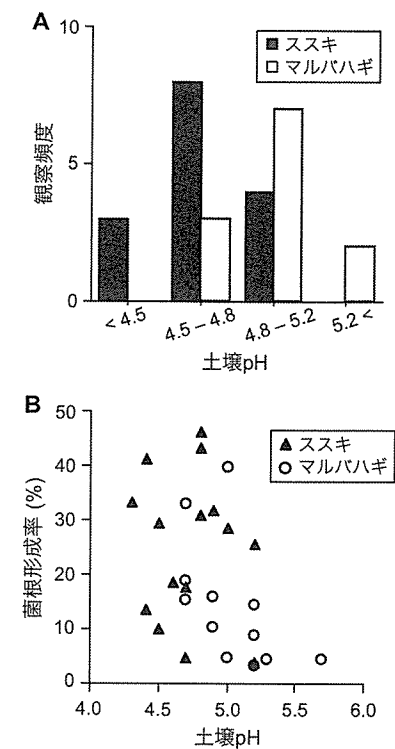


図5. 愛知県幡豆町採土跡地に定着しているパイオニア植物の根圏土壌pH(A)と菌根形成率(B)。調査地内に点在するススキおよびマルバハギの根圏土壌および根を無作為に採取し、土壌pHを測定すると共に根をトリパンブルー染色してアーバスキュラー菌根形成率を測定した。Maki *et al.* (2008)を改変。

存在量が少なく、その分布も不均一であることが、パイオニア植生の菌根形成率にばらつきが大きいことから示唆される(図5B)。したがって、強酸性土壌の緑化修復の際には、耐酸性AM菌を外部から導入することで、感染源の密度を高め、被覆植物の生存や定着率の向上が図れるものと期待される。しかし、微生物生態学のセオリーからすると、実験室ベースで分離・選抜された菌株が、実際に気候や土質の異なる様々な環境において「ユニバーサル」に効果を発揮するとは考えにくく、むしろ異なる環境にはそこに適した土着の微生物群集が成立し、導入された菌はそれら土着菌群との競争に勝てないとするのが自然である。そこで、強酸性土壌の緑化修復にAM菌を利用するための基礎的知見を得る目的で、強酸性土壌に棲息するAM菌群集の特徴を調べることにした。

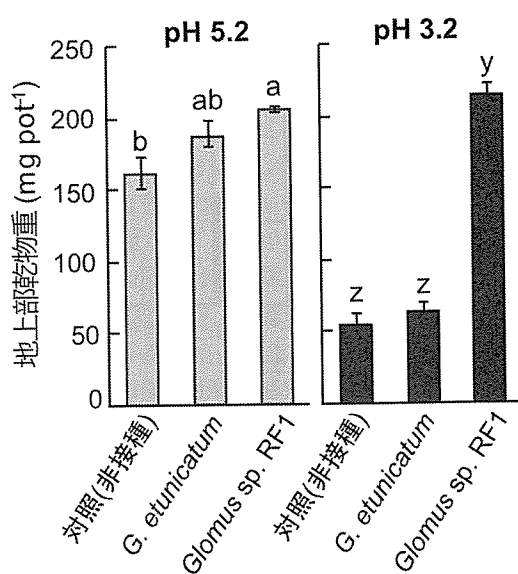


図6. 強酸性土壌におけるススキの生長に及ぼすアーバスキュラー菌根共生の重要性と菌根菌耐酸性の種間差。酸性硫酸塩土 (pH 3.2) および炭酸カルシウムによる中和土壌 (pH 5.2) を滅菌後、酸性感受性菌 *Glomus etunicatum* または耐酸性菌 *Glomus sp. RF1* を 2,000 胞子 pot⁻¹ 接種してススキ (10 個体 pot⁻¹) を 13 週間栽培した後、地上部乾物重を測定した。

4. アーバスキュラー菌根菌の広域生態—研究法と課題

AM菌の群集構造(種分布)を決める環境要因について、同一手法を用いて広域調査を行った研究はほとんどない(Öpik *et al.* 2006)。その理由の一つとして、AM菌の持ついわゆる「生態的宿主特異性(選択性)」の存在があげられる。AM菌は、地球上に200種程度存在すると推定されているが、いくつかの植物種とAM菌種を組み合わせで一対一で接種するような実験環境においては、この菌は明確な宿主特異性を示さない(Smith & Read 2008)。しかし、実際のフィールドでは、同一地域内でも植物種が異なると、その根に共生しているAM菌の群集構造が異なる例が多数、報告されている(Smith & Read 2008)。そのため、AM菌の種分布を決める物理化学的な環境因子を明らかにするためには、生物学的因子である「宿主植物種」を固定した調査を行うことが理想である。その点、分布域が広く、広範な土壌環境に適応できるス

スキは、AM菌の生態を知る上で格好の宿主植物である。

実際の生態調査法としては、大きく間接法と直接法がある。間接法は、植物の根の周囲から感染源となる根の断片や胞子を含む土壌を採取し、その土壌で植物を一定期間栽培し、そこから収穫した根を通じて現地の群集構造を間接的に推定する方法で、「土壌トラップカルチャー(釣り上げ栽培)法」(Bever *et al.* 1996)ともいう。直接法は、現地から採取した対象植物の根を直接調べるものであり、ある時点での現地の群集構造を最も良く反映していると考えられる。しかし、この方法では植物の生育ステージの相違が群集構造に反映されてしまう恐れがあり、様々な地域に分布し、異なる生育ステージの植物を調査対象にする場合には適さない。どちらの方法においても、得られた植物の根からDNAを抽出し、AM菌特異的(Lee *et al.* 2008)あるいは真菌特異的(Trouvelot *et al.* 1999)なPCRプライマーを用いてAM菌のリボソームRNA遺伝子の一部を増幅後、クローンライブラリーを作製して多数のクローンの塩基配列を決定するか、最近では次世代シーケンシング法により、一気に大量の塩基配列の解析を行うこともある。ここにデータベースから取得したAM菌既知種の配列情報を加えて系統解析を行い、操作上の分類単位(operational taxonomic unitまたはphylotype〈ファイロタイプ〉、どちらも同義)を規定する。実際に根からすべてのAM菌を分離して形態などの情報を合わせて種同定することができないので、このようにコンピューター上で塩基配列の相同性に基づいて決められたバーチャルな種(分類単位)を後の解析に用いるのが現在の一般的な手法である。

なお、これまでに各国のカルチャーコレクションにおいて増殖維持されているAM菌については、リボソームRNA遺伝子などの塩基配列に基づいた分類体系の再編成が進められているものの(Schubler & Walker 2010)、分子生態学的手法の発達と普及に伴い、DNA断片でしか存在が確認できない分類群も増加し続けている。これらの分類群では、胞子を(ほとんど)形成しないことも分離を困難にしている理由の一つと推測されている

が(Rosendahl私信)、これら「存在が予見されている未分離菌」を分離してカルチャーコレクションの充実を図ることは、今後のこの分野の重要なミッションの一つであろう。

5. 耐酸性アーバスキュラー菌根菌の生態—実はどこにでもいる？

筆者らが行った生態調査では、亜寒帯～亜熱帯の酸性硫酸塩土壌の調査地に加え、対照として非酸性土壌(日本国内では一般にpH 5以上の弱酸性域)の調査地も選び(図4)、それぞれに自生しているススキ12～15個体の根圏土壌を採取して、土壌トラップカルチャーを行った。ススキの根から抽出したDNAを鋳型に増幅したAM菌のリボソームRNA遺伝子を1,000クローン以上解読し、調査地全体から合計で23のファイロタイプを規定した(図7)。まずは地理的要因との関係を調べるために、各調査地間の直線距離と群集構造の類似度(Chao's Sørensen類似度指数)との相関解析を行ったが、両者の間にはまったく相関が認められなかった(図8)。地理的な距離の他に緯度や気候変数(年間降水量や年平均気温など)についても同様の解析を行ったものの、これらの環境変数と群集構造との間にやはり有意な相関は認められなかった。これらのことは、AM菌の種分布に地理的要素はほとんど影響しないことを示唆しており、気候帯の影響を強く受ける植生分布とはかなり様相を異にする。

調査地単位の解析では有意な環境変数を見出せなかったため、以後は調査地の境界を取り払い、個々の土壌サンプルのpHやリン酸、窒素、炭素含量などの化学的性質を環境変数として、各AM菌ファイロタイプの出現頻度との関係について多変量解析を行った。このとき用いた解析法は、正準対応分析(canonical correspondence analysis)といい、多くの環境変数の中から種の分布に強く影響する(有意な相関関係を示す)ものを抽出する方法である。すると、予想通り土壌pHは、ファイロタイプの分布に最も強く影響する環境因子であるとの結果が得られた($P = 0.002$)。また、各土壌サンプルのpHとそれぞれから検出されたAM菌のファイロタイプ数との間には、正の有意な相

関が認められたことから($r = 0.449$, $P = 0.001$, $n = 47$)、土壌酸性度はAM菌の種多様性を制限する重要な環境要因であることもわかった。

酸性土壌に分布する個々のAM菌の生態をさらに詳しく解析するために、23のファイロタイプのうち、3つ以上の土壌サンプルから検出された19のファイロタイプを選び、それらが検出された土壌のpH(とその平均値)をファイロタイプ別にプロットした(図9A)。すると驚くことに、酸性土壌、とくに平均pH 5以下に出現するファイロタイプの多くは、pH 4未満～6以上の広いpH範囲の土壌から検出されている事実が見えてきた。そこで、これら19のファイロタイプ毎に検出された土壌pHの分散値(＝ばらつき)を算出し、それぞれのpH平均値に対してプロットしたところ、両者の間にきわめて強い負の相関関係($r = -0.994$, $P < 0.001$, $n = 19$)が確認できた(図9B)。これらの解析結果は、「強酸性土壌から検出されるAM菌群は、中性土壌にも分布するジェネラリスト(generalist＝万能選手)であるのに対し、中性土壌にはジェネラリストに加えて中性を好むスペシャリスト(specialist＝専門家)も共存している」ことを意味している。

6. 耐酸性菌は本当にジェネラリストか？

生態調査を始めた当初の我々の仮説は、「酸性土壌には酸性スペシャリストが存在する」というものであったが、その仮説はより興味深い方向に外れているようだ。応用的な側面から我々の結果を好意的に解釈すれば、実験室ベースで分離された耐酸性菌株でも、広範な気候帯の強酸性～中性土壌の緑化に広く適用可能である、と結論付けられるであろう。実際のところ、筆者らが分離した「ジェネラリスト」の一菌株は、酸性土壌の法面緑化工法に組み入れられ(田中ほか2010)、商業ベースにも乗りつつある(特願2010-125861)。しかし、基礎研究の面では、今後さらに解決しなければならない課題が山積している。その一つは、DNAの塩基配列の相同性で同一グループにまとめられた一群が、果たして皆同じ生理的性質(環境耐性能)を持っているのか否か、という疑問に答えることである。同一グループ内でも、性質の異

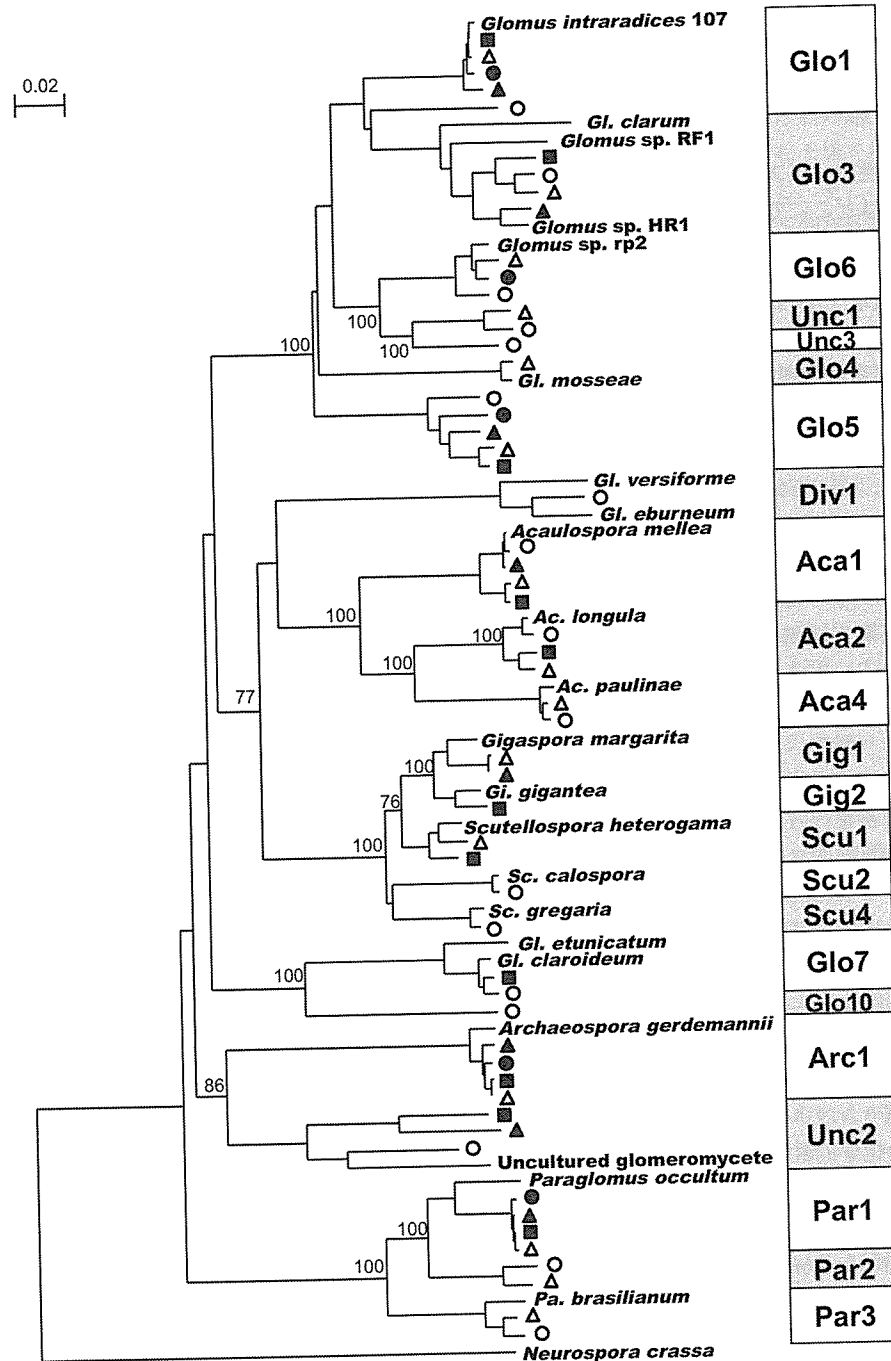


図 7. リボソーム RNA 大サブユニット遺伝子の部分塩基配列 (D1 および D2 領域を含む 680 – 780 bp) の系統解析 (近隣結合法) により規定したアーバスキュラー菌根菌ファイロタイプ。各調査地に自生するススキの根圏土壌を採取し、土壌トラップカルチャー後、真菌特異的プライマーにより当該遺伝子を PCR 増幅した。個々の増幅産物をそれぞれ独立にクローニングした後、無作為に選んだクローンの塩基配列を決定した。実際の系統解析はすべてのクローンおよび既知種の配列を入れて行ったが、本系統樹は蘭越町 (●), 幡豆町 (▲), 名護市 (■), 厚真町 (△) および石狩市 (○) の各地の代表クローンのみを用いて描いた。ファイロタイプ名は属名の頭文字 3 文字 + 番号からなる。An *et al.* (2008) を改変。

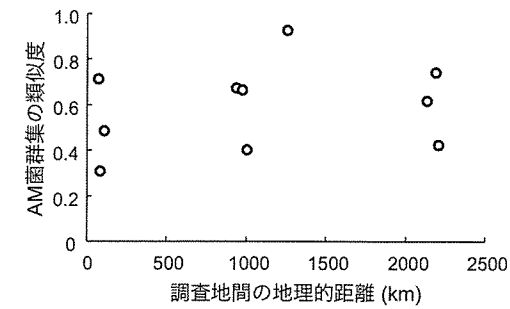


図 8. 各調査地間の地理的距離とアーバスキュラー菌根菌の群集構造類似度 (Chao's Sørensen 類似度指数) との関係。各調査地間 1 対 1 の類似度指数を総当たりで算出して地理的距離に基づいてプロットした。両者の間に有意な相関は認められなかった ($P > 0.05$)。An *et al.* (2008) を改変。

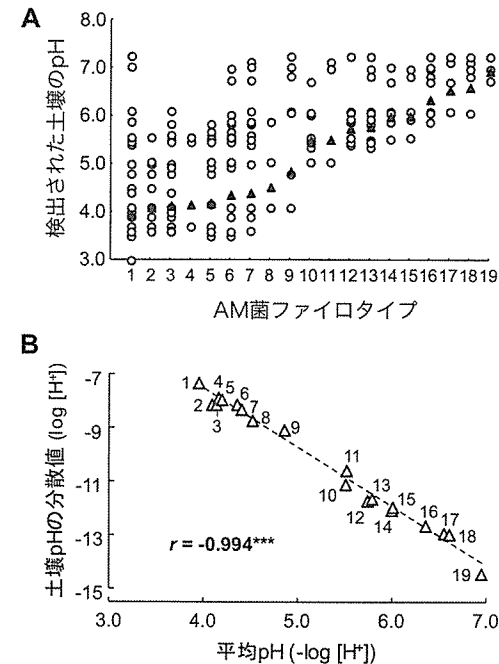


図 9. アーバスキュラー菌根 (AM) 菌の各ファイロタイプが検出された根圏土壌サンプルの pH 分布 (A), および各ファイロタイプの平均土壌 pH と pH 分散値との関係 (B)。5 か所の調査地から合計 60 個の土壌サンプルを採取し、そのうちの 3 つ以上の土壌サンプルから検出されたファイロタイプのみをプロット対象とした。土壌 pH は指数のため、まず実数変換したデータの平均値および分散値を算出し、それを再び指数に変換してから図にプロットした。〈丸は実測値、三角は平均値。〉ファイロタイプ番号: 1, Glo1; 2, Par1; 3, Aca1; 4, Gig1; 5, Arc1; 6, Glo3; 7, Glo5; 8, Scu1; 9, Unc2; 10, Aca2; 11, Glo7; 12, Glo6; 13, Par2; 14, Unc1; 15, Aca4; 16, Par3; 17, Div1; 18, Scu2; 19, Glo10 (図 7 参照)。***, $P < 0.001$ 。An *et al.* (2008) を改変。

なる生態型が混在している可能性はもちろん考えられる。一方、AM 菌は細胞内に多数の核を保持する多核性生物で、しかもそれらの核が完全なコピーではなく、異なるいくつかのタイプのものが共存する heterokaryon (異核共存体) であることが知られている (Kuhn *et al.* 2001)。このことは「個体」そのものが、あたかも「遺伝的に多様な個の集まり=集団」であるかのように振る舞う能力を持ち得ることを示唆し、ストレス環境から受ける選択圧をうまくかわしているとの仮説も成り立つ。現在、この仮説を検証するために、酸性土壌からできるだけ多数の「ジェネラリスト」菌を分離する努力を始めている。

もし上の仮説が真であるとする、耐酸性 AM 菌は重金属や塩性ストレスなど、植物の定着を制限する他の環境ストレスに対してもマルチな耐性を持っている可能性が考えられる。酸性硫酸塩土壌や火山噴出物が堆積した酸性土壌以外にも、世界には重金属に汚染された鉱山跡地やアルカリ土壌など、緑化修復が必要であるにも関わらず、AM 菌感染源の密度が低く、かつ有害物質の濃度が高い「植物にとっての極限環境」が多数存在する。国内においても震災時の津波により失われた海岸林や農地では、塩害による植物の生育遅延が懸念されている。我々の基礎研究が、そのような荒廃地や災害跡地の修復の一助になれば幸いである。

本研究は吉田重方名古屋大学名誉教授を始め、名古屋大学大学院の修了生である牧孝憲氏および野町美弥氏、北海道大学大学院の修了生である宮川祥江氏および安起弘博士らとの共同研究により行われた。また、各調査地での試料採取にあたっては、下島亘氏、愛知県企業庁および沖縄県農業研究センター土壌環境班および名護支所の方々にご協力いただいた。ススキ種子は福田尚人氏 (開成舎) より供与いただいた。ここに深く感謝の意を表したい。

引用文献

- Akiyama, K. *et al.* 2005 Nature **435**: 824-827.
 An, G.-H. *et al.* 2008 Soil Sci. Plant Nutri. **54**: 517-528.
 Bever, J. D. *et al.* 1996 J. Ecol. **84**: 71-82.
 Ezawa *et al.* 2002 Plant Soil **244**: 221-230.

- Kayama, M. 2001 Int. J. Plant Sci. **162** : 1025-1031.
- Kochian, L. V. *et al.* 2004 Ann. Rev. Plant Biol. **55** : 459-493.
- Kuhn, G. *et al.* 2001 Nature **414** : 745-748.
- Lee, J. *et al.* 2008 FEMS Microbiol. Ecol. **65** : 339-349.
- Maki, T. *et al.* 2008 Plant Soil **310** : 55-65.
- Õpik, M. *et al.* 2006 J. Ecol. **94** : 778-790.
- Powell, B. & Martens, M. 2005 Mar. Poll. Bull. **51** : 149-164.
- Redecker, D. *et al.* 2000 Science **289** : 1920-1921.
- Schubler, A. & Walker, C. 2010 *The glomeromycota. A species list with new families and new genera.* The Royal Botanic Garden, Edinburgh.
- Simon, L. *et al.* 1993 Nature **363** : 67-69.
- Smith, S. E. & Read, D. J. 2008 *Mycorrhizal symbiosis.* Academic Press, London.
- Solaiman, Z. & Saito, M. 1997 New Phytol. **136** : 533-538.
- 田中淳ほか 2010 日緑工誌 **36** : 119-122.
- Taylor, T. N. *et al.* 1995 Mycologia **87** : 560-573.
- Trouvelot, S. *et al.* 1999 Mycorrhiza **8** : 203-206.
- 上野薫 2004 生物機能開発研究所紀要 **4** : 25-33.
- Umehara, M. *et al.* 2008 Nature **455** : 195-200.