

# アーバスキュラー菌根共生のライフサイクルと機能

|       |                                                              |
|-------|--------------------------------------------------------------|
| 誌名    | 日本土壌肥料学雑誌 = Journal of the science of soil and manure, Japan |
| ISSN  | 00290610                                                     |
| 著者名   | 小八重, 善裕                                                      |
| 発行元   | 日本土壌肥料学会                                                     |
| 巻/号   | 87巻6号                                                        |
| 巻号補足  |                                                              |
| 掲載ページ | p. 479-483                                                   |
| 発行年月  | 2016年12月                                                     |

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター  
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council  
Secretariat



## 解 説

# アーバスキュラー菌根共生のライフサイクルと機能

小八重善裕

キーワード アーバスキュラー菌根, 感染単位, 細胞内共生, AM 菌ジェノタイプ, ライフサイクル

## 1. はじめに

植物の多くはグロムス菌門 (Glomeromycota) に属するアーバスキュラー菌根菌 (AM 菌) と根で共生しており, この菌糸の助けを借りて土壌養分を効率よく吸収する. AM 菌に有性生殖は観察されておらず, その共生のライフサイクルは一見単純である. すなわち, (1) 土壌中に散在する AM 菌の胞子が発芽して根に感染する, (2) 根に侵入した菌糸は皮層細胞内に樹枝状体 (アーバスキュール) と呼ばれる養分交換のための器官を形成する, (3) 根内で炭素源を得た AM 菌はそれを使って根外に菌糸を発達させ, 植物の栄養と生長をさらに促進する, (4) 菌根の発達と, そして宿主植物の老化に伴い多数の新しい胞子が土壌中に形成される, (5) 胞子が発芽し, 次の宿主に感染する. 植物はこの共生を 4 億 5 千万年以上途切れることなく続けており (Delaux *et al.*, 2015), AM 菌との共生は, 植物の共生としては最も古く, そして普遍的なものである. そのように安定な共生関係であるから, さぞかし細胞内共生も安定で, 一度形成された樹枝状体も植物の栄養を長期間支えるのだらうと思われるが, 実はそのまったく逆であり, 樹枝状体はわずか数日で崩壊してしまう. この細胞内共生の一過性は, 1905 年に Gallaud により初めて記述され, 電子顕微鏡が広く使われ始めるようになった 1970–80 年代ごろから, 複数の植物種で普遍的に起こる現象として細胞レベルで認識されてきた. しかしその後, 菌根の機能的側面や AM 菌の生態に研究の主軸が移り, そして遺伝子の発現解析など菌根全体を対象とした分子レベルの研究が全盛を迎えてからは, 共生が細胞レベルで崩壊するという細かく, “後ろ向き” な一面に目が向けられることはほとんどなかったと思われる.

進化的にきわめて安定であるはずの共生が, 細胞レベルで見るときわめて不安定であるということは何を意味するのか, これまで“建設的”な意味で, そのことが説明されたことはない. 多くの細胞内共生は, 宿主が生きている限

り安定である. アブラムシの体内で必須アミノ酸を合成するブフネラ, 根粒内で窒素固定を行う根粒菌, 造礁サンゴ内で光合成を行う褐虫藻などは, 恒常的に細胞から出て行く, ということをそのライフサイクルの中で行わない. 近年, 分子生物学的なアプローチから, AM 菌の感染や細胞内共生を支える分子メカニズムが明らかにされている. 菌根共生を農業に活用するため, こういった分子メカニズムを応用することは一つの方法であるが, 共生の崩壊を内包する菌根のライフサイクルを支えるだけでは, そのサイクルがうまく回らないことは予想できる. 本稿では, 菌根共生の細胞レベルでのライフサイクルを解説し, その機能を高め, 農業で活用するには実際どうすればよいのかを考える.

## 2. 細胞内共生のライフサイクル

1980 年代, 細胞内共生にかかる時間, すなわちその「ライフスパン」は, 次のようにして見積もられた. (1) 樹枝状体が根に形成され始めてから, 崩壊して分解され容積をほとんど持たない“残骸”が初めて観察されるまでに 7–12 日目かかった. すなわちそれが樹枝状体のライフスパンである. (2) 菌根の発達が直線的に進む時期の根を用いて, そこに観察される様々な発達ステージの樹枝状体の“割合”を, そのライフスパンの中の“時間”とみなした (Toth and Miller, 1984; Alexander *et al.*, 1988). そのことで, おおよそ樹枝状体の発達と崩壊の過程を, 時間軸を伴う図 1 のような模式図として示すことができる. これによると, 樹枝状体が発達, 崩壊, 分解されるというライフスパンの中で, 健全な“菌枝”をもち, 機能的と考えられる期間はおよそ 30 % ほどに過ぎず, そして崩壊は突然訪れる出来事だと見て取れる (Smith and Read, 2008). すなわち樹枝状体が機能的である期間は最短で 2.5 日と見積も

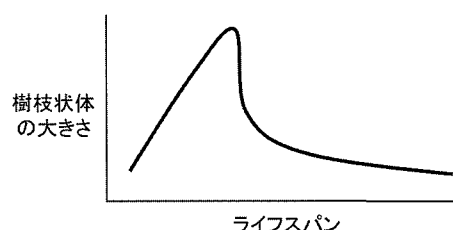


図 1 樹枝状体のライフスパン

1980 年代に提唱された「樹枝状体の発達から崩壊に至るまでの大きさの変化」を模式的に示したもの.

Yoshihiro KOBAYASHI: Lifecycle and function of arbuscular mycorrhiza

農研機構 北海道農業研究センター (062-8555 札幌市豊平区羊ヶ丘)

2016 年 8 月 25 日受付・2016 年 9 月 10 日受理

日本土壌肥科学雑誌 第 87 巻 第 6 号 p.479–483 (2016)

られた。しかしその後、多数の理解としては、樹枝状体が機能している期間は、少し長めの4-5日 (Bonfante and Genre, 2010) から1週間あたりのようである。それらの数字が実際の観察結果に基づくかどうかは分からない。

これまで、細胞内共生のライフスパンが樹枝状体の形態的な大きさにのみ基づき記述されてきたのに対し、筆者らはその“機能”を反映させたライフスパンの再測定を行った。筆者らは、イネの菌根特異的リン酸トランスポーターPT11-GFPのライブイメージングを使って、樹枝状体を包むペリアーバスキュール膜にPT11-GFPが発現するのはわずか2-3日であり、樹枝状体の崩壊に伴ってPT11-GFPも速やかに消失することを認めた (Kobae and Hata, 2010)。さらに、共生細胞で特異的に発現して膜交通に関わる Secretory Carrier Membrane Protein (SCAMP) - GFPのライブイメージングを用いて、共生細胞の内膜構造を経時的に観察した。これにより、樹枝状体の発達、崩壊、分解の各ステージを5段階に蛍光標識で区別することに成功し (Kobae and Fujiwara, 2014; Kobae *et al.*, 2016)、5日間の観察の中で、すべての樹枝状体が崩壊すること、樹枝状体が崩壊した細胞に再び樹枝状体が形成される確率は、わずか0.6%であることを認めた。すなわち、樹枝状体の形成は一過的であり、それは感染履歴がないか、あるいは共生終了後十分な時間の経った細胞に生じる傾向があった (Kobae and Fujiwara, 2014)。

形態的には、樹枝状体が形成された細胞の液胞は断片化し、容積的にもわずかなものとなる。液胞内にはその浸透圧を保つための糖や有機酸をはじめ、酸性プロテアーゼなど多様な溶質が貯蔵されている。これら溶質が樹枝状体の形成に伴い短時間のうちにどこへ行くのか分からないが、樹枝状体の崩壊後、細胞はそのオルガネラを再構築するために相当なエネルギー (糖) と資源 (膜などの生体成分) を費やすことは想像に難くない。細胞内共生を恒常的に行うには、言い換えれば、菌根を発達させるためには、細胞内共生の崩壊後、そこに速やかにエネルギーと資源が供給され、再び細胞内共生を行う生理条件が整うことが必要となる。つまり、細胞内共生の「ライフサイクル」は、“崩壊”と“発達”の繰り返しであり、菌根の発達とは、そのライフサイクルが高速で回ること、であるといえる。

### 3. アーバスキュラー菌根菌の

#### 多様な機能と多様なジェノタイプ

実験室内で、モデル植物に遺伝的に均質なAM菌を接種して、根の中の共生の発達過程を上のように記述することはそれほど難しくはない。ただ観察すれば済む話であるし、なによりそれはその一対一のゲノムの制御に基づく現象で、分かりやすい。野外や圃場の話となるときわめて話が複雑になる。野外の根には、わずか1cmの断片に複数種のAM菌が感染する (van Tuinen *et al.*, 1998)。違う菌にはそれぞれに違う生理と形質があり、その挙動はどれも同じではない。形態的にそれらを区別することは不可能で

あり、それらを遺伝子レベルで区別することは、後述するような複雑さからやはりほとんど不可能である。とはいえ菌根とはそういう複雑さを持つものであると当面は受け入れるしかない。植物を育てる土壌は多種多様な土着AM菌の住処である。そしてそれらの菌がその土地に最も適応しており、菌根の機能とは、それらの総体によって、良くも悪くも発揮されるものだからである。

野外の菌根を丸ごと調べたのでは、そこに共生するAM菌の機能を個別に知ることはできない。これまで、AM菌の機能を知るためには、単離したAM菌の一系統 (isolate) を植物に接種し、その養分吸収、生長、収量、病害抵抗性、乾燥ストレス抵抗性、有害元素の吸収抑制など、多様な項目を調べるということが行われてきた。実際、接種する系統によってその機能は大きく異なり、植物の生長にとって大きなメリットのあるものから、逆に寄生的に振る舞い、生長を著しく抑制するものまで色々である (Johnson *et al.*, 1997)。一方で、同じ系統であっても、宿主植物や栽培環境によってその結果が異なってくることから、その機能はきわめて状況依存的 (context-dependent) であると分かる (Nouri *et al.*, 2014; Mensah *et al.*, 2015)。

その状況依的な特徴が問題となるのは、特に土壌改良や植物の栄養改善を目的としてAM菌を接種しようとする場面である。特定の状況ではAM菌の接種がきわめて有効であることはよく知られており (Tawaray, 2003; Smith and Read, 2008)、AM菌はわが国で政令指定土壌改良資材として認められた唯一の微生物資材である (斎藤, 2007)。しかしながら現実問題として、AM菌の接種資材が有効に活用できる場面は現段階では限られている (Rodriguez and Sanders, 2015)。その問題の原因を、AM菌の遺伝的な不均質性に求めることができる (Sanders and Croll, 2010)。AM菌の菌糸の大部分は隔壁を持っておらず、菌糸内の液胞や脂肪滴、核を生体染色すると、それらが高速で菌糸内を流れているのが分かる (Uetake *et al.*, 2002; Saito *et al.*, 2004)。AM菌の胞子には数百から数千の核が含まれており (Jany and Pawlowska, 2010)、それらの核は連続した細胞質中を移動するから、菌糸全体を一つの多核の細胞とみなすこともできる。ただし、それらの核は遺伝的に異なる核の集合 (ヘテロカリオン) と考えられており (Sanders and Croll, 2010)、一つの胞子、あるいは菌糸が、一つの“個”としてのゲノムに制御されているわけではない。むしろ、多数の特性を持つ“集団” (Young, 2015) として捉えることができる。その不均質性の持つ問題とその特性とが顕在化するのが、接種源が遺伝的に分離されていたときである。スイスローザンヌ大学のIan Sandersの研究グループは、遺伝的にも形質的にも異なる *Glomus intraradices* 胞子を交雑し、その交雑系統と、そこから派生する分離系統を作製した。それらの胞子をイネに接種したところ、交雑系統よりもはるかに生長を促進する分離系統があることを見出

した (Angelard *et al.*, 2010). 同グループは同手法で作製した分離システムを用いて、アメリカやアフリカでキャッサバ栽培の実証試験を行っており、AM 菌接種による収量増を達成していると聞く (小八重, 2014).

このことから分かるように、一孢子とはいえ、そこに含まれる機能とジェノタイプは多様である。土壌には、多種多様な AM 菌の胞子が散在しており、根にはそれらが基本的に無差別に感染できる。異なる核が菌糸内を移動することができ、そして系統の異なる菌糸が接合 (anastomosis) して核の多様性がさらに高まる (Giovannetti *et al.*, 1999) といった可能性も合わせて考えると、根には機能的に変化自在な AM 菌が入り乱れるように共生している様子が想像できる。そのような根をサンプルとして、そこに含まれる遺伝子配列を調べ、どのジェノタイプがその植物体に発現している機能を担うのか、それを明らかにするには、極めて多くのサンプル数と、強力な情報処理能力が必要となり、現時点では実現していない。

#### 4. 細胞内共生の一過性の意味

無差別に根が AM 菌と共生するにしても、共生にライフサイクルがある以上、植物にとって都合のよい菌を選抜できる可能性がある。すなわち、一度目の感染が、植物にとってその有効性を測る指標になればいいわけである。前述したように、AM 菌が細胞内にいつまでも感染していることはない。そこで役目を果たし、一度根の外へ出て、また共生を継続するためには、もう一度根の中に侵入する必要がある。一度目の感染を通じて、植物が AM 菌の価値を判断し、つまり、その状況依存的な機能性を認識し、再感染の可否を調節する能力を備えていたとしたら、植物にとって都合のよい、機能性を高めた菌根を発達させることができる予想できる。そういった共生のライフサイクルに基づく感染制御の仕組みを調べるには、菌根発達の詳細な形態的な理解に加えて、感染過程に関わる分子メカニズムを理解しておく必要がある。

#### 5. 菌根発達の形態・分子メカニズム

AM 菌の胞子は適度な温度と水があれば発芽することから、宿主植物の有無にかかわらず菌糸を伸ばすことができる。植物の根は、カロテノイドの派生物であるストリゴラクトンを恒常的に合成しており、ペチュニアでは外皮に点在する通過細胞 (passage cells) と呼ばれる細胞壁がスベリン化していない細胞を通して根外に排出される (Kretzschmar *et al.*, 2012; Sasse *et al.*, 2015). 根外に出たストリゴラクトンは、AM 菌の未知の受容体により認識されて、AM 菌の短鎖のキチンオリゴマー (CO4-CO5) の分泌を促し (Genre *et al.*, 2013), 短鎖キチンオリゴマーは植物の未知の受容体で認識される。その結果誘導される植物の共生シグナルは、表皮細胞への菌糸の侵入、皮層組織への菌糸の誘導に関わる細胞内構造編成、そして樹枝状体の形成へと共生を導いていく (Bonfante and

Genre, 2015). 感染の成立の有無という分かりやすい表現型から、これまでの植物の遺伝学あるいは逆遺伝学は、主に共生成立の初期における分子メカニズムを明らかにしてきた (Gutjahr and Parniske, 2013). 細胞内共生のライフサイクルという観点から共生システムを調べた例はまだなく、今後はそういったところに関わる分子メカニズムを調べていく必要がある。

根に近づいた菌糸は根の表皮近くで一度枝分かれをする (Bonfante-Fasolo, 1984). そのうち一つの菌糸が表皮細胞を貫通し、皮層組織に到達すると、根の縦方向に菌糸を伸ばしていくが、その範囲は限定的であり、細胞間隙 (*Arum-type*) あるいは細胞内 (*Paris-type*) に 5 mm ほど菌糸を伸ばすにとどまる (Smith and Read, 2008). 菌糸が伸びる間、皮層細胞に次々と順を追って樹枝状体が形成されていくため、菌糸の一番外側に形成された樹枝状体が最も若く、侵入口に近い樹枝状体が最も古くなる。イネ PT11-GFP のライブイメージングを例にとると、樹枝状体が次々と形成されている速度は、0.4–1.7 mm/日である (Kobae and Hata, 2010). PT11-GFP で標識された樹枝状体はその出現から一日ほどで細胞内空間の大部分を占めるまでに発達し、2–3 日後、わずか 5 時間ほどで外縁部の大部分の“菌枝”を崩壊させ、PT11-GFP は消失する (Kobae and Hata, 2010). 樹枝状体の崩壊後、少なくとも 2 日間は細胞内膜構造が平常細胞への復旧に向けてうごめく様子が GFP-SCAMP により伺える (Kobae and Fujiwara, 2014). そして前述の通り、一度共生を終えた細胞に再び樹枝状体が形成される頻度はきわめて低い。新しい感染は、最初に表皮近くで枝分かれした菌糸がその感染部位の外の未感染の領域に新たに侵入することで生じる (Sanders and Sheikh, 1983) (図 2). 一本の侵入菌糸に由来する根内の感染を「感染単位 (infection unit)」と呼ぶ (Cox and Sanders, 1974). 感染の広がりとは、この感染単位が繰り返し形成されることで実現する。感染単位は隣接して形成されることが多く、その境目を識別することは最初の感染単位形成から数日のうちに難しくなる (Sanders and Sheikh, 1983). 感染単位の集まりを感染領域 (colonized region) (図 2) と呼び、根のあちこちでそういったローカルな感染領域の拡大が起こり、そしてそれらがつながっていくことで、根全体が大きなひとまとまりの「菌根」となる。

#### 6. 共生機能のチェックポイント

野外の根では、多種多様な AM 菌が根に感染しては出て行き、また入ることが起こっているはずである。AM 菌相は同じ土壌でも植物によって異なることが分かっていることから、その植物に適切な菌相というものがあると考えられる。玉石混淆の土着 AM 菌から状況に応じた機能を持つ菌根を形成するには、適切な(だった)感染単位についてはその再感染を促し、そうでないものはそうしなければよい。そうでないものはいずれいなくなるので、

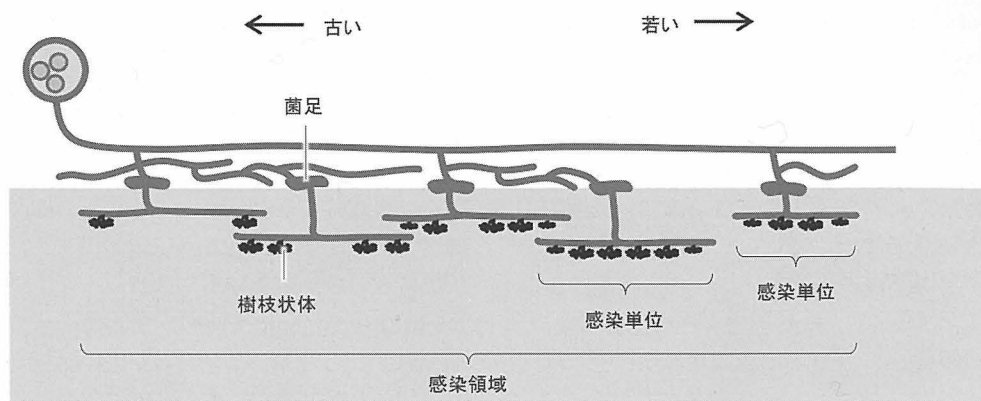


図2 菌根の発達は感染単位の形成の繰り返し

積極的に排除することにコストを使うことはない。例えばストリゴラクトンは感染成立につながる感染初期の植物—AM菌間のシグナルクロストークの第一ポイントであり、ストリゴラクトンの合成を調節することで、適切な機能を持つAM菌の感染単位の“ローカル”な拡大を調節することができるように思われる。実際、ストリゴラクトンの合成変異体では、感染単位の発達が抑えられる (Kobae *et al.* 未発表)。植物にとって適切なAM菌を、植物自身が増幅することで、菌根の機能を高めている可能性もある。理論の域を出ていないものの、発達した(機能的な)樹枝状体で核が増幅され、特定の核のタイプ(ヌクレオタイプ)が選抜されるという仮説 (Limpens and Geurts, 2014) は興味深い。植物が特定のAM菌を選ぶ、あるいは増やすメカニズムは、これまでまったく調べられていないが農業上重要なポイントである。作物は人間が作った栄養生理特性を持っており、必ずしも、圃場環境やその土着AM菌との共生に最適化されているわけではない。多様な機能を持ったAM菌が土壤にいるとはいえ、接種菌のほうがよい働きをすることがあることは、Ian Sandersの研究からも伺える。場合によっては土着AM菌由来の菌根が作物にとって負担となるだけの状況も考えられる。例えば、オオムギやコムギは、AM菌が感染することで生長が抑制されることが様々な栽培条件やAM菌種で指摘されている (Smith and Smith, 2011)。これらの栽培種は育種の過程でAM菌による生長促進効果が減少していることが指摘されており (Sawers *et al.*, 2008)、作物のAM菌の制御機構を理解することは、今後の環境保全型の農業を進める中で菌根共生の機能が顕在化していく時、大きな課題となると思われる。

## 7. 機能的なAM菌のジェノタイプを知る

菌根を形成する多様なAM菌のうち、どの菌が、あるいはヘテロカリオンの場合どのヌクレオタイプが、その状況に応じた機能を担っているのかまったく分からない。根全体のAM菌のDNA配列を調べるとき、細胞内共生を行っていない感染単位にもDNAは残っており、それらと機能的なDNAを区別することは困難である。

DNA量と、生理活性との間にも関連は見出されていない (Vandenkoornhuyse *et al.*, 2007)。樹枝状体を盛んに形成するAM菌が、その状況に最適化しているという保証もない。そこで、機能的な共生を識別し、そこに感染しているAM菌のジェノタイプを決めることが、菌根の機能とAM菌のジェノタイプを繋ぐためには重要である。近年、菌根を介したリン、窒素、硫黄、カリウム、鉄などの輸送を担うと考えられる輸送体が同定あるいはその候補分子が推定されている (Garcia *et al.*, 2016)。こうしたタンパク質をGFP等で標識し、その感染単位のAM菌のジェノタイプを決定することが有効である。筆者らは最近、一つの感染単位を含むわずか3mmの根断片のAM菌ジェノタイピングに成功した (2016年度、土壌肥科学会年会)。感染単位レベルで菌根共生のライフサイクルを切り抜き、その機能とジェノタイプを調べることで、AM菌の持つ膨大な遺伝子情報の中から、調べたい機能に絞って遺伝子情報を抽出することができる。そういった機能を持つAM菌を選抜する植物の分子メカニズムを明らかにすることで、私たちは農業に菌根を活かす方法を知ることができる。

謝辞：本研究の一部は、JST-ACCELの支援により行った。

## 文 献

- Alexander, T., Meier, R., Toth, R., and Weber, H. C. 1988. Dynamics of arbuscule development and degeneration in mycorrhizas of *Triticum aestivum* L. and *Avena sativa* L. with reference to *Zeamays* L. *New Phytol.*, 110, 363–370.
- Angelard, C., Colard, A., Niculita-Hirzel, H., Croll, D., and Sanders, I. R. 2010. Segregation in a mycorrhizal fungus alters rice growth and symbiosis-specific gene transcription. *Curr. Biol.*, 20, 1216–1221.
- Bonfante, P., and Genre, A. 2010. Mechanisms underlying beneficial plant-fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nat. Commun.*, 1, 48.
- Bonfante, P., and Genre, A. 2015. Arbuscular mycorrhizal dialogues: do you speak ‘plantish’ or ‘fungish’? *Trends Plant Sci.*, 20, 150–154.
- Bonfante-Fasolo, P. 1984. Anatomy and morphology of VA mycorrhizae. In *VA mycorrhizas*. Edited by Powell, C. L., and Bagyaraj, D. J., pp. 5–33. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.

- Cox, G., and Sanders, F. 1974. Ultrastructure of the host-fungus interface in a vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytol.*, 73, 901-912.
- Delaux, P. M., Radhakrishnan, G. V., Jayaraman, D., Cheema, J., Malbreil, M., Volkening, J. D., Sekimoto, H., Nishiyama, T., Melkonian, M., Pokorny, L., Rothfels, C. J., Winter Sederoff, H., Stevenson, D. W., Surek, B., Zhang, Y., Sussman, M. R., Dunand, C., Morris, R. J., Roux, C., Wong, G. K. S., Oldoyd, G. E. D., and Ané, J. M. 2015. Algal ancestor of land plants was preadapted for symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 112, 13390-13395.
- Gallaud, I. 1905. Études sur les mycorrhizes endotrophes. *Rev. Gén. Bot.*, 17, 5-48, 66-83, 123-136, 223-239, 313-325, 425-433, 479-500.
- Garcia, K., Doidy, J., Zimmermann, S. D., Wipf, D., and Courty, P. E. 2016. Take a trip through the plant and fungal transportome of mycorrhiza. *Trends Plant Sci.*, DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2016.07.010>
- Genre, A., Chabaud, M., Balzerque, C., Puech-Pagès, V., Novero, M., Rey, T., Fournier, J., Rochange, S., Bécard, G., Bonfante, P., and Barker, D. G. 2013. Shortchain chitin oligomers from arbuscular mycorrhizal fungi trigger nuclear  $\text{Ca}^{2+}$  spiking in *Medicago truncatula* roots and their production is enhanced by strigolactone. *New Phytol.*, 198, 190-202.
- Giovannetti, M., Azzolini, D., Citernesi, A. S. 1999. Anastomosis formation and nuclear and protoplasmic exchange in arbuscular mycorrhizal fungi. *Appl. Environ. Microbiol.*, 65, 5571-5575.
- Guthjahr, C., and Parniske, M. 2013. Cell and developmental biology of arbuscular mycorrhiza symbiosis. *Annu. Rev. Cell. Dev. Biol.*, 29, 593-617.
- Jany, J. L., and Pawlowska, T. E. 2010. Multinucleate spores contribute to evolutionary longevity of asexual Glomeromycota. *Amer. Natr.*, 175, 424-435.
- Johnson, N. C., Graham, J. H., and Smith, F. A. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytol.*, 135, 575-586.
- Kobae, Y., Ohmori, Y., Saito, C., Yano, K., Ohtomo, R., and Fujiwara, T. 2016. Phosphate treatment strongly inhibits new arbuscule development but not the maintenance of arbuscule in mycorrhizal rice roots. *Plant Physiol.*, 171, 566-579.
- Kobae, Y., and Fujiwara, T. 2014. Earliest colonization events of *Rhizophagus irregularis* in rice roots occur preferentially in previously uncolonized cells. *Plant Cell Physiol.*, 255, 1497-1510.
- Kobae, Y., and Hata, S. 2010. Dynamics of periarbuscular membranes visualized with a fluorescent phosphate transporter in arbuscular mycorrhizal roots of rice. *Plant Cell Physiol.*, 51, 341-353.
- 小八重善裕 2014. 33rd New Phytologist Symposium 参加報告. 土肥誌, 85, 387-388.
- Kretschmar, T., Kohlen, W., Sasse, J., Borghi, L., Schlegel, M., Bachelier, J. B., Reinhardt, D., Bours, R., Bouwmeester, H. J., and Martinoia, E. 2012. A petunia ABC protein controls strigolactone-dependent symbiotic signalling and branching. *Nature*, 483, 341-344.
- Limpens, E., and Geurts, R. 2014. Plant-driven genome selection of arbuscular mycorrhizal fungi. *Mol. Plant Pathol.*, 15, 531-534.
- Mensah, J. A., Koch, A. M., Antunes, P. M., Hart, M. M., Kiers, E. T., and Bücking, H. 2015. High functional diversity within arbuscular mycorrhizal fungal species is associated with differences in phosphate and nitrogen uptake and fungal phosphatase metabolism. *Mycorrhiza*, 25, 533-546.
- Nouri, E., Breuillin-Sessoms, F., Feller, U., and Reinhardt, D. 2014. Phosphorus and nitrogen regulate arbuscular mycorrhizal symbiosis in *Petunia hybrida*. *PLoS ONE*, 9, e90841.
- Rodriguez, A., and Sanders, I. R. 2015. The role of community and population ecology in applying mycorrhizal fungi for improved food security. *ISMEJ*, 9, 1053-1061.
- Saito, K., Kuga-Uetake, U., and Saito, M. 2004. Acidic vesicles in living hyphae of an arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *Plant Soil*, 261, 231-237.
- Sanders, F. E., and Sheikh, N. A. 1983. The development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in plant root systems. *Plant Soil*, 71, 223-246.
- Sanders, I. R., and Croll, D. 2010. Arbuscular mycorrhiza: the challenge to understand the genetics of the fungal partner. *Annu. Rev. Genet.*, 44, 271-292.
- 斎藤雅典 2005. 平成17年度革新的農業技術習得研修「高度先進技術研修」環境保全型農業推進における土壌・養分管理技術 土壌養分の代謝に関わる微生物の有効利用ー菌根菌の有効利用についてー.
- Sasse, J., Simon, S., Gübeli, C., Liu, G. W., Cheng, X., Friml, J., Bouwmeester, H., Martinoia, E., and Borghi, L. 2015. Asymmetric localizations of the ABC transporter PaPDR1 trace paths of directional strigolactone transport. *Curr. Biol.*, 25, 647-655.
- Sawers, R. J. H., Guthjahr, C., and Paszkowski, U. 2008. Cereal mycorrhiza: an ancient symbiosis in modern agriculture. *Trends Plant Sci.*, 13, 93-97.
- Smith, S. E. and Read, D. J. 2008. *Mycorrhizal Symbiosis*, 3rd edn. Academic Press, Inc, San Diego, CA.
- Smith, S. E., and Smith, F. A. 2011. Roles of arbuscular mycorrhizas in plant nutrition and growth: new paradigms from cellular to ecosystems scales. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 63, 227-250.
- Tawaray, K. 2003. Arbuscular mycorrhizal dependency of different plant species and cultivars. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 49, 655-668.
- Toth, R. and Miller, R. M. 1984. Dynamics of arbuscule development and degeneration in a *Zea mays* mycorrhiza. *Amer. J. Bot.*, 71, 449-460.
- Uetake, Y., Kojima, T., Ezawa, T., and Saito, M. 2002. Extensive tubular vacuole system in an arbuscular mycorrhizal fungus, *Gigaspora margarita*. *New Phytol.*, 154, 761-768.
- Vandenkoornhuyse, P., Mahé, S., Ineson, P., Staddon, P., Ostle, N., Cliquet, J. B., Francez, A. J., Fitter, A. H., and Young, P. W. 2007. Active root-inhabiting microbes identified by rapid incorporation of plant-derived carbon into RNA. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 104, 16970-16975.
- van Tuinen, D., Jacquot, E., Zhao, B., Gollotte, A., and Gianinazzi-Pearson, V. 1998. Characterization of root colonization profiles by a microcosm community of arbuscular mycorrhizal fungi using 25S rDNA-targeted nested PCR. *Mol. Ecol.*, 7, 879-887.
- Young, J. P. W. 2015. Genome diversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 26, 113-119.