

植物の根、菌根の発達と土壌物理性

磯 部 勝 孝*

The Development of Root, Mycorrhiza and Soil Physics

Katsunori ISOBE*

* College of Bioresource Sciences, Nihon University

Abstract

The relation between plant root and mycorrhiza and the soil environment were reviewed. The existence of root and mycorrhiza in soil promoted the aggregation of soil and increased available nutrition. As a result, it improved soil productivity and prevented soil erosion. The colonization of mycorrhizal fungi and sporulation was affected by soil moisture and soil structure. For the germination of spore, the oxygen was necessary. On the other hand, carbon dioxide promoted the spore germination of mycorrhizal fungi.

Key words : soil productivity, soil erosion, soil physics, mycorrhiza, root

1. はじめに

「土壌」という言葉は「土」と「壤」の二つの文字から成り立っている。このうち「土」は「土壌」と同じ意味で使われることもあるが、それ以外に大地、地面、値打ちのないものといった意味もある。一方、「壤」には豊か、柔らかい、細かい、肥えた土といった意味がある。したがって「土」と「土壌」は同じように使われる場合もあるが単に「土」といった場合、それは物質または材料としての土の意味が強く、「土壌」といった場合は土に長い時間をかけて作物がよく育つように改善したものを指し、主に農耕の対象となる土を示すことが多い。

作物の生育には光、温度、空気、水分、養分が必要で、これに生育を阻害する有害因子がないことが重要である。このうち光を除く他の因子は何らかのかたちで土壌と関わりがある。例えば、植物は土壌から水分と養分を吸収し、地温や土壌中での酸素供給量の違いは根の生長や養分吸収に著しい影響を与える。これらは土壌が作物の生育にとっていかに重要であるかを示す一例である。作物がよく育つ土壌とは作物生産力のある土壌とも言え、これは土壌の持つ養分供給能、養分保持能、水分供給能、通気能および生物相の総合的なものである。したがって、土壌の作物生産力を改善するには土壌の養分供給能、養分保持能、水分供給能、通気能および生物相を

作物の生育に最も良い状態にすればよいと考えられる。土壌の作物生産力を短期間に改善するには化成肥料や堆きゅう肥などの有機物を施用することが効果的であるが、植物の根や菌根もこれらと同様な働きをしている。そこで植物の根や菌根が土壌環境にどのような影響を及ぼし、さらにそれに伴う土壌の作物生産力の変化について述べる。

2. 植物の根が土壌環境に及ぼす影響

根は土壌中から養分や水分を吸収するが、一方で根冠細胞や根毛から様々な物質を分泌している(飯島, 1998)。分泌物質の主体は糖類であり、その他に有機酸、アミノ酸、酵素および植物ホルモンなどを分泌している(Isobe *et al.*, 1998)。根が物質を分泌するのは伸長の際に土壌から受ける様々なストレスを軽減するためと考えられている(Iijima *et al.*, 1992; Read *et al.*, 1997)。しかし、同時に根が物質を分泌することによって土壌中に固定されているミネラルの可溶化や土壌構造の団粒化が促進される。

インドのデカン高原にはパーテイソルというアルカリ性土壌が広く分布しているが、この土壌に含まれているリンはカルシウムと結びついて結晶化が進んでいるため植物がこれを吸収するには土壌を酸性化する必要がある。土壌を酸性化するには土壌中に酸を分泌するのが最

* 日本大学生物資源科学部 〒252-8510 神奈川県藤沢市亀井野 1866

キーワード: 土壌生産力, 土壌侵食, 土壌物理性, 菌根, 根

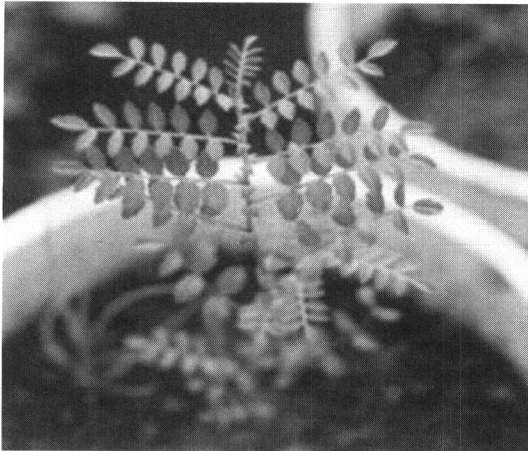


図-1 ヒヨコマメの幼植物

も容易であると考えられるが、多くの植物はパーティソルを酸性化するほど酸性物質を分泌していない。そのため多くの作物はパーティソルに含まれているリンをほとんど吸収することができない。また、パーティソルにリン肥料を施用してもリンがカルシウムと結合して施用したリンはほとんど作物に吸収されない。この結果、パーティソルで作物を栽培する際、リン肥料を施用してもリン欠乏によって多くの作物は正常に生育することができない。しかし、ヒヨコマメ (*Cicer arietinum* L.) (図-1) は根からクエン酸やコハク酸などの有機酸を多く分泌して土壌の pH を下げるためパーティソルからリンを吸収することができる (Ae *et al.*, 1990; Arihara *et al.*, 1991)。その結果、ヒヨコマメとソルガムを混植するとソルガムを単独で栽培した場合に比べ生育が良好となる。さらにヒヨコマメの栽培跡地では他の作物の栽培跡地に比べ土壌中の可吸態リンが増え後作の生育が良好となる (有原, 1999)。これと同様な現象はヒヨコマメのほかにかマメ (*Cajanus cajan* (L.) Millsp.) やルーピン (*Lupinus* sp.) でも認められている (Arihara *et al.*, 1991)。従ってこのような特性を持つ作物を作付け体系の中に組み込めば、パーティソルのような通常の方法では作物の栽培が困難な土壌でも作物が直接吸収できるリンの量が増え作物の生産性を安定化させることができると考えられる。

作物は根によって土壌中から養分を吸収して生長するが、根が養分を吸収するには土壌中に適度な水分と空気が必要である。根が養分吸収をするのに必要な水分と空気を土壌中に保つには土壌の保水性と透水性を高め、それを長く維持させることが重要である。土壌の団粒化が発達すると養分吸収に好適な保水性、透水性を保持で

き、土壌侵食に対する抵抗力が高くなる。このようなことから作物栽培において耕地土壌の保水性と透水性を改善することは、作物の生育に必要な養分を供給することと同様に極めて重要なことである。土壌の団粒化をはかるには土壌改良資材を施用することが有効であるが、植物の根が土壌中に存在することでも土壌の団粒化ははかれる。団粒構造の発達は土壌粒子どうしが結合する段階と土壌粒子が結合した構造に耐水性が備わる段階があるが、このうち根は後者の段階において重要な働きをしている (小林, 1994)。すなわち、根からはペクチン様物質が分泌しているが、この物質によって土壌団粒どうしが結びつきあう。たとえば、土壌から根を引き抜いた際、根のまわりに土壌粒子が付着していることがあるが、これは根から分泌されたペクチン様物質が接着剤のような働きをして根の表面に土壌粒子を付着させているためである。さらに、根は土壌から水分を吸収するがそれによって団粒構造を乾燥させ耐水性のある構造へと発達させる。そして、同時に根から分泌されたペクチン様物質は枯死した根とともに根周辺の微生物の餌にもなる。その結果、根の周辺ではこれらを餌とする微生物の密度が高まる。この微生物は根と同じように粘性物質や有機酸を産出するため土壌の団粒化を促進し、ミネラルを可溶化して地力を高めることに貢献している (飯島, 1998)。

3. 菌根とは

菌根とは土壌中のある種の糸状菌が植物の根に感染して共生的または非病原的關係を形成した状態である (図-2)。菌根には外生菌根と内生菌根があるが、この両者は菌糸が根の表面でとどまるか細胞の内部まで侵入するかで分けられる。そして植物に菌根を形成する糸状菌

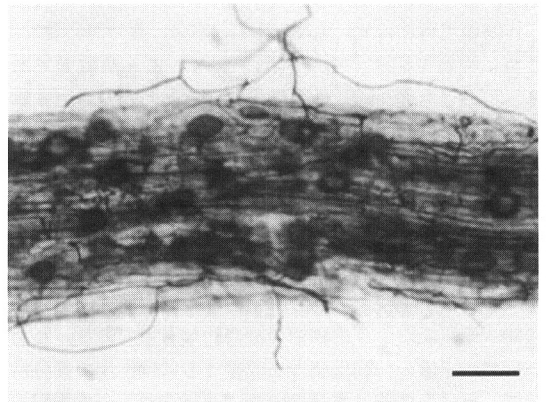


図-2 菌根菌が感染したインゲンマメの根
スケールバーは 200 μ m

を菌根菌と言う。菌根は植物が陸上に進出し始めたと推定される3億数千年前の根の化石にも形成されていたことから植物が陸上に進出して間もなく菌根菌と植物が共生関係を結んだと考えられている (Stubblefield *et al.*, 1987)。菌根菌は植物の根に感染すると土壌中に外生菌糸を伸ばし、土壌中からミネラルや水分を吸収して宿主植物に供給する (Harley, 1971; Mosse, 1957)。その結果、菌根菌が感染した植物では生育が促進され、収穫量が增大することがあり (磯部ら, 1999 a; Puthur *et al.*, 1998; 依谷ら, 1996)、さらに宿主植物の耐病性や耐乾性が高まることも報告されている (Allen *et al.*, 1986; Matsubara *et al.*, 1995; Niemira *et al.*, 1996; Simpson *et al.*, 1990)。このようなことから近年作物栽培や造園緑化において菌根菌の利用が広まりつつある (丸本ら, 1999; 依藤ら, 1995)。

植物の根に感染した菌根菌の外生菌糸は植物の根毛と同じようなはたらきをしている。すなわち、植物は根毛を形成してミネラルや水分の吸収範囲を拡大させているが、菌根菌の外生菌糸は根から土壌中に伸長すると根では吸収できない範囲からもミネラルや水分を吸収してこれを宿主植物に供給する。外生菌糸は根毛に比べて著しく長く、根の表面から12 cm離れたところまで伸長してミネラルを吸収したケースもある (Li *et al.*, 1991)。また、Nicolson (1959) の報告によると外生菌糸の直径は2~27 μm で、植物の根より著しく細い。その結果、菌根菌の外生菌糸は植物の根が侵入することができない小さな土壌孔隙にも侵入することができる。このように細くて長い形態は菌根菌の外生菌糸が土壌中からミネラルや水分を効率的に吸収できる一因とも考えられる。

4. 土壌環境，特に土壌物理性が菌根の発達に及ぼす影響

植物の根における菌根の発達は土壌環境の違いによって大きく異なる。具体的には土壌の肥沃度、水分、pH、温度などが菌根の発達に影響を与える (鈴木, 1987)。ここでは菌根の発達に影響を及ぼす要因のうち、土壌物理性の影響について最近農業分野で利用され始めているアーバスキュラー菌根菌 (以下、AM菌とする) を例にして述べる。

磯部ら (1993) はダイズの根における菌根の発達と孢子形成におよぼす土壌水分や土壌構造の影響について調べている。すなわち、AM菌を接種した土壌にダイズを播種し、このダイズを上壌の水分ポテンシャルがpF 1.2, 2.0, 2.8の条件下で育てた場合、ダイズの根における菌根の発達はpF 2.0の時に最も著しく、ポット中に形成された孢子の数もpF 2.0の場合が最も多かった (図-3, 4)。また、土壌の粒径を2.0 mm以上、0.5~2.0 mm, 0.5 mm以下に分類し、土壌粒子の大きさが異なる3種類の黒ボク土壌でダイズ (*Glycine max* L.) を育てた場合、粒径0.5 mm以下の土壌で育てたダイズでは菌根の発達が悪く、形成された孢子数も土壌の粒子の直径が小さくなるほど少なくなった (図-5, 6)。このように同じ土壌でも土壌水分や土壌粒子の大きさが異なると菌根の発達や形成孢子数に変化が生じる (磯部ら, 1993)。この原因は土壌水分の違い (Daniels, 1980; Koske, 1981) や土壌粒子の大きさの違いなど物理的な要因がAM菌の孢子発芽や菌糸伸長ならびに孢子形成に影響を与えたと考えられる。しかし、土壌水分や土壌粒子の大きさが異なると土壌中のガス組成にも変化が生じると考えられるため土壌水分や土壌構造の違いに伴う土壌中

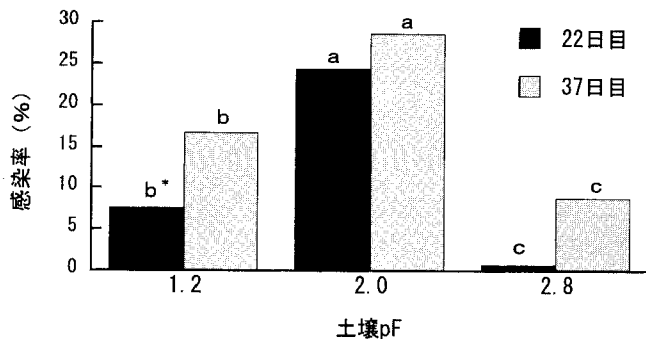


図-3 土壌水分の違いがダイズにおけるアーバスキュラー菌根菌の感染に及ぼす影響

*: 同一アルファベット間には同じ調査日の感染率に Tukey 法 (5% レベル) で有意差がないことを示す

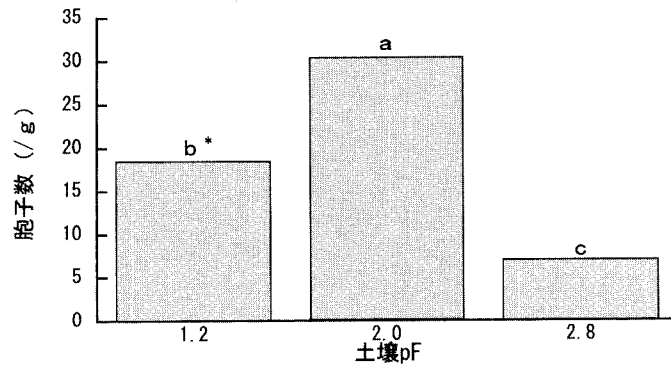


図-4 土壌水分の違いがアーバスキュラー菌根菌の胞子数に及ぼす影響
* : 同一アルファベット間には胞子数に Tukey 法 (5% レベル) で有意差がないことを示す

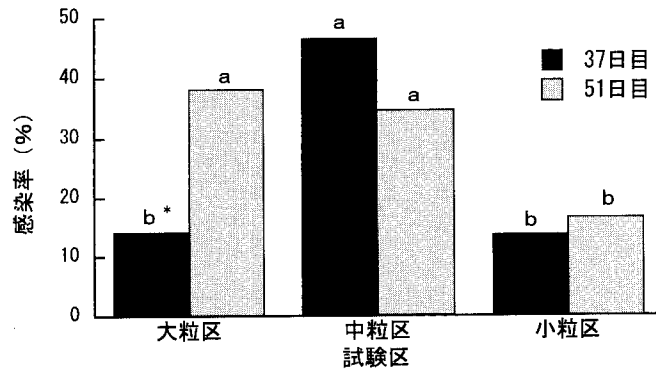


図-5 土壌粒子の大きさの違いがダイズにおけるアーバスキュラー菌根菌の感染に及ぼす影響
* : 同一アルファベット間には同じ調査日の感染率に Tukey 法 (5% レベル) で有意差がないことを示す

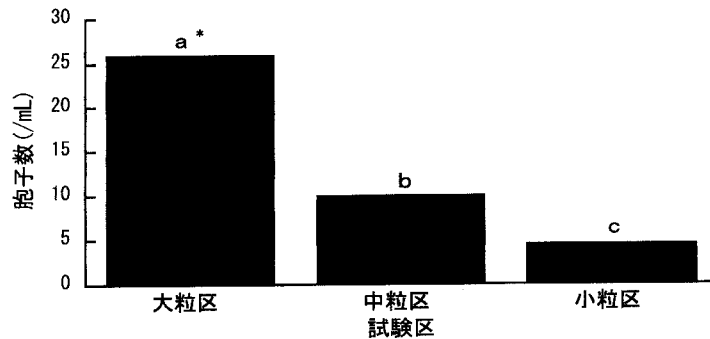


図-6 土壌粒子の大きさの違いがアーバスキュラー菌根菌の胞子数に及ぼす影響
* : 同一アルファベット間には胞子数に Tukey 法 (5% レベル) で有意差がないことを示す

のガス組成の違いも AM 菌の生態に影響を与えている可能性もある。

AM 菌の胞子は水中でも発芽するが、土壤が乾燥して土壤水分が極めて低くなると発芽や菌糸伸長を停止する (Daniels, 1980; Koske, 1981)。このことから水生植物の根にも菌根が発達すると考えられるが、実際には水生植物では菌根があまり発達していない。例えば、イネ (*Oryza sativa* L.) には湛水状態で生育する水稲と畑状態で生育可能な陸稲があるが、このうち陸稲の根には菌根がよく発達している。しかし、湛水状態で生育する水稲には菌根は殆ど発達していない。ところが、水稲でも落水後の根には菌根が発達する。さらに、菌根は水耕で栽培した作物の根でも溶液中に酸素を十分に供給すれば発達する。これらのことから AM 菌の胞子から菌糸を発芽させるには水分が必要であるが、発芽した菌糸を植物の根に感染させて菌根を発達させるには根の周辺に酸素が必要であると考えられる。しかし気体の中では酸素のみが AM 菌の胞子発芽や感染を左右しているかと言えば必ずしもそうとは限らない。例えば、Becard ら (1989) は寒天培地上で AM 菌の胞子を培養する際、二酸化炭素濃度を 0.03% から 0.5% に高めると菌糸の伸長が促進されたことを報告している。一般的に大気中の二酸化炭素濃度は 0.03% 程度であるが、土壤中は微生物や植物の根がエネルギー獲得のため酸素を消費して二酸化炭素を排出しているので大気中のガスに比べ二酸化炭素濃度が高い。さらに土壤の通気性は土壤中のガス組成に大きな影響を与えることから同じ土壤でも場所や地表からの深さによってもガス組成は著しく異なる。このことは土壤中の AM 菌は生息場所のガス組成の違いによって菌糸の伸長や根への感染状況が大きく変化することを意味する。したがって、土壤物理性の違いが AM 菌の生態にどのような影響をおよぼしているか明らかにするには土壤中に存在する個々のガスが AM 菌の生態にどのような影響をおよぼしているか明らかにするとともに AM 菌の胞子発芽や菌糸の伸長、根への感染を最も促進するガス組成と土壤水分について調査する必要がある。

5. 菌根の発達が土壤環境に及ぼす影響

土壤中に根が存在すると土壤の団粒化がはかれることはすでに述べたが、その根に菌根菌が感染していると土壤の団粒形成はより促進される (Tisdall *et al.*, 1982)。土壤からインゲンマメの根を引き抜いた際、菌根菌が感染していない個体に比べ菌根菌が感染した個体では根の周りに 5 倍以上も土壤が付着する (Sutton *et al.*, 1976)。これは植物の根に感染した菌根菌の外生菌糸が微細な土壤粒子を結びつけた結果である。AM 菌の外生菌糸は土

壤からリンをはじめとするミネラルや水分を吸収するために土壤中に伸び、長いものは数 cm にも達する (Li *et al.*, 1991)。そしてこの菌糸は根や根毛に比べて極めて細い (2~27 μ m) のでシルト粒子の孔隙中まで侵入することができる (Allen, 1982)。このことは菌根菌の外生菌糸が植物の根より効率的にミネラルや水分を吸収できる要因であるが、同時に外生菌糸が土壤粒子の孔隙中に侵入して土壤粒子をより強固に結びつける一因でもある。

根の表面に根毛が発達すると根と土壤溶液が接触する面積が増え、植物の養分吸収が有利になる。植物の根に感染した菌根菌は土壤中に外生菌糸を伸ばすが、この外生菌糸は植物の根の根毛と同じように養分の吸収面積を拡大させているだけにすぎないと考えられていた。しかし、近年外生菌糸は様々な方法によって土壤中のミネラルを可溶化していると考えられるようになってきている。例えば、Graustein ら (1977) は菌根菌の菌糸からシュウ酸カルシウムが産出され、このシュウ酸によって土壤中のミネラルの風化速度が増し植物が吸収できる養分が増加することを明らかにしている。また、Jurinak ら (1986) は AM 菌の外生菌糸の表面にシュウ酸塩を発見し、このシュウ酸が菌根菌のリン吸収を促進していると考えている。これらのことから植物の根が存在すると土壤の団粒化やミネラルの可溶化が促進されるが、その根に菌根菌が感染して菌根が発達していると土壤の団粒化やミネラルの可溶化はより促進され、土壤の作物生産力を向上させると推察される。

6. 根や菌根の発達が土壤侵食防止に果たす役割

土壤侵食とは雨水や風の作用によって土壤が流失または飛散する現象である。土壤侵食は土壤の中でも粒子が小さく腐植や養分を多く含む部分ほど受けやすい。したがって、著しい土壤侵食を受けると土壤の作物生産力が低下し、場合によっては施肥量の増大につながり生産コストの増加を招くこともある。さらに、土壤侵食によって耕地から流失した土壤粒子が河川や湖沼、海洋に流れ込むと水質汚染を引き起こすこともある。このようなことから土壤侵食の防止は作物生産の安定化や環境保全のために極めて重要と考えられる。土壤侵食を防ぐには土壤の表面を植物などで覆って雨水や風が直接土壤と接触しないようにすると効果的である。また、土壤構造を団粒化して土壤粒子を大きく重くすることによっても抑えることができる。このようなことから畑地においては常に作物を栽培して土壤表面にできるだけ風や雨が直接あたらないようにし、土壤中に根を存在させ、しかもその根に菌根菌を感染させることで土壤侵食の進行を抑制させることができると考えられる。このことを応用して近

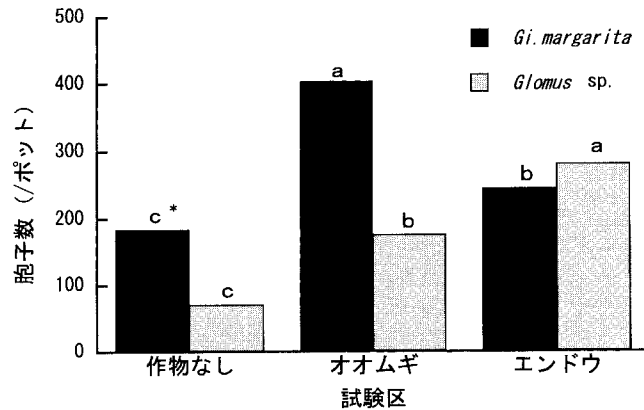


図-7 冬作物の導入が土壌中のアーバスキュラー菌根菌の胞子数に及ぼす影響
*: 同一アルファベット間にはそれぞれの菌について胞子数に Tukey 法 (5% レベル) で有意差がないことを示す

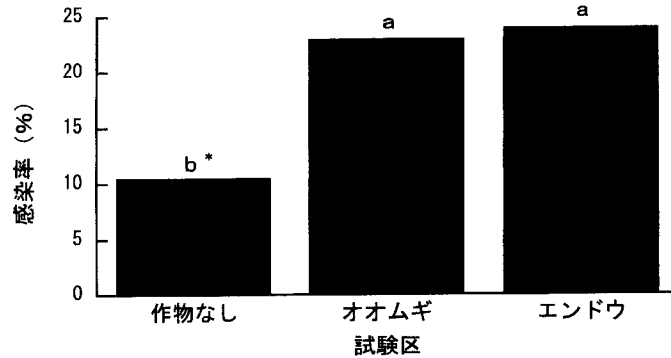


図-8 前作の違いが後作インゲンマメにおけるアーバスキュラー菌根菌の感染に及ぼす影響
*: 同一アルファベット間には Tukey 法 (5% レベル) で有意差がないことを示す

年、自然災害による荒廃裸地や開発に伴う裸地傾斜では二次災害の防止や表上の侵食を防ぐため植物の種子に菌根菌を混合して播種し、植物の根に菌根菌を感染させ被覆植物の生育を促進させている事例もある (丸茂ら, 1999)。

AM 菌は植物の根に感染して新たな胞子を形成する。しかし、長い間土壌中に植物の根がないと新たな胞子が形成されず胞子数が減少する。したがって、耕地土壌中の AM 菌胞子数を維持するには常に土壌中に植物の根を存在させればよいと考えられる。磯部ら (1999b) は AM 菌の胞子を接種した土壌をポットに充填し、そこに冬作物を栽培した場合としない場合で AM 菌の胞子数がどのように変化するか明らかにしている。この報告によると冬の間ポットに作物を栽培しない場合に比べオオ

ムギ (*Hordeum vulgare* L. emend. Lam.) やエンドウ (*Pisum sativum* L.) を栽培したほうが翌年の春における胞子数が多かった (図-7)。その結果、冬作物を導入すると後作インゲンマメ (*Phaseolus vulgaris* L.) における菌根菌の感染率が高くなり生育も冬作物を導入しなかった場合に比べ著しく良好となった (図-8, 9)。このことから圃場に常に作物を栽培することは土壌侵食を防止するだけでなく菌根菌胞子の密度維持と後作物の菌根発達を促すことがあり、土壌の生物相から見た地力維持につながると考えられる。

7. おわりに

これまでの長年の研究によって植物の根や菌根の発達と土壌の作物生産力との間には深い関係があることがわ



図-9 前作の違いが後作インゲンマメの生育に及ぼす影響

かってきた。そして今回述べてきたように根や菌根の存在は土壌物理性を改善し、可給態のミネラルを増加させ土壌の作物生産力向上に貢献していると考えられる。しかし、両者の間には様々な要素が絡んでおり、その全容を明らかにするまでには至っていない。また、根や菌根は土壌中で発達するため直接これを確認することが難しく、この問題を解決する上で大きな障害になっている。今後、土壌の作物生産力に対して根や菌根がどのような役割をになっているのか明らかにするには様々な学問分野の研究者が協力し、この問題を多角的に捕らえて研究を進める必要があるのではないかと。

また、土壌や根の研究をする際、よりクリアーな結果を得るために実験系を単純にして圃場よりポットさらに試験管レベルの単純な実験系で試験を実施することがある。しかし、単純な実験系で得られた結果はあくまでひとつの事例にすぎず、それがそのまま圃場での現象を示しているとは考えにくい。農業という産業の上に成り立っている我々の研究においては常に現場のことを意識した研究を行う必要があると考える。従って土壌や根の研究をする際にも圃場レベルで行う試験をより重視すべきではないかと。

引用文献

Ae, N., Arihara, J., Okada, K., Yoshihara, T. and Johansen, C. (1990): Phosphorus uptake by pigeon pea and its role in cropping systems of the Indian subcontinent, *Science*, **248**: 477~480.
 Allen, E.B. (1982): Influence of vesicular-arbuscular mycorrhizae on water movement through *Bouteloua gracilis* (H.B.K.) Lag ex Steud, *New Phytol.*, **91**: 191~196.

Allen, E.B. and Allen, M.F. (1986): Water relations of xeric grasses in the field: Interactions of mycorrhizas and competition, *New Phytol.*, **104**: 559~571.

Arihara, J., Ae, N., Okada, K. and Johansen, C. (1991): Improvement of soil productivity through legume-based cropping system in Indian Alfisols and Vertisols under semi-arid environments, *Tropical Agriculture Research Series*, **24**: 157~173.

有原丈二 (1999): 第一章リン酸からみた輪作の効果と作付戦略, 現代輪作の方法, 39~64, 農文協, 東京.

Becard, G. and Piche, Y. (1989): Fungal growth stimulation by CO₂ and root exudates in vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis, *Appl. Environ. Microbiol.*, **55**: 2320~2325.

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

Graustein, W.C., Cromack, K. Jr. and Sollins, P. (1977): Calcium oxalate: Occurrence in soils and effect on nutrient and geochemical cycles, *Science*, **198**: 1252~1254.

Harley, J.L. (1971): Fungi in Ecosystems, *J. Appl. Ecology*, **8**: 627~642.

Iijima, M. and Kono, Y. (1992): Development of golgi apparatus in the root cap cells of maize (*Zea mays* L.) as affected by compacted soil, *Annals of Botany*, **70**: 207~212.

飯島盛雄 (1998): 根の分泌物, 根の事典編集委員会編,

- 根の事典, 292~295, 朝倉書店, 東京.
- 磯部勝孝・藤井秀昭・坪木良雄 (1993): ダイズの VA 菌根の発達におよぼす土壌物理性の影響, 日作紀., **62** (別2): 236~237.
- Isobe, K. and Tsuboki, Y. (1998): Relationship between the amount of root exudates and the infection rate of arbuscular mycorrhizal fungi in gramineous and leguminous crops, *Plant Prod. Sci.*, **1**: 37~38.
- 磯部勝孝・坪木良雄 (1999 a): インゲンマメ栽培におけるアーバスキュラー菌根菌の利用に関する研究—接種々間でのインゲンマメの生育の違い—, 日作紀., **68**: 112~117.
- 磯部勝孝・坪木良雄 (1999 b): 冬作物の導入がアーバスキュラー菌根菌の密度と後作インゲンマメの生育に及ぼす影響, 日作紀., **68**: 118~125.
- Jurinak, J.J., Dudley, L.M., Allen, M.F. and Knight, W. G. (1986): The role of calcium oxalate in the availability of phosphorus in soils of semiarid regions: A thermodynamic study, *Soil Science*, **142**: 255~261.
- 小林裕志 (1994): 根による団粒形成, 森田茂紀・阿部淳編, 根ハンドブック, 123~124, 根研究会, 東京.
- Koske, R.E. (1981): *Gigaspora gigantea*: Observations on spore germination of a VA-mycorrhizal fungus, *Mycologia*, **73**: 288~300.
- Li, X-L., George, E. and Marschner, H. (1991): Extension of the phosphorus depletion zone in VA-mycorrhizal white clover in a calcareous soil, *Plant Soil*, **136**: 41~48.
- 丸本卓哉・河野伸之・江崎次夫・岡部宏秋 (1999): 火山灰荒廃地の菌根菌利用による植生復元, 土と微生物, **53**: 81~90.
- Matsubara, Y., Tamura, H. and Harada, T. (1995): Growth enhancement and verticillium wilt control by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus inoculation in eggplant, *J. Japan. Soc. Hort. Sci.*, **64**: 555~561.
- Mosse, B. (1957): Growth and chemical composition of mycorrhizal and non-mycorrhizal apples, *Nature*, **179**: 922~924.
- Nicolson, T.H. (1959): Mycorrhiza in the gramineae, *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, **42**: 421~438.
- Niemira, B.A., Hammerschmid, R. and Safir, G.R. (1996): Postharvest suppression of potato dry rot (*Fusarium sambucinum*) in pre-nuclear minitubers by arbuscular mycorrhizal fungal inoculum, *American Potato J.*, **73**: 509~515.
- Puthur, J.T., Prasad, K.V.S.K., Sharmila, P. and Saradhi, P. (1998): Vesicular arbuscular mycorrhizal fungi improves establishment of micropropagated *Leucaena leucocephala* plantlets, *Plant Cell Tissue and Organ Culture*, **53**: 41~47.
- Read, D.B. and Gregory, P.J. (1997): Surface tension and viscosity of axenic maize and lupin root mucilages, *New Phytol.*, **137**: 623~628.
- Simpson, D. and Daft, M.J. (1990): Interaction between water-stress and different mycorrhizal inocula on plant growth and mycorrhizal development in maize and sorghum, *Plant Soil*, **121**: 179~186.
- Stubblefield, S.P., Taylor, T.N. and Trappe, J.M. (1987): Fossil mycorrhizae: A case for symbiosis, *Science*, **237**: 59~60.
- Sutton, J.C. and Sheppard, B.R. (1976): Aggregation of sand-dune soil by endomycorrhizal fungi, *Can. J. Bot.*, **54**: 326~333.
- 鈴木達彦 (1987): VA 菌根に関する諸問題 [9], 農及園: **62**: 817~821.
- 俵谷圭太郎・木根淵高秋・渡辺重樹・我妻忠雄・鈴木源士 (1996): Arbuscular 菌根菌の接種がネギ (*Allium fistulosum*) の生育とリン吸収に及ぼす影響, 土肥誌., **67**: 294~298.
- Tisdall, J.M. and Oades, J.M. (1982): Organic matter and water-stable aggregates in soil, *J. Soil Science*, **33**: 141~163.
- 依藤敏昭・鈴木源士 (1995): 菌根菌の活かし方, p.167, 農文協, 東京.

受稿年月日: 2000年7月27日
 受理年月日: 2000年10月19日