

DA  
1471  
1995  
HG

海浜植物ハマニンニクパッチにおける  
VA菌根菌の生態学的研究

筑波大学 大学院  
農学研究科  
農林学専攻

阿部 淳一

寄	贈
阿	平成
部	年
淳	月
一	日
氏	

96004886

## 謝辞

本研究を行うにあたり、終始懇切なる御指導と御鞭撻をいただいた筑波大学農林学系勝屋敬三博士に対して心より感謝の意を表す。また、菌根および菌根の研究に関する概念について多く御教授いただいた農林水産省国際農林水産業研究センター故増原 学博士に深謝の意を表す。

研究を進めるにあたって、VA菌根菌の生態学について御教授をいただいたThe University of Sydney, School of Biological Sciences, Dr. P. A. McGeeならびに海浜植物の生理生態学に関する御教示をいただいた筑波大学生物科学系石川真一博士に厚く感謝の意を表す。さらに、調査地の測量について御助言をいただいた筑波大学農林学系内田煌二博士、また温室の利用にあたり農林水産省農業環境技術研究所鳥山重光博士ならびに菌根菌の同定および御助言をいただいたThe Forestry Authority, Forestry Commission, Research Division, Dr. C. Walkerに深厚なる謝意を表す。

さらに、本研究の遂行にあたり、絶えざる激励と御助言いただいた筑波大学生物科学系徳増征二博士、同大学農林学系柿嶋 眞博士、同山岡裕一博士、同今津道夫博士に厚く感謝の意を表す。また、様々な御援助と御助言をいただいた中島智氏、山田明義氏をはじめ筑波大学農林学系植物病理学および菌学研究室の皆様にも心より御礼を申し上げます。

尚、この論文をラン科植物の菌根のみならず菌根一般に多彩な業績を残した故増原 学博士に捧げる。

## 目次

第1章	緒論	1
第2章	汀線に近いハマニンニクパッチのVA菌根菌	11
	I. 材料および方法	12
	II. 結果	21
	III. 考察	37
第3章	带状分布する海岸砂丘植生とVA菌根菌	41
	I. 材料および方法	42
	II. 結果	46
	III. 考察	59
第4章	VA菌根菌とハマニンニクに及ぼすpHおよび 塩化ナトリウム濃度の影響	62
	I. 材料および方法	63
	II. 結果	68
	III. 考察	82
第5章	総合考察および結語	86
	摘要	90
	引用文献	96
	写真説明	106

海浜に生息している種子植物は養分が乏しく、塩分を多く含む砂に生え、海水のしぶきや飛砂などの厳しい環境ストレスに常にさらされている。海浜植物は主に耐塩性で被砂の害にもよく適応し、多くは根茎が長い多年生の地中植物である（石塚ら, 1977）。このような海浜植物にはVA菌根（Vesicular-arbuscular mycorrhizae; VAM）が主に形成されるが（Brundrett, 1991）、海浜などのやせた土地では養分の吸収を助けるVA菌根菌（Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi; VAMF）との共生が宿主植物の生育に貢献していると考えられる（Harley and Smith, 1983）。

VA菌根の特徴は根の皮層の細胞間または細胞内に“嚢状体”（vesicles）と細胞内に“樹枝状体”（arbuscules）という菌根菌の器官<sup>1)</sup>が形成されていることである（写真3）。しかし、一部のVA菌根菌は嚢状体を形成せず（*Scutellospora*属菌と*Gigaspora*属菌）、研究者によってはVA菌根菌を“arbuscular mycorrhizal fungi; AMF”と総称している。

菌根の有無については被子植物（223,400種）のわずか3%の種が調査されたにすぎないが、そのうち82%に菌根が確認された。このうち50%ではVA菌根のみが観察され、その他の菌根<sup>2)</sup>が15%、VA菌根およびその他の菌根の、両タイプを形成する種が5%含まれていた（Trappe, 1987）。従って、菌根を有する被子植物の67%が常にVA菌根菌と共存していることになる。さらに、VA菌根は被子植物の他コケ（主にタイ類）、シダや裸子植物の多くの陸上植物で確認されている（Harley and Smith, 1983）。

また、イギリスの植生のデータベースを用いた調査によりVA菌根性植物は非菌根性植物よりも高いpHの土壤環境に生息でき、特にVA菌根性多年生植物は非菌根

1) Vesiclesの直訳は小嚢、小胞であるため、嚢状体より小胞状体がよいと思われる。Arbusculesの直訳は小樹、灌木であるが、樹枝状体は全くの誤訳および意味をなさないため、小樹状体などがより適切であると考え、樹枝状体を用い、混乱を避けることにした。

2) 他の菌根では樹木に多い外生菌根（主に担子菌類と子囊菌類）、ツツジ科植物の菌根（主に子囊菌）、ラン科植物の菌根（担子菌）、イチヤクソウ科植物の菌根（内外生菌根ともいう；担子菌と子囊菌）などが知られている（Harley and Smith, 1983）。

性多年生植物より著しく多くの棲息地タイプに生存することが示された (Peat and Fitter, 1993) . 従って, 陸上植物が分布する自然生態系のほとんどにVA菌根菌が分布していることが充分考えられる (Brundrett, 1991) .

陸上植物のVA菌根の存在は20世紀の初頭にすでに知られていたが, 根組織からの菌根菌の分離培養が成功しなかったため<sup>3)</sup>, VA菌根の研究は外生菌根やラン科植物の菌根の研究よりも遅れることになった. 事実, VA菌根と菌類の孢子嚢果 (sporocarp) が菌糸によってつながっていることが初めて証明されたのは1950年代になってからである (Mosse, 1953, 1956) . この孢子嚢果が形態的に接合菌類の *Endogone* 属菌の孢子嚢果に類似したため, このVA菌根菌は *Endogone* 属菌と同定された (Gerdemann and Trappe, 1974) . しかし, *Endogone* 属の分類は再検討され, 現在, 接合孢子を形成し主に腐生的 (一部, 外生菌根性) な生活を有する菌類 [Endogonales ; Endogonaceae ; *Endogone* 属 (1目1科1属) ] と, 接合孢子に加えて無性生殖孢子<sup>4)</sup> およびVA菌根を形成する菌類 [Glomales ; Acaulosporaceae, Gigasporaceae, Glomaceae ; *Acaulospora* 属, *Entrophospora* 属, *Gigaspora* 属, *Glomus* 属, *Sclerocystis* 属, *Scutellospora* 属 (1目3科6属) ] に分類されている (Morton and Benny, 1990) . Glomalesは主に孢子および孢子壁の形態形質によって区別されている (Morton and Benny, 1990) (Fig. 1-1) .

本論文でのVA菌根菌の分類学的取り扱いにはMorton and Benny (1990) の分類体系に従うが, このGlomalesの分類を含め分類体系には多くの問題があるとされてる (Morton, 1993) . 例えば, Glomalesに属する菌類は全てVA菌根を形成 (特に, 樹枝状体の形成) すると記載されているが, *Sclerocystis* 属や *Glomus* 属の一部ではVA菌根形成が不明であったり (*G. globiferum*), 不明確であったり (*G. pubescens*), 形成しない (*G. tubaeforme*<sup>5)</sup>) 場合が生じる. また, Glomalesでは

---

<sup>3)</sup> VA菌根菌の純粋培養は現在も成功していない (Williams, 1992) .

<sup>4)</sup> 本論文ではGlomalesが形成する無性生殖の孢子を孢子と以下称する (Morton, 1988) . 厚膜孢子という研究者もいるが, 分生子形成様式では内出芽型 (endoblastic) である.

<sup>5)</sup> 外生菌根を形成する (Warcup, 1985) ため, この菌を新属として扱い, *Densospora tubiforme* と改名されている (McGee and Baczocho, 1994) .

*Gigaspora decipiens* (Tommerup, 1988; Tommerup and Sivasithamparam, 1990) 以外の接合胞子が観察されていないため、*Acaulospora*属や*Scutellospora*属の胞子の germination shield (胞子の発芽管が伸長する部分) で原形質分裂、核分裂、減数分裂などが行われているという説すらあり (C. Walker, personal communication), 接合菌類におけるGlomalesの分類学的位置が明確ではない。

1934年Asaiは様々な陸上植物の棲息地における菌根形成の調査の一環として熊本県の網田(おうだ)と鹿児島県の吹上浜の海岸の海浜植物27種の根を観察し、そのうち19種(70%)に内生菌根(VA菌根)が形成されていることを報告した(Tab. 1-1)。また、オランダ(Ernst et al., 1984)、イギリス(Nicolson, 1960)、イタリア(Giovanntti and Nicolson, 1983; Puppi and Riess, 1987)、北米(Allen and Allen, 1992)、ハワイ(Koske and Gemma, 1990)、オーストラリア(Peterson et al., 1985; Logan et al., 1989)などの海浜および海岸砂丘における植物の菌根の調査でもAsaiと同様に主にVA菌根が観察されている(Tab. 1-1)。

海浜および海岸砂丘におけるVA菌根菌の研究はNicolson(1960)によって本格的に開始されたが、これはまた自然植生におけるVA菌根菌の生態学のパイオニア的な研究でもある。この研究では3ヶ所の海岸砂丘で、イネ科海浜植物のVA菌根菌の感染率および土壤中菌糸(external mycelium)の出現率を汀線に近い砂丘から安定砂丘の間で調査している。特に、安定砂丘で感染率および土壤中菌糸の出現率が高く、菌根菌の発生に直接影響する要因は土壤の環境要因(pH、炭酸カルシウム濃度など)よりも、宿主植物の種類、棲息環境の安定性、砂の有機物の量と質<sup>6)</sup>、微生物活性が重要な要因であると考察した(Nicolson, 1960)。

Wet-sieving and decanting法の開発によってVA菌根菌の胞子が土壤中から効率的に分離されるようになり(Gerdemann and Nicolson, 1963)、VA菌根菌に関する研究が飛躍的に増加した。海浜および海岸砂丘の植物の菌根菌に関しては特に北米からの報告が多く(Sylvia, 1986; Koske, 1981, 1987; Rose, 1988)、他、オーストラリア(Koske, 1975)、イタリア(Giovanntti and Nicolson, 1983; Giovanntti, 1985;

---

<sup>6)</sup> 分解された植物性の有機物に菌根菌が侵入して分散されと考えていた。

Puppi and Riess, 1987), イギリス (Nicolson and Johnston, 1979), オランダ (Ernst et al., 1984), 日本 (阿部, 1991; Abe et al., 1994; Abe and Katsuya, 1995) などから報告されている (Tab. 1-2.)。また, 大陸を越えた共通種 (例えば, *Acaulospora scrobiculata*, *Glomus aggregatum*, *Scutellospora calospora*) があることが知られており, VA菌根菌には汎存種が存在する可能性が示唆されている (Morton, 1990)。

Koske (1975, 1987) はオーストラリアや北米の大西洋沿岸の海岸砂丘で一連のVA菌根菌に関する生態学的研究を行った。初めに汀線近い砂丘から安定砂丘へ行くに従い海浜植物のVA菌根菌の感染率の増加と同時に菌根菌の孢子形成量も増加することを確認した。次にニュージャージー州からバージニア州 (直線距離355 km) の海岸砂丘における優占種3種の宿主植物の根系に分布するVA菌根菌を調査し, 4属23種のVA菌根菌を分離・同定し, そのうちの3種 (*Gigaspora gigantea*, *Acaulospora scrobiculata*, *Scutellospora dipapillosa*) が優占種であった。また, 6調査地の菌根菌の構成種数が地理的に南下するに従って増加したため, 気温が菌根菌の群集構成に影響する重要な要因であると考察した。一方, ロードアイランド州の海岸砂丘 (barrier sand dune) におけるVA菌根菌の孢子個体群の調査では砂のpH, 砂の含水率, 有機物含有率, 塩類濃度 (塩素濃度) などの土壌要因と孢子個体群には相関が認められなかった (Koske and Halvorson, 1981)。このことから, 土壌要因 (砂のpH, 有機物含有率, 塩類濃度) は孢子の生産量や砂中の孢子の分布に影響しないと推察された (Gemma et al., 1989; Friese and Koske, 1991)。

また, 海岸砂丘のVA菌根菌5種 (*G. gigantea*, *A. scrobiculata*, *S. calospora*, *S. persica*, *S. pellucida*) における孢子形成の季節変動の調査の結果, 砂丘から採取した砂サンプルに多くのVA菌根菌の種が混在している場合, *S. pellucida*以外の4種は他に混在する菌根菌より著しく多く孢子を形成する傾向が多く観察され, VA菌根菌の孢子形成では拮抗的な相互作用が種間に働いていると推測された。また, 5種中2種 (*A. scrobiculata*, *S. persica*) の孢子形成の季節変動には統計的な有意差が認

められた (Gemma et al., 1989) . このようなことから, VA菌根菌の孢子生産量は海岸のような厳しい環境がもたらす土壤環境要因よりも菌根菌間の競争や宿主植物の被度のような生物的要因がより強く影響しているという主張がなされてきた (Koske and Halvorson, 1981) .

海岸砂丘における砂中のVA菌根菌の孢子の分布パターンを調査するため, 統計的な分布モデルとの適合性検定を行ったところ, 孢子の分布は負の2項分布のモデルに特によく適合することがわかり, 菌根菌の孢子はランダムな分布でなく孢子の集合体 (spore aggregations) を形成していると推測された (Sylvia, 1986; Friese and Koske, 1991) .

VA菌根菌は生息するためには宿主を絶対的に必要とし, 宿主植物から主に炭素化合物 (光合成産物) を得ている. 一方, 菌根菌は宿主植物に対しては土壤中で遊離しにくいイオンを吸収し, 供給している. 基本的にはリン酸を供給しているといわれているが,  $Zn^{2+}$ ,  $Cu^{2+}$  なども供給していることが見いだされている (Fitter, 1985; Fitter and Merryweather, 1992) . このVA菌根菌と宿主植物との共生関係についてはよく研究されている (Harley and Smith, 1983) . 農業関係者からも注目されている生態系におけるVA菌根菌の働きは植物へのリンの供給であると考えられている. また, この共生関係において植物へのリンの供給がVA菌根菌の最も重要な働きであるとするれば, 菌根菌と宿主植物におけるリンの供給と炭素の消費を調べることで, すなわちVA菌根の費用・便益分析 (cost-benefit analysis) によってこの相利共生の行方を予測することができる ( Fitter and Merryweather, 1992) . しかしながら, 自然界の菌根性植物<sup>7)</sup>におけるリンの流入 (inflow) は温室やグロースチャンバで生育させた植物や農作物のリンの流入より通常低かった (Fitter and Merryweather, 1992) . また, オランダの海岸砂丘での調査では, 汀線から500 mおよび1500-2000 m の2つの調査区を設け, それぞれに生息する多年生のイネ科海浜植物 *Calamagrostis epigeios* の菌根菌感染率および根のP, K, Ca, Naの含量を測定した. その結果, 汀線に近い調査区では感染率は0.1-5%, 無機物はそれぞれ

---

<sup>7)</sup> 自然条件下で菌根が観察される植物のこと.



90, 650, 881,  $22 \mu\text{mol/g}$ 乾燥重量であり、内陸側よりの調査区では感染率は0.1-60%, 無機物は48, 320, 616,  $7 \mu\text{mol/g}$ 乾燥重量であった。このことから、菌根菌は特にリンの吸収には貢献していないと考え、砂丘という貧栄養な土壤にも関わらず、野生植物における菌根菌の生態学的重要性に疑問が示された (Ernst et al., 1984)。

また、林床に生息する野生の多年生ユリ科植物 (*Hyacinthoides non-scripta*) に対するVA菌根菌の生態的役割を調べるため、季節的に植物体内のリン濃度および炭素化合物の生産量を調査した結果、成熟した個体では球根を更新する際、体内のリン濃度が増加し、同時にVA菌根菌の感染率の上昇が観察され、新しい球根が形成された (Merryweather and Fitter, 1995a)。従って、植物体内へのリン流入を増加させるためには、植物は菌根菌によるリン供給を必要とすると考察した。また、苗は成熟した個体より菌根菌の感染率が低いが、VA菌根菌の感染がないと枯死する可能性があることを報告した (Merryweather and Fitter, 1995ab)。従って、植物は生活環の特定な時期にのみVA菌根菌を必要とし、それ以外の時期は植物にとってVA菌根菌は宿主植物へ利益を与えない寄生菌であると考えられる (Fitter, 1989)。

我が国において阿部 (1991), Abe et al. (1994) は海浜におけるVA菌根菌の調査で3種類の海浜植物のパッチ (純群落) から砂を定期的に1年間採取し、胞子を分離・同定した。その結果、汀線に最も近く生息するハマニンニク (イネ科) パッチ、やや内陸側よりに生息するネコノシタ (キク科) パッチとオニシバ (イネ科) パッチでは、それぞれにVA菌根菌の構成種や胞子数に特徴があった。ハマニンニクパッチでは *Glomus* 属菌の胞子が多く分離され、一方、ネコノシタおよびオニシバパッチでは主に *Scutellospora* 属菌, *Acaulospora* 属菌および *Glomus* 属菌から構成され、特に *S. gregaria* の胞子が優占的に分離された。年間を通じてネコノシタパッチではオニシバパッチより菌根菌の胞子は少なかった。従って、このハマニンニクパッチでは *Glomus* 属菌が優占的に分布すると推測し、この *Glomus* 属菌の優占的分布にはハマニンニクまたはハマニンニクの土壤環境が関与していると考えた。

本研究は汀線付近のハマニンニクパッチにおける *Glomus* 属菌の優占的分布の理

由を明らかにすることを目的とした。すなわち、汀線付近のハマニンニクは *Glomus* 属菌と特異的に菌根を形成するという生物的要因によるのか、または *Glomus* 属菌が他属のVA菌根菌より汀線付近の環境条件に適応しているという環境要因によるのかについて検討した。これらの調査を通し、最終的に海浜におけるVA菌根菌の生態、海浜植物の分布との関係を明らかにすることを試みた。

- Endogonales** Moreau (1953), emend. Morton & Benny (1990)
  - Endogonaceae** Paoletti (1889), emend. Morton & Benny (1990)
    - Endogone* Link ex Fries
- Glomales** Morton & Benny (1990)
  - Glomineae** Morton & Benny (1990)
    - Glomaceae** Pirozynski & Dalpé (1989)
      - Glomus* Tulasne & Tulasne (1845)
      - Sclerocystis* Berkeley & Broome (1875)
    - Acaulosporaceae** Morton & Benny (1990)
      - Acaulospora* Gerdemann & Trappe (1974), emend. Berch (1986)
      - Entrophospora* Ames & Schneider (1979)
  - Gigasporineae** Morton & Benny (1990)
    - Gigasporaceae** Morton & Benny (1990)
      - Gigaspora* Gerdemann & Trappe (1979)
      - Scutellospora* Walker & Sanders (1986)

Fig. 1-1. Classification of **Endogonales** and **Glomales** after Morton & Benny (1990).

Tab. 1-1. Occurrence of mycorrhizae in coastal sand dune.

Location	Flora surveyed (Number of plant species)	Proportion of species with types of mycorrhizae <sup>1</sup>	Reference
The Netherlands	grass, forb (15)	VAM 73%; NM 27%	Ernst et al. (1984)
U.K.	Poaceae (7)	VAM	Nicolson (1960)
Italy	angiosperm (21)	VAM 86%; NM 14%	Giovannetti and Nicolson (1983), Giovannetti (1985), Puppi and Riess (1987)
U.S.A. (Atlantic coast)	herb, shrub, tree (15)	VAM 40%; Arb 7%; Ect 13%; NM 40%	Koske and Halvorson (1981), Sylvia (1986), Allen and Allen (1992)
	(Hawaii)	vascular plant (31)	VAM 74%; NM 26% Koske and Gemma (1990)
Australia (Heron Island)	angiosperm (41)	VAM 59%; NM 41%	Peterson et al., 1985
	(New South Wales)	vascular plant (41) NM 10%	VAM 88%; Eri 2%; Logan et al., 1989
Japan	angiosperm (27)	VAM 70%; Ect 4%; NM 26%	Asai (1934)

<sup>1</sup> VAM: vesicular-arbuscular mycorrhiza; Arb: arbutoid mycorrhiza; Ect: ectomycorrhiza; Eri: ericoid mycorrhiza; NM: non mycorrhiza.

Table 1-2. A list of VA mycorrhizal fungi, which found in coastal sand dunes.

Species	Distribution	Reference <sup>1)</sup>
<i>Acaulospora elegans</i> Trappe & Gerd.	U.S.A.3	3
<i>A. laevis</i> Gerd. & Trappe	U.S.A.3	3
<i>A. morrowae</i> Spain & Schenck	U.S.A.2	2
<i>A. scrobiculata</i> Trappe	Japan; Australia; U.S.A.1; U.S.A.2	1, 2, 9
<i>Gigaspora albida</i> Schenck & Smith	U.S.A.1; U.S.A.2	1, 2
<i>G. gigantea</i> (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe	Australia; U.S.A.1	1, 5
<i>G. margarita</i> Becker & Hall	U.S.A.3	3
<i>G. rosea</i> Nicol. & Schenck	U.S.A.1	1
<i>Glomus aggregatum</i> Schenck & Smith emend. Koske	U.S.A.1; U.S.A.2; Japan; U.S.A.(Hawaii)	1, 2, 9, 12
<i>G. botryoides</i> Rothwell & Victor	Italy	7
<i>G. caledonium</i> (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe	U.S.A.1	1
<i>G. constrictum</i> Trappe	U.S.A.1	1
<i>G. deserticola</i> Trappe, Bloss & Menge	U.S.A.2	2
<i>G. etunicatum</i> Becker & Gerd.	U.S.A.1	1
<i>G. fasciculatum</i> (Thaxter sensu Gerd.) Gerd. & Trappe	U.S.A.1; U.S.A.3; U.K. <sup>2)</sup> ; Italy <sup>2)</sup> ; The Netherlands	1, 3, 6, 7, 8
<i>G. fecundisporum</i> Schenck & Smith	U.S.A.1	1
<i>G. geosporum</i> (Nicol. & Gerd.) Walker	Italy	7
<i>G. globiferum</i> Koske & Walker	U.S.A.1; U.S.A.2	1, 2
<i>G. halon</i> Rose & Trappe	U.K.	6
<i>G. hoi</i> Berch & Trappe	U.S.A.3	3
<i>G. macrocarpum-microcarpum</i> ?	Italy	7
<i>G. microaggregatum</i> Koske, Gemma & Olexia	U.S.A.1; U.S.A.4; Japan; U.S.A.(Hawaii)	1, 4, 9, 10
<i>G. mosseae</i> (Nicol. & Gerd.) Gerd. & Trappe	Italy; Japan	7, 9
<i>G. nanolumen</i> Koske & Gemma	U.S.A.(Hawaii)	11
<i>G. occultum</i> Walker	U.S.A.1	1
<i>G. pansihalos</i> Berch & Koske	U.S.A.1; U.S.A.4	1, 4
<i>G. pustulatum</i> Koske, Friese, Walker & Dalpe	U.S.A.1	1
<i>G. tortuosum</i> Schenck & Smith	U.S.A.1; Japan	1, 9
<i>G. trimurales</i> Koske & Halvorson	U.S.A.1; U.S.A.4	1, 4

(continued)

Table 1-2. (continued) A list of VA mycorrhizal fungi, which found in coastal sand dunes based upon species description.

<i>Sclerocystis rubiformis</i> Gerd. & Trappe	U.S.A.1; U.S.A.3	1, 3
<i>Scutellospora arenicola</i> Koske & Halvorson	U.S.A.4	4
<i>S. calospora</i> (Nicol. & Gerd.) Walker & Sanders	U.S.A.1; U.S.A.3; Australia; Italy	1, 3, 5, 7
<i>S. coralloides</i> (Trappe, Gerd. & Ho) Walker & Sanders	U.S.A.3	3
<i>S. dipapillosa</i> (Walker & Koske) Walker & Sanders	U.S.A.1	1
<i>S. erythropha</i> (Koske & Walker) Walker & Sanders	U.S.A.1	1
<i>S. fulgida</i> Koske & Walker	U.S.A.1	1
<i>S. gilmorei</i> (Trappe & Gerd.) Walker & Sanders	U.S.A.3	3
<i>S. gregaria</i> Nicol. & Schenck	U.S.A.1; Japan	1, 9
<i>S. heterogama</i> (Nicol. & Gerd.) Walker & Sanders	U.S.A.3; Australia?	3, 5
<i>S. pellucida</i> (Nicol. & Schenck) Walker & Sanders	U.S.A.1; U.S.A.3	1, 3
<i>S. persica</i> (Koske & Walker) Walker & Sanders	U.S.A.1; Italy	1, 7
<i>S. reticulata</i> (Koske, Miller & Walker) Walker & Sanders	U.S.A.1	1
<i>S. verrucosa</i> Koske & Walker) Walker & Sanders	U.S.A.1; U.S.A.2	1, 2
<i>S. weresubiae</i> Koske & Walker	U.S.A.1; U.S.A.2	1, 2
Total 44 spp.		

<sup>1)</sup> 1: U.S.A.1 (Rhode Island, Massachusetts, New Jersey, Virginia): Koske, 1987; Koske and Tews, 1987; Friese and Koske, 1991.

2: U.S.A.2 (Florida): Sylvia, 1986.

3: U.S.A.3 (Oregon): Gerdemann and Trappe, 1974; Rose, 1988.

4: U.S.A.4 (California): Berch and Koske, 1986; Koske and Walker, 1986; Koske nad Halvorson, 1989.

5: Australia (North South Wales): Koske, 1975.

6: U.K.: Nicolson and Johnston, 1979; Rose and Trappe, 1980.

7: Italy: Giovannetti and Nicolson, 1983; Giovannetti, 1985; Puppi and Riess, 1987 (Coast of Tyrrhenian Sea).

8: The Netherlands: Ernst et al., 1984.

9: Japan: Abe, 1991; Abe et al., 1994; Abe and Katsuya, 1995.

10: Koske et al., 1986.

11: Koske and Gemma, 1989a.

12: Koske, 1985.

<sup>2)</sup> This was considered to be *G. aggregatum* (Koske and Tews, 1987).

## 第2章 汀線に近いハマニンニクパッチのVA菌根菌の生態

我が国ではハマニンニク (*Elymus mollis* Trin.<sup>8)</sup>) は北海道, 本州, 九州 (北部) の海岸に分布し, 太平洋沿岸では北海道から静岡まで, 日本海側では北海道から北九州まで観察されている. さらに, 極東ロシア, 千島列島, サハリン, 北米 (アメリカのものを別種とする見解もある) などの北半球の太平洋沿岸に主に分布する (長田, 1989). ハマニンニクの稈は長く (高さ50-120 cm), 長い地下茎とほふく枝を伸長し, 植生限界に汀線の近い砂浜から内陸側にかけて純群落をよく形成する多年生のイネ科植物である (写真1). また, 飛砂に強く, 砂土, 塩性土壌やアルカリ性土壌でもよく生育するので, 日本では飛砂防止のため砂丘の海に面している斜面に植栽されることが多い.

VA菌根菌の散布体 (propagule) は孢子だけではなく, 根外菌糸 (extraradical hyphae; 根の周辺の菌根菌の菌糸), 生きているまたは枯死した菌根内の菌糸が知られているが (Tommerup and Abbott, 1981; Tommerup, 1992), 一般的には孢子が最も重要な散布体であると考えられている (Brundrett, 1991). しかし, オーストラリアの半乾燥地の土壌では発芽可能なVA菌根菌の孢子が少ないにもかかわらず, 菌根はよく形成され, さらに孢子を形成しない菌根菌も確認された. このような環境では菌根菌の孢子よりも菌糸が重要な散布体であり, 菌根菌は様々な生き残り戦略を有すると考察された (McGee, 1989).

著者は1990年に茨城県波崎町の海浜で汀線に近いハマニンニクパッチ (汀線から約40 m), ハマグルマパッチ (汀線から約130 m) およびオニシバパッチ (汀線から約150 m) のVA菌根菌の孢子を1年間毎月調査した. ハマニンニクパッチでは *Glomus*属菌の孢子が *Acaulospora*属菌や *Scutellospora*属菌の孢子よりも年間を通じて優占的に形成され, オニシバパッチとハマグルマパッチでは特に *Scutellospora*属菌の孢子が主に分離された (Abe et al, 1994). しかし, この調査ではVA菌根菌の

---

<sup>8)</sup> 植物の和名および学名は大井 (1992) に従った. *Elymus mollis* Trin. でなく *Leymus mollis* (Trin.) Pilger であるという分類学的な見解がある (長田, 1989). また, 和名ではテンキグサとも呼ぶ.

胞子のみ観察し、他の散布体の存在を考慮せず行った。

本実験の目的は、汀線に近いハマニンニクパッチにおけるVA菌根菌の生態を明らかにすることであり、そのため、次の実験を行った。(1) 地理的に異なる3カ所の海浜でそれぞれ汀線に近いハマニンニクパッチ1カ所を選択し、各ハマニンニクパッチのVA菌根菌の構成種と土壌pHおよび土壌塩化ナトリウム濃度との関係を調査した。なお、1カ所では選択したパッチに隣接している2つのパッチを選び、隣接したパッチ間のVA菌根菌の構成種を比較した。(2) 多年生のハマニンニクのパッチで胞子以外の散布体で増殖・分散している菌根菌の分離を試みた。(3) 砂浜の植生限界よりさらに汀線より*Glomus*属菌以外のVA菌根菌が分布しているか調査した。そして、砂浜の植生限界に分布するハマニンニクパッチにおけるVA菌根菌の分散および定着方法について考察した。

## I. 材料および方法

### 1. 調査地

調査地としては海水浴場などに利用されておらず、汀線付近にハマニンニクの純群落が分布する次の海浜3カ所を選択した。

(1) 茨城県鹿島郡波崎町十町歩の海浜（以下“茨城”または“Ibaraki”と省略）は太平洋に面し、茨城県鹿島町と千葉県銚子市のほぼ中間に位置する（Fig. 2-1）。この地域の浸食砂丘は鹿島砂丘と呼ばれ、昭和20年代に飛砂防止のためクロマツによる海岸保安林の造林が行われた。現在は海から約110 mに飛砂防止のため人為的に砂丘が造成され、その上にハマニンニクとチガヤが植栽されている。また、この砂丘と海の間には汀線から約40 m離れた所に汀線と平行にハマニンニクパッチが自然に点在している。砂浜ではハマニンニクパッチより内陸側にはコウボウムギ (*Carex kobomugi*)、ハマヒルガオ (*Calystegia soldanella*)、スナビキソウ (*Messerschmidia sibirica*)、ハマニガナ (*Ixeris repens*)、オニシバ (*Zoysia macrostachya*)、ハマグルマ (*Wedelia prostrata*)、ケカモノハシ (*Ischaemum antheploroides*)、コマツヨイグサ (*Oenothera laciniata*) およびメヒシバ

(*Digitaria adscendens*) が生息している。

“茨城”では隣接している3カ所のハマニンニクパッチを選択した。パッチI(写真2)は汀線からの距離約28 m, パッチIIは約40 m, パッチIIIは約31 mであった。また, パッチ間の距離はパッチIからパッチIIまで260 m, パッチIIからパッチIIIまで836 mであった。砂の採取は1993年6月6日にパッチI, 6月11日にパッチIIとパッチIIIのそれぞれのパッチから各3調査地点, 計9調査地点から行った (Tab. 2-1)。また, ハマニンニクパッチよりも汀線に近い, 植物の被覆がない砂浜におけるVA菌根菌の分布を調査するため, “茨城”のハマニンニクパッチIからさらに汀線寄りの砂浜に3調査地点 (“茨城” N-1, N-2, N-3) を選び, 1993年6月6日に砂を採取した。この3調査地点は汀線から約20–30 mの距離範囲に位置した。

(2) 新潟県西蒲原郡巻町越前浜(以下“新潟”または“Niigata”と省略)は日本海沿岸にあり, 新潟市から南西21.6 kmの距離に位置する (Fig. 2-1)。調査地は越前浜海水浴場に隣接している整備されていない砂浜に設定した。汀線から44 mの地点からハマニンニクパッチが内陸側へ広がり, 約80 m程度から人為的に造成した砂丘が海岸線に平行に伸びている。“茨城”と同様に本調査パッチは自然に成立したと考えられる。しかし, “茨城”ほど広いハマニンニクパッチは少なく, 小型のパッチが多く点在している。また, 砂浜のやや内陸側に分布するハマニンニクは他の砂丘植物と混在することが多い。調査したパッチより内陸側にはコウボウムギ, スナビキソウ, オニシバ, ハマヒルガオ, ケカモノハシ, ハマニガナおよびウンラン (*Linaria japonica*) が生育している。

“新潟”では1993年6月14日に汀線から44 mに形成されている1つのハマニンニクパッチを選び, それから3調査地点を選択し, 砂を採取した。本実験で調査したすべてのパッチの中で最小であった (Tab. 2-1)。

(3) 千葉県富津市富津岬(以下“千葉”または“Chiba”と省略)は東京湾の南部にあり, 調査した砂浜の後方に明確な安定砂丘はない (Fig. 2-1)。汀線から6 mに調査したハマニンニクパッチがあり, およそ30 mからクロマツによる海岸保安林が茂る。ハマニンニクパッチより内陸側にはコウボウムギ, メヒシバ, オカヒジキ



(*Salsola komarovii*) , ツルナ (*Tetragonia tetragonoides*) などが分布する。また、本調査地のハマニンニクの地上部は“茨城”と“新潟”のパッチと異なり冬期にも枯死しない。1991年の調査によると“千葉”では*Glomus*属菌1種が優占的に孢子を形成していた (Abe and Katsuya, 1995) .

“千葉”では1993年6月25日に1つのハマニンニクパッチを選び、それから3調査地点を選択し、砂を採取した。“千葉”のパッチは最も汀線寄りに分布していた (Tab. 2-1) .

## 2. 調査地におけるVA菌根菌の採取

各調査地点ではコアサンプルと砂サンプル、各一つをセットで採取した。コアサンプリング (Fig. 2-2) は土壌の構造を破壊せずに採土し、土壌中のVA菌根菌と根の菌糸ネットワークの破壊を最低限に抑える方法であるため採用した。本実験では塩化ビニール製の筒<sup>9)</sup> (以下コア) (直径8.9 cm x 長さ13 cm ; 内径8.3 cm) を木づちで砂に縦に打ち込み、完全に埋没した段階でコアの周辺の砂を取り除き、コア中の砂の脱落と乾燥、周辺の砂の混入を防止するため、ポリエチレン製の袋に入れ密封した。ハマニンニクパッチではVA菌根菌の孢子が地下茎周辺に主に分布しており (Abe and Katsuya, 1995) , また、調査地のうち、“茨城”および“新潟”ではハマニンニクの地下茎が深さ約40 cmに密に分布するため、ハマニンニクの根元から15-20 cmの間隔を取り、深さ25-30 cm, 直径約20 cmの坑を掘り、坑の底にコアを打ち込み、掘り出した。“千葉”ではハマニンニクの地下茎が土壌深度5 cmから分布しているため、5-15 cmの深さにコアを打ち込み採土した。なお、コアを打ち込んだ周辺から砂1000 gを砂サンプルとして同時に採取した。それぞれのハマニンニクパッチの大きさによって各調査地点間の距離は異なった。例えば、“新潟”では4-9.6 m, “茨城”のハマニンニクパッチIIでは15.2-30.8 m離れていた。

## 3. 砂サンプルからのVA菌根菌の分離・同定

---

<sup>9)</sup> 塩化ビニール製パイプを小さく切断した物を用いた。

均一なサブサンプルを得るため各調査地点の砂サンプル1000 gを、よく攪拌後、300 gを取り、サブサンプルとした。これらから改変wet-sieving and decanting法 (Gerdemann and Nicholson, 1983) (篩のメッシュサイズ, 38, 105と1000  $\mu$  m) と40%しょ糖液の遠心法でVA菌根菌の胞子を分離した (Abe and Katsuya, 1995)。分離した胞子を実体顕微鏡下でPLVG<sup>10)</sup>に封入し、光学顕微鏡下で観察し、種の同定<sup>11)</sup>と胞子数の測定を行った。この際、胞子の表面が微生物などに汚染されておらず、無傷で内容物を有する胞子のみを対象とした。

#### 4. コアサンプルへの宿主植物の移植とVA菌根菌の分離・同定

採取した当日 (“茨城”) または翌日 (“千葉”, “新潟”) にコアサンプルのコアを円筒形のポリプロピレン製1000 ml用容器に縦に置き、無菌的に発芽させたネギ (*Allium fistulosum*; 品種: 'かおり芽ねぎ'・(株)タキイ) 苗<sup>12)</sup>を各5本ずつ植え、乾燥防止のため、透明なエチレン袋で被覆した。これをコア鉢植えまたはコアのポットカルチャー (pot culture) と称する (Fig. 2-2)。この袋は植物の生長とともに取り除いた。

移植してから最初の3週間以内にネギの苗が生育不良あるいは枯死したポットにはその時点で、ムラサキツメクサ (“茨城”のみ) とハマニンニク (“茨城” I-1, I-3, III-1) の苗を移植した。ムラサキツメクサ (*Trifolium pratense*; 品種: 'Red Clover (Medium)'・(株)雪印種苗) の種子を前述の方法と同様に表面殺菌し、発芽させた。ハマニンニクの種子は福島県相馬市松川浦で1992年11月21日に採取し、包穎を取り除いた種子を水道水の流水中に約1週間保ち発芽させた。コア鉢植えで

---

<sup>10)</sup> Polyvinyl alcohol (1.66 g), 蒸留水 (10 ml), 乳酸 (10 ml), グリセリン (1 ml) (Hall, 1984)。

<sup>11)</sup> VA菌根菌の種の同定はTrappe (1982), Berch (1988), Schenck and Perez (1990) を参考にし行った。胞子壁の形態識別や壁の層のタイプ分けはSchenck and Perez (1990) とMorton (1988) に従った。

<sup>12)</sup> ネギの無菌苗を得るために、種子を70%エタノールに2分間浸漬、軽く振盪後エタノールを捨て、滅菌水で3回よく水洗した。さらに飽和さらし粉溶液 (10 g CaOCl<sub>2</sub>/140 ml 滅菌水) に20分間浸漬、軽く振盪後さらし粉溶液を十分に除いてから滅菌水で8-10回水洗した。表面殺菌後、SGA寒天培地 [SGA (seed germination agar): ブドウ糖10 g, イースト・エクストラクト0.1 g, ペプトン0.1 g, 寒天18 g, 蒸留水1000 ml; 微生物の汚染を検出する培地。] に播き、18℃に保った。ネギは3-5日間で発芽した。

は少なくとも1種の宿主植物（主にネギ）が生存するように栽培した。

コア鉢植えは設定温度20℃のガラス温室（農林水産省農業環境研究所内）で1993年6月6日から1994年3月31日まで栽培し、その後、観察（1994年6月22日）まで大学のグロースチェンバ（約20℃；明期18時間/暗期6時間；2200-2800 lux）に移した。栽培中は一日置きに蒸留水でかん水したが、肥料は一切与えなかった。

1年後（1994年6月22日）にコア鉢植えから砂サンプル50 gを取り、前述の方法でVA菌根菌の胞子を分離し、同定した。残ったコア鉢植えの砂はポリエチレン製の袋に詰め、室温で乾燥させ、室温で保管した。

#### 5. コア鉢植えにおけるネギへのVA菌根菌の感染

“茨城”，“新潟”および“千葉”のコア鉢植えにネギを栽培してから4ヵ月後<sup>13)</sup>と1年後に<sup>14)</sup>根の長さ当たりのVA菌根菌の感染率を求めた。“茨城”の4ヵ月後の測定ではムラサキツメクサの感染率測定も行った。しかし、宿主植物の苗が1個体のみ生存していなかった“茨城”の4ヵ月後のコア鉢植えでは、感染率は求めなかった。“茨城”の1年後の感染率の測定はムラサキツメクサとハマニンニクについても行った。VA菌根の観察のため、1993年10月18日（4ヵ月後）と1994年6月21日（1年後）にネギおよびその他の宿主植物の根を10% KOHで70℃30分間処理後、水洗し、次いで1% HClで10分間処理後、0.05% トリパンプルー・アシッドグリセリン<sup>15)</sup>で70℃30分間保って染色した（Koske and Gemma, 1989）。また、10% KOH内に1週間室温で放置後、水洗し、1% HClで1日室温に放置した後、0.05% トリパンプルー・アシッドグリセリンで1週間室温で染色する方法も用いた。後者は時間を要するが、染色の際、前者の方法より根の破損が少なかった。なお、菌根の染色には両者の差は認められなかった。

VA菌根菌の感染率は‘感染した根の長さ’ ÷ ‘根の全体の長さ’ として表した。すなわち実体顕微鏡（倍率20x-63x）下で樹枝状体、囊状体、胞子または菌糸のい

---

<sup>13)</sup> “茨城” Iは134日後，“茨城” IIとIIIは129日後，“新潟”は126日後，“千葉”は115日後である。

<sup>14)</sup> “茨城” Iは381日後，“茨城” IIとIIIは376日後，“新潟”は373日後，“千葉”は362日後である。

<sup>15)</sup> アシッドグリセリン：グリセリン（10），蒸留水（9），1% HCl（1）（Koske and Gemma, 1989b）。

づれかを観察した場合、菌根菌に感染された根と判定し、菌根菌の感染の密度は無視した。それぞれの長さの測定はNewmanが1966年に提唱したグリット線交差法（‘gridline intersect method’）（Marsh, 1971; Tennant, 1975）とスライドガラス法を用いた（Giovannetti and Mosse, 1979; Kormanik and McGraw, 1982; Rajapakse and Miller, 1992）。グリット線交差法（Fig. 2-3）は9 cmのシャーレの底に方眼紙を移動防止のために張り付け、染色した根が重ならないようにシャーレに広げ、測定を行った。一方、スライドガラス法では根の全体の長さが10 cm以下の時のみ測定した。この方法は、染色した根の主根と側根を切断し、スライドガラスの下に方眼紙を敷き、スライドガラス上に、方眼紙の線に根を並列し、感染した根と根全体の長さを測定した。

#### 6. 土壌pHおよび塩化ナトリウム濃度の測定

各調査地点の砂サンプルから採取日の当日または翌日にサブサンプル100 gを採り、1週間室温で風乾し、砂の水分含有率を求めた。また、土壌pHおよび塩化ナトリウム濃度の測定のために、風乾したサブサンプルからそれぞれ砂20 gを取った。土壌pHの測定は蒸留したイオン交換水を1:2.5（砂：水）の割合で加え、1時間攪拌し、1時間放置し、ガラス電極（pH meter 140, Corning社）で測定した（土壌標準分析・測定委員会, 1986）。土壌塩化ナトリウム濃度の測定ではpH測定時と同じ割合で混合液を作り、それを濾紙（東洋濾紙No.2）で濾過し、濾過液30 mlにイオン強度調整剤（ISA-Na）を加え、ナトリウムイオンガラス電極（NA-115B, 東亜電波工業株式会社）で測定した。測定値はStat View（Ver. 4.0）（ABACUS Concepts, Inc., 1992）を用いて一次元分散分析を行った。

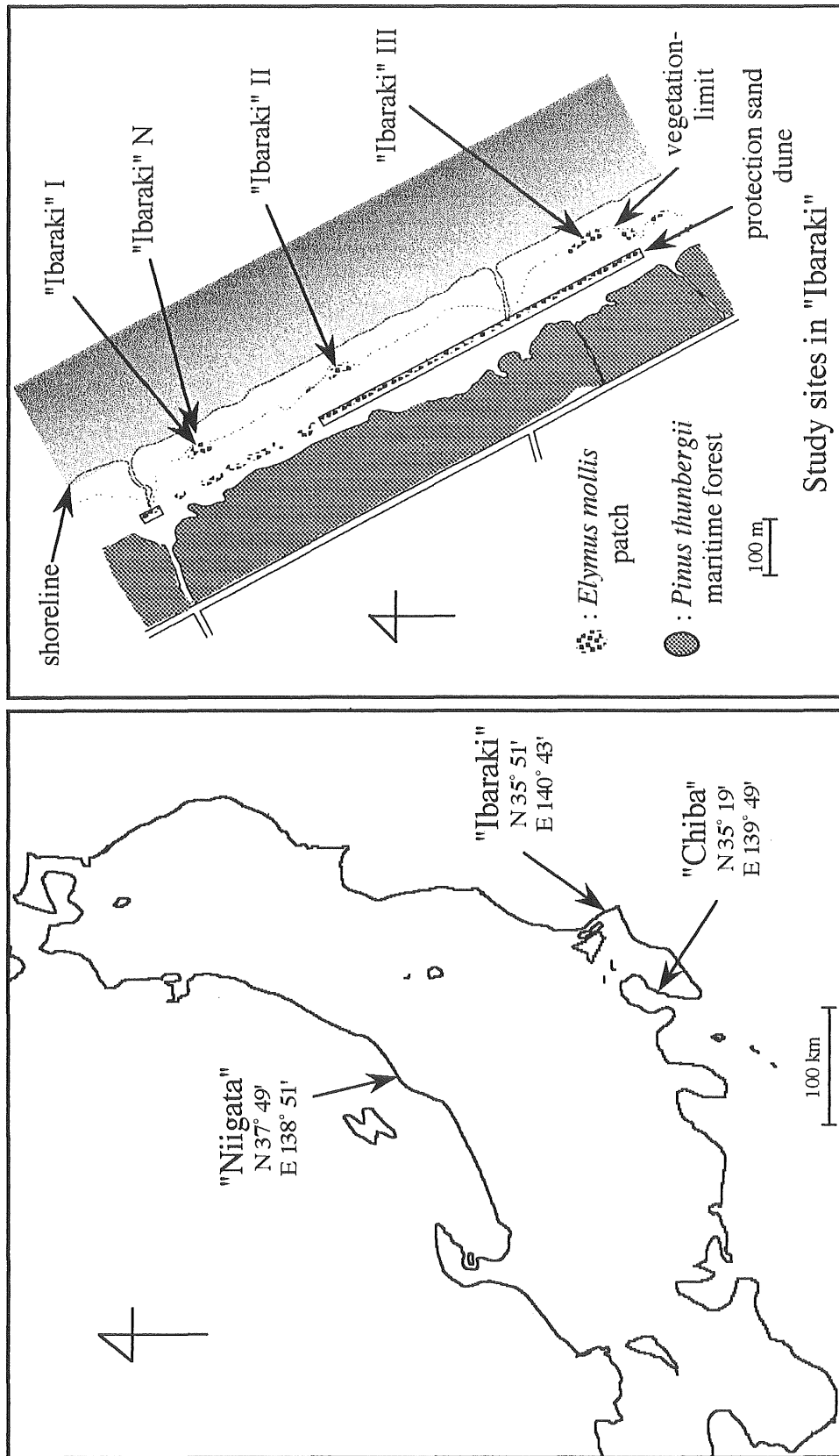


Fig. 2-1. Study sites.

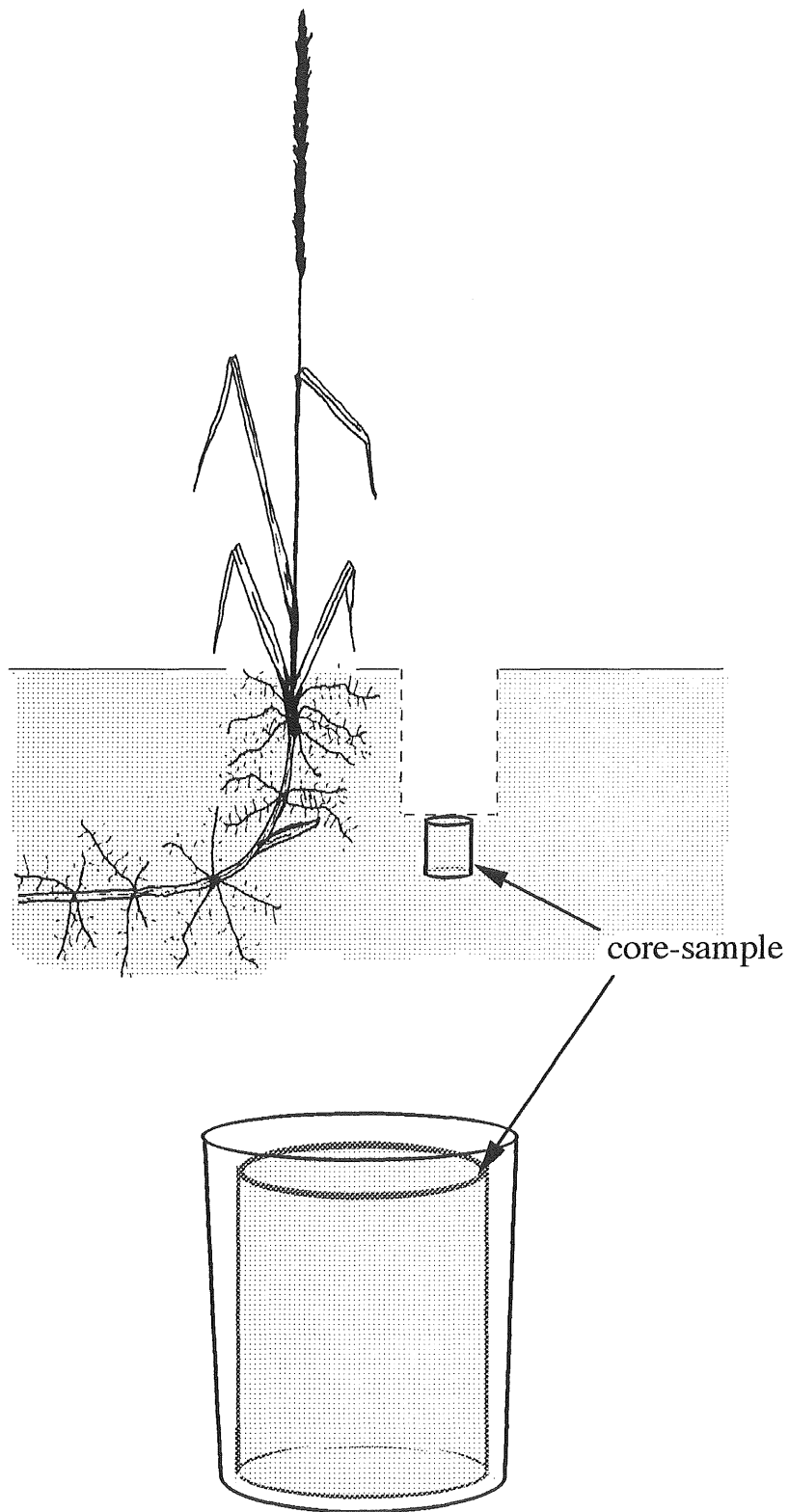
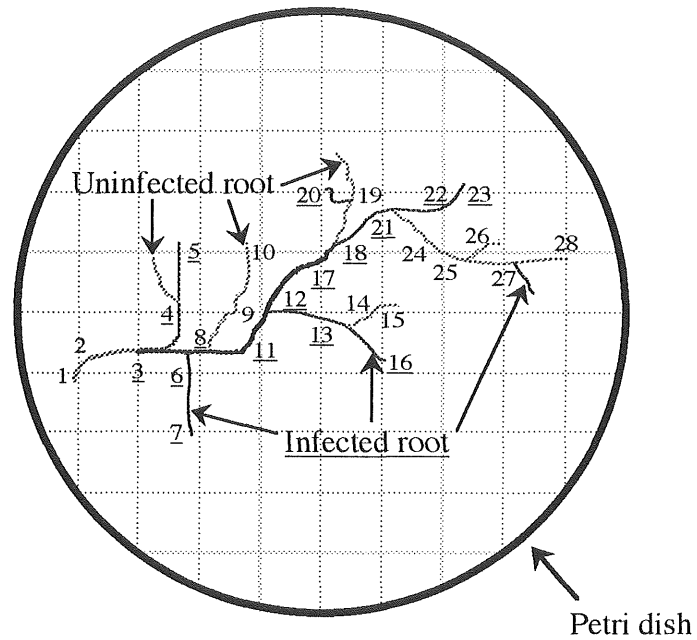


Fig. 2-2. Core-sand-sampling and core-pot-culture

'Gridline intersect method'



$$\text{Root length} = \frac{11}{14} \times \text{Number of intercepts} \times \text{Grid unit} \quad (\text{after Tennant, 1975})$$

$$\text{Infection rate per root length} = \frac{\text{Number of infected root intercepts}}{\text{Number of total root intercepts}}$$

In this case:

Grid unit: 0.8 cm

Number of total root intercepts: 28

Number of infected root intercepts: 16

Total root length: 17.6 cm

Infection rate per root length: 57.1 %

Fig. 2-3. A method for measurement of mycorrhizal infection rate.

## II. 結果

### 1. ハマニンニクパッチから分離されたVA菌根菌

#### (1) 砂サンプルから分離されたVA菌根菌

本実験で調査した3調査地の海浜における計5ヵ所のハマニンニクパッチから得た15個の砂サンプルのうち13個のサンプルからVA菌根菌の胞子が分離され、すべてが*Glomus*属菌の胞子と同定された (Tab. 2-2) . 種同定の結果、次の*Glomus*属菌8種が同定された：*Glomus aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp.

2, *Glomus* sp. 3, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6 (Tab. 2-2) .

#### 1) “茨城” (Tab. 2-2, 2-4)

“茨城”の隣接している3ヵ所のハマニンニクパッチの砂サンプルからは*Glomus*属菌8種 (*Glomus aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp.

2, *Glomus* sp. 3, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) が分離された.

“茨城” Iのパッチでは5種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp.

2, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) が確認された. “茨城” I-1の砂サンプルから本実験では最多の胞子数 (416個/300 g) が分離され、特に、*G. aggregatum*の胞子が398個/300 gで著しく多かった. *G. aggregatum* (“茨城” I-1, I-3で分離) と*G.*

*tortuosum* (“茨城” I-1, I-2) はそれぞれの調査地点では胞子100個/300 g以上得られた. また、*Glomus* sp. 2 (I-2), *Glomus* sp. 4 (I-2), *Glomus* sp. 6 (I-3) が分離された.

“茨城” IIでは8種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp.

2, *Glomus* sp. 3, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) が認められた. “茨城” II-2の砂サンプルでは最多の7種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp.

2, *Glomus* sp. 3, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) が分離され、そのうち、*Glomus* sp. 4の胞子がすべての“茨城” IIの3ヵ所の調査地点に存在していた.

また、*G. aggregatum* (“茨城” II-1, II-2で分離), *G. tortuosum* (“茨城” II-2, II-3), *Glomus* sp. 2 (“茨城” II-1, II-2) の胞子が認められた.

“茨城” IIIでは4種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6)



が確認された。 *G. tortuosum* (“茨城” III-2, III-3で分離) と *Glomus* sp. 6 (“茨城” III-1, III-3) がそれぞれ2調査地点から分離され、 *G. tortuosum*の胞子は“茨城” III-1で166個/300 gと多く得られた。

2) “新潟” (Tab. 2-2, 2-4)

“新潟”のハマニンニクパッチの砂サンプルでは *Glomus*属菌2種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2) が分離された。 *G. tortuosum* (“新潟” 2) と *Glomus* sp. 2 (“新潟” 1, 2) で確認された。“新潟” 3の砂サンプルからVA菌根菌の胞子は分離されなかった。

3) “千葉” (Tab. 2-2, 2-4)

“千葉”のハマニンニクパッチの砂サンプルからは *Glomus*属菌2種 (*Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4) の胞子が分離された。 *Glomus* sp. 4 (“千葉” 1, 2) と *Glomus* sp. 2 (“千葉” 1) が観察されたが、“千葉” 3では全くVA菌根菌の胞子が分離されなかった。

(2) コアポットカルチャーよりのVA菌根菌の分離・同定

1年後のコアポットカルチャー後、15個のコアサンプルからすべてVA菌根菌が分離され、そのVA菌根菌の胞子はすべて *Glomus* 属菌と同定された。また、前述した砂サンプルで分離された8種以外は認められなかった (Tab. 2-3)。

1) “茨城” (Tab. 2-3, 2-4)

“茨城”のコアポットカルチャーでは *Glomus* 属菌8種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 3, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) の胞子が分離された。“茨城” Iでは3種 [*G. aggregatum* (“茨城” I-1で分離), *G. tortuosum* (I-1, I-2, I-3), *Glomus* sp. 2 (I-2, I-3)] が確認され、特に *G. tortuosum* がすべて3つのコアサンプルで観察された。構成種数は砂サンプルで確認した5種より少なかった。

“茨城” IIでは6種 [*G. aggregatum* (II-3), *G. tortuosum* (II-2), *Glomus* sp. 2 (II-2, II-3), *Glomus* sp. 3 (II-1), *Glomus* sp. 4 (II-3), *Glomus* sp. 5 (II-3)]

が観察され、コアポットカルチャーの最多の構成種4種 (*G. aggregatum*, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5) が“茨城” II-3で認められた。また、*Glomus* sp. 2は2つのコアサンプル“茨城” II-2とII-3で確認された。構成種数は砂サンプルで確認した8種より2種少なかった。

“茨城” IIIでは4種 [*G. tortuosum* (III-2), *Glomus* sp. 1 (III-3), *Glomus* sp. 5 (III-1, III-2), *Glomus* sp. 6 (III-2, III-3)] が分離された。*Glomus* sp. 5と*Glomus* sp. 6が2つのコアサンプルで確認された。構成種数は砂サンプルで確認したと同様に4種であった。

#### 2) “新潟” (Tab. 2-3, 2-4)

“新潟”のコアポットカルチャーでは*Glomus*属菌3種 [*G. tortuosum* (“新潟” 2), *Glomus* sp. 2 (“新潟” 1, 2, 3), *Glomus* sp. 3 (“新潟” 3)] が確認された。そのうち、*Glomus* sp. 2が3カ所の調査地点で分離された。構成種は砂サンプルより1種多く分離された。

#### 3) “千葉” (Tab. 2-3, 2-4)

“千葉”では*Glomus*属菌2種 [*Glomus* sp. 4 (“千葉” 1, 2, 3), *Glomus* sp. 6 (“千葉” 2)] が観察され、*Glomus* sp. 4はすべての“千葉”のコアポットカルチャーで認められた。構成種数は砂サンプルと同じであった。

### (3) 砂サンプルとコアポットカルチャーで分離されたVA菌根菌の比較

本実験のすべての砂サンプルから分離したVA菌根菌の種数は8種であったが、コアポットカルチャーでは砂サンプルから分離した菌根菌種すべてが同様に分離された。しかし、Tab. 2-2, 2-3に示すように供試した同一調査地からの砂サンプルとコアサンプルで観察されたVA菌根菌は必ずしも同一種ではなかった。また、Tab. 2-4に示すように砂サンプルとコアサンプルからの分離した菌根菌種数は異なっていた。すなわち、“茨城” IとIIのポットカルチャーから分離された菌根菌種数は砂サンプルから分離した菌根菌種数より2種少なく、“新潟”では1種多く分離された。

(4) “茨城”，“新潟”，“千葉”で分離されたVA菌根菌の比較 (Tab. 2-2, 2-5) .

“茨城”の3ヵ所のハマニンニクパッチでは4種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 6) が共通であった。また，“茨城”のパッチにおけるそれぞれ4共通種の分離回数<sup>16)</sup>では *G. tortuosum* (11回) > *Glomus* sp. 2 (8回) > *Glomus* sp. 4 (6回) = *Glomus* sp. 6 (6回) の順であった。“茨城”IIとIIIのみの共通種は *Glomus* sp. 5 (4回) と *Glomus* sp. 1 (2回) であり，“茨城”IとIIのみの共通種は *G. aggregatum* (6回) であった。従って，“茨城”IとIIIのみの共通種は認められなかった。“新潟”のハマニンニクパッチでは“新潟”3以外の砂サンプルとすべてのコアポットカルチャーから *Glomus* sp. 2が分離され，同様に“千葉”では“千葉”3以外の砂サンプルとすべてのコアサンプルから *Glomus* sp. 4が分離された。

(5) 無植生地 “茨城” Nから分離したVA菌根菌

砂サンプルでは“茨城”N-4では *Glomus* 属菌2種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*) と *Scutellospora gregaria*の胞子が分離されたが，“茨城”N-5とN-6ではVA菌根菌の胞子は得られなかった (Tab. 2-2) . コアポットカルチャーで1年後に1種 *Glomus* sp. 2 (N-1, N-2, N-3) が分離された (Tab. 2-3) .

(6) 分離したVA菌根菌の形態的特徴

本実験では菌根菌9種が分離され，そのうち6種は未記載種であると考えられた。以下にそれぞれの種について述べる。

#### 1. *Glomus aggregatum* Schenck & Smith emend. Koske (写真4)

本菌は胞子の集合体 (cluster of spores) または根の中に胞子を形成し，胞子は黄茶色，大きさは40-70x40-100  $\mu$  m，球形，亜球形。胞子の表面は平滑。胞子壁は1層 (unit<sup>17)</sup>) または2層 (unit ; unit) を有し，厚さは1-4  $\mu$  m. subtending hyphae<sup>18)</sup>と

<sup>16)</sup> 分離回数：それぞれ砂サンプル又はコアポットカルチャーで分離した1種を1回とする。

<sup>17)</sup> 単層からなる堅い壁層であり，厚さ0.5-3  $\mu$  mを有する (Morton, 1988) .

胞子の間に隔壁は形成されない。

分離場所：“茨城” I-1, I-3, II-1, II-2, II-3, N-1.

#### 2. *G. tortuosum* Schenck & Smith<sup>19)</sup> (写真 6)

本菌は2-3個の胞子が砂の粒子などに付着している状態で分離されることが多い。胞子は黄茶色—茶色を呈し、大きさは120-170x170-240  $\mu$  m, 亜球形, 楕円形。胞子壁の表面は菌糸に覆われ, 菌糸は波状に曲線を描き, 胞子表面に付着している。

分離場所：“茨城” I-1, I-2, I-3, II-2, II-3, III-1, III-2, III-3, N-1 ;

“新潟” 2.

#### 3. *Scutellospora gregaria* (Schenck & Nicolson) Walker & Sanders

(写真 7)

本菌は単一胞子として分離される。胞子は赤茶色—濃赤茶色を呈し、大きさは200-370x210-370  $\mu$  m, 球形, 亜球形。胞子表面に直径1-6  $\mu$  m, 高さ<1  $\mu$  mの丸い疣を有する。胞子壁は4層 (外層: unit ; 内層1: laminate<sup>20)</sup> ; 内層2: laminate ; 内層3: membranous<sup>21)</sup>) からなり, 厚さが10-12  $\mu$  m<sup>22)</sup>。subtending hyphaeは胞子と接触し, その先端は球根状に膨張する。

分離場所：“茨城” N-1.

#### 4. *Glomus* sp. 1 (写真 8)

本菌は単一胞子として分離される。胞子は黄色—赤黄色を呈し、大きさは60-130x80-170  $\mu$  m, 亜球形, 楕円形。胞子表面は平滑。胞子壁は3層 (外層: unit ; 内層1: laminate ; 内層2: membranous) からなり, 厚さが5-10  $\mu$  m。胞子とsubtending hyphaeの接点の幅は4-16  $\mu$  m, subtending hyphaeの壁の厚さは2-4  $\mu$  m。

本菌は新種としての記載を検討中である。

分離場所：“茨城” II-1, III-3.

---

<sup>18)</sup> *Glomus*属菌ではこの菌糸の先端に胞子が形成される。

<sup>19)</sup> 本実験で*G. tortuosum*と同定した菌の胞子壁が記載より厚かった (0.5-2  $\mu$  mではなく2-4  $\mu$  m)。

<sup>20)</sup> 複層からなる堅い壁層であり, Glomales菌では多く観察される。

<sup>21)</sup> 内層に多い, 単層の透明な, 薄い (0.5-2  $\mu$  m) 柔軟性がある壁層である (Morton, 1988)。

<sup>22)</sup> 胞子壁の厚さは胞子を軽く押しつぶし, 割ってから測定した。

#### 5. *Glomus* sp. 2 (写真 9)

本菌は単一胞子として分離され、根の中に胞子を形成する。胞子は薄茶色－黄茶色を呈し、大きさは80-130 $\mu$ m, 球形, 亜球形。胞子表面に丸い疣を有する。胞子壁は4層（外層：unit；内層1：lamine；内層2：membranous；内層3：membranous）からなり、厚さは6-8 $\mu$ m。しかし、内層よりの2層の観察は困難である。胞子とsubtending hyphaeの接点の幅は6-12 $\mu$ m, subtending hyphaeの壁の厚さは0.5 $\mu$ m。

本菌の胞子の表面は*G. pustulatum*と類似しているが、相違点として本菌の内層のmembranousが1層多い（Koske et al., 1986）。

分離場所：“茨城” I-1, I-2, I-3, II-1, II-2, II-3, III-3,  
N-1, N-2, N-3；“新潟” 1, 2, 3；“千葉” 1。

#### 6. *Glomus* sp. 3 (写真 10)

本菌は単一胞子として分離される。胞子は薄茶色－茶色を呈し、大きさは50-100x60-90 $\mu$ m, 球形, 亜球形, 楕円形。胞子表面は砂の小さい粒子などの付着物が多い。胞子壁は2層（lamine；lamine）からなり、厚さは2-10 $\mu$ m。外層は透明で、徐々にはがれ落ちる。胞子とsubtending hyphaeの接点の幅は6-10 $\mu$ m, subtending hyphaeの壁の厚さは1-2 $\mu$ m。

本菌は形態的に*G. etunicatum*に類似しているが、*G. etunicatum*の胞子の大きさは本菌より大きく、68-144(-162) $\mu$ m。また、胞子壁が本菌より厚く、7-13 $\mu$ mである。

分離場所：“茨城” II-1, II-2；“新潟” 3。

#### 7. *Glomus* sp. 4 (写真 11)

本菌は単一胞子として分離され、根の中に胞子を形成する。胞子は薄黄色を呈し、大きさは50-150x60-150 $\mu$ m, 球形, 亜球形, 楕円形。胞子表面はやや粗。胞子壁は3-5層（外層：unit；内層1：lamine；内層2：membranous；内層3：membranous；内層4：membranous）からなり、厚さは2-8 $\mu$ m。胞子とsubtending hyphaeの接点の幅は8-9 $\mu$ m, subtending hyphaeの壁の厚さは1-2 $\mu$ m。

本菌は*G. fasciculatum*に類似しているが、*G. fasciculatum*の胞子壁内層のmembranousは一層のみである。

分離場所：“茨城” I-2, II-1, II-2, II-3, III-3；“千葉” 1, 2, 3.

#### 8. *Glomus* sp. 5 (写真 12)

本菌は単一胞子として分離される。胞子は無色で、大きさは45-75x40-75  $\mu$  m, 球形, 亜球形。胞子表面は平滑。胞子壁は1層 (laminate) からなり、厚さは1-4  $\mu$  m。胞子とsubtending hyphaeの接点の幅は4  $\mu$  m。

分離場所：“茨城” II-2, II-3, III-1, III-2.

#### 9. *Glomus* sp. 6 (写真 13)

本菌は単一胞子として分離される。胞子は黄色-黄茶色で、大きさは70-100x60-100  $\mu$  m, 長円形, 亜球形, 球形。胞子表面はやや粗。胞子壁は3層 (外層: unit; 内層1: laminate; 内層2: membranous?) からなり、厚さは8-13  $\mu$  m。胞子とsubtending hyphaeの接点の幅は8-9  $\mu$  m, subtending hyphaeの壁の厚さは1-2  $\mu$  m。

本菌は*G. macrocarpum*に類似しているが、本菌の胞子壁の内層に*G. macrocarpum*には存在しないmembranousの層が確認された。

分離場所：“茨城” I-3, II-2, III-2, III-3；“千葉” 2.

## 2. 砂サンプルの土壌塩化ナトリウム濃度と土壌pH

ハマニンクパッチの砂サンプルの平均土壌塩化ナトリウム濃度は32.24 mMであり、“茨城” III (平均37.83 mM) > “茨城” I (平均37.01 mM) > “茨城” II (平均35.86 mM) > “新潟” (平均30.29 mM) > “千葉” (平均29.52 mM) であった (Tab. 2-6) .

砂サンプルの平均土壌pHは9.62を示し、“茨城” I (平均pH 9.91) > “茨城” III (平均pH 9.78) > “新潟” (平均pH 9.62) > “茨城” II (平均pH 9.60) > “千葉” (平均pH 9.47) であった (Tab. 2-6) .

平均水分含有率は5.21%で“新潟” (平均6.15%) > “茨城” III (平均5.63%) > “茨城” II (平均5.60%) > “茨城” I (平均5.17%) > “千葉” (平均4.00%) で

あった (Tab. 2-6) .

一次元分散分析の結果, ハマニンクパッチの砂サンプルの土壌pHでは“茨城” (n=9) と“千葉” (n=3) 間に有意水準5%で有意差が認められた. それ以外は有意差が認められ無かった. また, 土壌塩化ナトリウム濃度および土壌pHとハマニンクパッチのVA菌根菌の種の構成または特定の種との関係は認められなかった.

“茨城” N-1, N-2, N-3ではハマニンクパッチより汀線に近い調査地点のため, 土壌塩化ナトリウム濃度 (平均濃度は53.81 mM) および土壌pH (平均土壌pHは10.07) はハマニンクパッチ内の調査地点より高かった (Tab. 2-6) .

### 3. コアポットカルチャーでの植物へのVA菌根菌の感染率

#### (1) 栽培4ヶ月後の感染率

“茨城” の4ヶ月後のコアポットカルチャーでは“茨城” I-1とIII-1のすべてのネギの苗が枯死したため, 感染率を測定できなかった. また, “茨城” II-3とIII-3の宿主植物はそれぞれ1本のみが生存したため, これらも感染率を求めている.

“茨城” のネギでは最高感染率が“茨城” III-2 (94.4%) で測定され, ムラサキツメクサでは“茨城” I-1 (53.4%) であった. また, 同一コアサンプルでネギとムラサキツメクサの感染率を比較すると, 常にムラサキツメクサの感染率はネギのそれより低かった (Tab. 2-7) .

“新潟” および“千葉” の4ヶ月後のコアポットカルチャーではすべてのサンプルでネギの根にVA菌根菌の感染が認められ, 特に“新潟” 2 (76.7%) が最も感染率が高かった. “千葉” 1と3ではネギの感染率はそれぞれ17.1%と12.1%で低かった (Tab. 2-7) .

#### (2) 栽培1年後の感染率

“茨城” の1年後のコアポットカルチャーではネギの最高感染率が“茨城” I-2 (98.7%) で確認された (Tab. 2-7) . さらに, 90%以上の感染率が“茨城” III-2

(90.8%) とIII-3 (96.6%) のネギで認められた。 “茨城” のムラサキツメクサでは “茨城” I-3 (88.5%) とIII-3 (85.3%) で80%以上の感染が認められた。 従って、4ヶ月後のムラサキツメクサの感染率（最高感染率53.4%，“茨城” I-1) を大きく上回った。

“新潟” の1年後のコアポットカルチャーでは “新潟” 2が最高感染率 (86.5%) を記録した。 4ヵ月後の平均感染率は67.9%であったが、1年後では81.5%と増加した。 また、“千葉” では “千葉” 3の感染率86.2%が最高であり、4ヵ月後の平均感染率30.3%、1年後では77.3%と大きく増加している (Tab. 2-7) 。

“茨城” の隣接している3ヵ所ハマニンニクパッチのネギの平均感染率の比較は枯死した苗が多いため、困難である。 3調査地，“茨城”， “新潟”， “千葉” の平均感染率では “茨城” (82.1%) > “新潟” (81.5%) > “千葉” (77.3%) であった。

### (3) 無植生地 “茨城” Nのコアサンプルによる感染率

4ヵ月後のコアポットカルチャーの感染では “茨城” N-2のネギの29.9%が最高であった。 また、ムラサキツメクサの最高感染率では “茨城” N-1の9.5%であった

(Tab. 2-7) 。 1年後のコアポットカルチャーでは “茨城” N-2の74.5%がネギで最大であり、ムラサキツメクサでは “茨城” N-3の51.6%が最も高かった。 また、1年後でのネギの平均感染率は55.63%で、ムラサキツメクサでは34.53%であった

(Tab. 2-7) 。



Tab. 2-1. Date of sampling at each study site, shortest distance between shoreline and each patch of *Elymus mollis*, length of each patch, and the shortest distance between patches in "Ibaraki".

	Study site				
	"Ibaraki" I	"Ibaraki" II	"Ibaraki" III	"Niigata"	"Chiba"
Date of sampling	93.6.6	6.11	6.11	6.14	6.25
Dis. sea-patch (m) <sup>1)</sup>	28	40	31	44	6
Length of patch(m) <sup>2)</sup>	47	52	42	16	32
Dis. patch-patch(m) <sup>3)</sup>	0	260	836	-	-

<sup>1)</sup> The shortest distance between shoreline and *E. mollis* patch.

<sup>2)</sup> An *Elymus* patch forms like a kidney; this length means the reniform length and is almost parallel to the shoreline.

<sup>3)</sup> The shortest distance between "Ibaraki" I and "Ibaraki" II or "Ibaraki" III.

Tab. 2-2. Isolated fungal species of *Glomus* and *Scutellospora* and their spore numbers per 300 g sand samples collected from and outside *Elymus* patches in "Ibaraki", "Niigata" and "Chiba".

Sampling point	<i>G. aggregatum</i>	<i>G. tor-tuosum</i>	<i>Glomus</i> sp. 1	<i>Glomus</i> sp. 2	<i>Glomus</i> sp. 3	<i>Glomus</i> sp. 4	<i>Glomus</i> sp. 5	<i>Glomus</i> sp. 6	<i>S. gregaria</i>	Total spore number
Ibaraki I-1	<b>398</b>	<b>18</b>								416
Ibaraki I-2		<b>101</b>		<b>5</b>		7				113
Ibaraki I-3	1							23		24
Ibaraki II-1	43		1	41		9				94
Ibaraki II-2	6	<b>49</b>		<b>1</b>	3	19	8	2		88
Ibaraki II-3		4				<b>99</b>				103
Ibaraki III-1		166								166
Ibaraki III-2								<b>73</b>		73
Ibaraki III-3		10		5		5		<b>35</b>		55
Ibaraki N-1 <sup>1)</sup>	1	2							1	4
Ibaraki N-2 <sup>1)</sup>										0
Ibaraki N-3 <sup>1)</sup>										0
Niigata 1				<b>1</b>						1
Niigata 2		<b>4</b>		<b>28</b>						32
Niigata 3										0
Chiba 1				3		<b>6</b>				9
Chiba 2						<b>168</b>				168
Chiba 3										0

<sup>1)</sup> This sampling points are outside and seawards *Elymus* patch.

<sup>2)</sup> Bold number shows fungal species, which is isolated both from sand sample and from core sand sample pot-cultured for one year.

Tab. 2-3. Mycorrhizal fungal composition in core sand samples from and outside *Elymus* patches of "Ibaraki", "Niigata" and "Chiba" pot-cultured for one year.

Sampling point	<i>Glomus aggregatum</i>	<i>G. tor-tuosum</i>	<i>Glomus</i> sp. 1	<i>Glomus</i> sp. 2	<i>Glomus</i> sp. 3	<i>Glomus</i> sp. 4	<i>Glomus</i> sp. 5	<i>Glomus</i> sp. 6	<i>Scutellospora gregaria</i>
Ibaraki I-1	+	+							
Ibaraki I-2		+		+					
Ibaraki I-3		+		+					
Ibaraki II-1					+				
Ibaraki II-2		+		+					
Ibaraki II-3	+			+		+			
Ibaraki III-1							+		
Ibaraki III-2		+					+	+	
Ibaraki III-3			+				+	+	
Ibaraki N-1 <sup>1)</sup>				+					
Ibaraki N-2 <sup>1)</sup>				+					
Ibaraki N-3 <sup>1)</sup>				+					
Niigata 1				+					
Niigata 2		+		+					
Niigata 3				+					
Chiba 1						+			
Chiba 2						+			+
Chiba 3						+			

<sup>1)</sup> This sampling points are outside and seawards *Elymus* patch.

<sup>2)</sup> Bold sign shows fungal species, which is isolated both from sand sample and from core sand sample pot-cultured for one year.

<sup>3)</sup> +: Spores were present in each subsample of 50 g sand.

Tab. 2-4. Number of species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in each patch of *Elymus mollis*.

Location	Sand sample	Pot-culture	Total number
Ibaraki I	5	3	5
Ibaraki II	8	6	8
Ibaraki III	4	4	6
Niigata	2	3	3
Chiba	2	2	3
Total number	8	8	

Tab. 2-5. Occurrence of species of *Glomus* in sand samples and pot cultures (in brackets) collected from the five patches of *Elymus mollis*.

Species	Ibaraki I	Ibaraki II	Ibaraki III	Niigata	Chiba	FOS <sup>3)</sup>
<i>Glomus aggregatum</i>	2(1) <sup>1)</sup>	2(1)	0(0)	0(0)	0(0)	0.080
<i>G. tortuosum</i>	2(3)	2(1)	2(1)	1(1)	0(0)	0.347
<i>Glomus</i> sp. 1	0(0)	1(0)	0(1)	0(0)	0(0)	0.027
<i>Glomus</i> sp. 2	1(2)	2(2)	1(0)	2(3)	1(0)	0.467
<i>Glomus</i> sp. 3	0(0)	1(1)	0(0)	0(1)	0(0)	0.040
<i>Glomus</i> sp. 4	1(0)	3(1)	1(0)	0(0)	2(3)	0.293
<i>Glomus</i> sp. 5	0(0)	1(1)	0(2)	0(0)	0(0)	0.053
<i>Glomus</i> sp. 6	1(0)	1(0)	2(2)	0(0)	0(1)	0.187

<sup>1)</sup> Number indicates species was isolated from one, two or all sand sample(s) [pot culture(s)].

<sup>3)</sup> FOS =  $\frac{\text{Freq. of occurrence of species in sand samples + pot culture (n=30)}}{\text{X}} \times \frac{\text{Freq. of occurrence of species in } Elymus \text{ patches (n=5)}}{\text{X}}$

Tab. 2-6. Soil pH, soil NaCl concentration, soil water content and shortest distance from the shoreline of each sampling point in and out *Elymus* patches of "Ibaraki", "Niigata" and "Chiba".

Sampling point	Soil pH	Soil NaCl (mM)	Water content (%)	Shortest distance from shoreline (m)
Ibaraki I-1	9.88	43.42	3.90	35.20
Ibaraki I-2	9.94	32.10	6.49	34.40
Ibaraki I-3	9.92	35.52	5.12	30.40
Ibaraki II-1	9.65	43.20	4.68	48.00
Ibaraki II-2	9.46	25.93	6.59	44.00
Ibaraki II-3	9.69	38.44	5.52	42.40
Ibaraki III-1	10.07	37.09	6.23	n.m. <sup>2)</sup>
Ibaraki III-2	9.57	39.63	5.98	n.m.
Ibaraki III-3	9.69	36.77	4.68	n.m.
Ibaraki N-1 <sup>1)</sup>	9.98	55.63	4.76	n.m.
Ibaraki N-2 <sup>1)</sup>	10.16	59.66	5.20	n.m.
Ibaraki N-3 <sup>1)</sup>	10.07	46.14	6.77	n.m.
Niigata 1	9.63	30.49	6.42	45.20
Niigata 2	9.55	27.26	6.40	48.80
Niigata 3	6.96	33.13	5.63	48.00
Chiba 1	9.37	19.51	4.29	n.m.
Chiba 2	9.66	41.80	4.06	n.m.
Chiba 3	9.38	27.25	3.65	n.m.

<sup>1)</sup> These sampling points are outside and seawards *Elymus* patch.

<sup>2)</sup> n.m.: Not measured.

Tab. 2-7. Mycorrhizal fungal infection rate per root length (%) of *Allium fistulosum*, *Trifolium pratense* and *Elymus mollis* after four months and after one year planted in core sampled sand from and out *Elymus* patches of "Ibaraki", "Niigata" and "Chiba".

Sampling point	after 4 months		after 1 year		
	<i>A. fistulosum</i>	<i>T. pratense</i>	<i>A. fistulosum</i>	<i>T. pratense</i>	<i>E. mollis</i>
Ibaraki I-1	d <sup>2)</sup>	53.4	d	d	2.0
Ibaraki I-2	62.0	9.4	98.4	d	
Ibaraki I-3	44.4	33.4	d	85.3	53.7
Ibaraki II-1	52.2	47.5	75.2	d	
Ibaraki II-2	54.6	41.2	49.4	d	
Ibaraki II-3	82.2	n.m. <sup>3)</sup>	d	42.6	
Ibaraki III-1	d	36.8	d	d	1.8
Ibaraki III-2	94.4	14.9	90.8	d	
Ibaraki III-3	n.m.	n.m.	96.6	88.5	
Ibaraki N-1 <sup>1)</sup>	17.3	9.5	64.3	31.9	
Ibaraki N-2 <sup>1)</sup>	29.9	1.3	74.5	19.8	
Ibaraki N-3 <sup>1)</sup>	n.m.	n.m.	28.1	51.9	
Niigata 1	65.1		75.6		
Niigata 2	76.7		86.5		
Niigata 3	62.0		82.5		
Chiba 1	17.1		61.2		
Chiba 2	61.8		84.5		
Chiba 3	12.1		86.2		

<sup>1)</sup> This sampling points are outside and seawards *Elymus* patch.

<sup>2)</sup> d: Seedling died before measurement.

<sup>3)</sup> n.m.: Not measured, because only one seedling left alive.

### III. 考察

太平洋, 東京湾, 日本海に面した3調査地の海岸における5カ所のハマニンニクパッチから8種のVA菌根菌が分離され, すべてが*Glomus*属菌と同定された. 従って, 汀線付近のハマニンニクパッチでは*Glomus*属菌が優占的に分布しているとした著者の前報(阿部, 1991; Abe et al. 1994)を確認したことになる.

Puppi and Riess (1987) はイタリアのチレニア海に面する海浜で汀線から30 m付近に分布する*Ammophila littoralis*の根系から砂を採取し, VA菌根菌の胞子を分離・同定した結果, *Glomus*属菌が4種(*G. macrocarpum-microcarpum?*, *G. fasciculatum*, *G. botryoides*, *Glomus* sp.), *Scutellopora*属菌2種(*S. calospora*, *S. persica*), *Acaulospora*属菌1種(*Acaulospora* sp.) が分離され, 本実験と同様に*Glomus*属菌が汀線付近に優占的に分布することを報告した. しかし, Rose

(1988) は本実験と同様にハマニンニクが優占的に分布している北米西海岸の汀線寄りの砂浜(汀線からの距離は不明)で夏期には*Scutellopora*属菌3種(*S. heterogama*, *S. caulospora*, *S. coralloidea*)と*Glomus*属菌1種(*G. fasciculatum*), 冬期には*Scutellopora*属菌3種(*S. heterogama*, *S. caulospora*, *S. coralloidea*)を分離し, 汀線付近のハマニンニクパッチに*Scutellopora*属菌が優占に分布していたと報告した.

本実験では3調査地の海岸では“茨城”ですべてのハマニンニクパッチから8種が分離された.“茨城”のように隣接しているパッチでは共通種が多かった(4種). また, “茨城”II(8種)のはVA菌根菌の多様性が高かった.“新潟”では2種, また, “千葉”では3種のVA菌根菌が分離され, 構成種数は“茨城”より少ないが, それぞれ分離頻度が高い種(*Glomus* sp. 2と*Glomus* sp. 4)が存在した点で“茨城”とは異なっていた. すなわち, 各調査地のハマニンニクパッチのVA菌根菌相はそれぞれ特徴を有していた.

Koske (1987) が行った北米東沿岸の海岸砂丘を355 kmに渡って主要な海浜植物3種(*Ammophila breviligulata*, *Solidago sempervirens*, *Uniola paniculata*)のVA菌根菌調査では, *Gigaspora gigantea*が調査した6カ所ですべて共通種であり, 出現頻



度が78%で最高であった。一方、本実験では5ヵ所のハマニンニクパッチで共通種 *Glomus* sp. 2が確認されたが、各パッチによって出現頻度は異なった。北米東沿岸と、本実験の調査地では海浜植物の生育環境および宿主植物が異なるため直接比較することは難しいが、本実験のような汀線に近く、厳しい生育環境下では孢子の生産、分散などが影響され、*Glomus* sp. 2の孢子の分離回数が低かった (Tab. 2-5)。

孢子以外の散布体で分散すると考えられるVA菌根菌を検出するため、本実験では砂をコアサンプラー (採土器) で採取し、コアポットカルチャーを行ったが、1年後のコアポットカルチャーでも砂サンプルから分離・同定した菌根菌の構成種および総種数とも同じであった<sup>23)</sup> (Tab. 2-4)。このことは、調査した海浜においては菌根菌の重要かつ主な散布体は孢子であるといえ、従って、砂サンプルのみから分離したVA菌根菌がパッチにおける菌根菌の構成種を十分代表していると考えられる。一方、コアのポットカルチャーによって新鮮な成熟した孢子を観察することができ、砂サンプルのみでは見落としがちなVA菌根菌孢子の形態形質を確認できたことも事実であり、この方法はより正確なVA菌根菌の同定と構成種の解析に役立つ。

土壌中の相対的なVA菌根菌の散布体数を測定するため、MPN (most propable number) 法<sup>24)</sup>がしばしば用いられる。この方法で大豆の圃場におけるVA菌根菌の散布体数を測定し、その後、直接圃場土壌からのVA菌根菌の分離・同定結果と比較した研究で、圃場土壌からはVA菌根菌10種が分離されたが、MPN法ではVA菌根菌17種が分離されたという結果が示されている (An et al., 1990)。この実験結果は、今回用いたようなポットカルチャーによって、散布体密度の低い、または圃場条件下では孢子を形成しにくいVA菌根菌も検出できることを示している。

本実験ではハマニンニクパッチよりも汀線寄りの砂サンプル [“茨城” N-1 (無植生)] から *Glomus* 属菌以外に1個の *S. gregaria* の孢子が分離されたが、“茨城”

---

<sup>23)</sup> 各ハマニンニクパッチでは砂サンプルとコアポットカルチャーから分離された菌根菌の構成種および種数は異なっていた。

<sup>24)</sup> 調査する土壌を滅菌土壌で0, 1/10, 1/100などに希釈し、各希釈に5回反復区を設け、各区に苗を移植し、各苗の菌根形成の有無を調べ、MPN表 (Cochran, 1950) を用いて算出する (Feldmann and Idczak, 1992) ; 本来、細菌を測定するためにMPN法 (希釈法) がよく用いる。

N-1のポットカルチャーから*S. gregaria*の胞子は分離されなかった (Tab. 2-2, 2-3) . 著者 (1991, 1994) は1年間 (1990-91年) “茨城” IのパッチにおけるVA菌根菌の種構成を毎月調査した結果, 3属5種 (*Acaulospora* sp. 1, *Glomus tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Scutellospora gregaria*) が分離されたが, 属間の分離胞子数の比は*Glomus*属菌99.7%に対し, 他の属菌の胞子が0.3%と圧倒的な差が生じ, また, *Glomus*属菌が毎月分離されたのに対し, *Acaulospora*属菌は3回, *Scutellospora*属菌は4回分離されたにすぎなかった. こうしたことから今回の実験では検出されなかったが*Glomus*以外の菌根菌が, 低い密度ながらハマニンニクパッチに生息し, 分布していると考えられる. また, 汀線に近い無植生の砂浜にもVA菌根菌の胞子が分布していることが明らかになった. この無植生砂浜から得たコアサンプルのコアポットカルチャーでの平均感染率はハマニンニクパッチからのコアポットカルチャーに比べて著しく低かった. すなわち, 無植生砂浜ではVA菌根菌の散布体が少ないことを示唆している<sup>25)</sup>. Nicolson (1960) は汀線に近い砂浜に点在する植物の菌根菌への感染を, 観察し, 菌根菌の散布体が植物よりも先に存在していたか, または, 汀線に漂流した菌根菌に感染した植物体の堆積が感染源ではないかと考察した. また, ハワイの海浜におけるVA菌根菌の研究で, 漂流していた植物体*Sporobolus* sp. (イネ科ネズミノオ属の一種) に多くのVA菌根菌の胞子が発見された. さらに, 菌根を形成している*Sporobolus virginicus*の根を7日間海水に浸し, これを接種源としてポットカルチャーでキュウリに菌根を形成させるのに成功している (Koske and Gemma, 1990) . McGee (1987) は夏には70°Cまで加熱する土壌表層からVA菌根菌の胞子を分離し, それが発芽するのを観察した. 著者も1993年6月11日にハマニンニクパッチ内の砂の表層 (0-5 cm) を採取し, ポットカルチャーを行い, *Acaulospora* sp. 1の胞子の分離に成功した (未発表) . 従って, 地中で形成されたVA菌根菌の胞子が休眠し (Tommerup, 1983) , 風や侵食によって地表に現れ, 風で分散され, 海水や雨水などによって地中に入り, 散布体となる (Brundrett, 1990) という過程が海浜でも一般的に行われているものと考えら

---

<sup>25)</sup> Harley and Smith (1983) はポットカルチャーではVA菌根菌の感染率と相対散布体量に正の相関があると見なしている.

れる。

VA菌根の形態から菌根菌を同定することは困難であるが、Abbott (1982) はVA菌根の形態を2つのタイプcoarseとfine（主に菌根の菌糸の幅を基準にしている）に大別し、さらに菌根形態形質20項目から10種の菌根菌の検索表を作成した。VA菌根菌のほとんどはcoarse菌根タイプ（菌根の菌糸の幅が $1\mu\text{m}$ 以上である）に類別され、fine菌根タイプは*Glomus tenue*のみが形成する菌根である。*Scutellospora*属菌の菌根はcoarseタイプで嚢状体を形成しないが、樹枝状体を形成し、*Acaulospora*や*Glomus*属菌はcoarseタイプで嚢状体および樹枝状体を形成する。本実験ではコアポットカルチャーのネギの菌根はcoarseタイプで嚢状体と樹枝状体を多く形成していたため、*Glomus*属菌の感染であるいえよう。

本実験では調査したハマニンニクパッチのVA菌根菌の出現頻度および構成種と土壌pHや土壌塩化ナトリウム濃度との相関関係は認められなかったが、その数値から考え、植物や菌類の生育、生存に厳しい環境であるといえるであろう。我が国と同じく*Glomus*属菌が主に分離されたイタリアの海浜の汀線付近の土壌pHは8.3である（Puppi and Riess, 1987）ことや、*Scutellospora*属菌が優占に分布する北米西沿岸の汀線寄りのハマニンニクパッチの砂浜では土壌pHが6.9を呈したことは注目に値する（Rose, 1988）。すなわち、*Glomus*属菌が汀線付近で優占的に分布するにはアルカリ性土壌が一つの条件である可能性が高いと考えられる。

### 第3章 帯状分布する海岸砂丘植生とVA菌根菌

海岸の砂丘植物は汀線と平行に帯状分布しているといわれ、日本の砂浜ではハマニンニク (*Elymus mollis*; イネ科), コウボウムギ (*Carex kobomugi*; カヤツリグサ科) やハマヒルガオ (*Calystegia soldanella*; ヒルガオ科) が汀線寄りに分布し、オニシバ (*Zoysia macrostachya*; イネ科), ケカモノハシ (*Ischaemum anthephoroides*; イネ科), ウンラン (*Linaria japonica*; ゴマノハグサ科) やネコノシタ (*Wedelia prostrata*; キク科) はより内陸側に分布すると報告されている (石塚, 1977; Kachi and Hirose, 1979; 丸山・三浦, 1981; Ishikawa, 1991) .

Ishikawa et al. (1991) は汀線寄りに主に分布するコウボウムギやハマヒルガオと、より内陸側に主に分布するケカモノハシに関する生理生態学的な比較を行い、前者は土壌塩化ナトリウム耐性や耐乾性が後者より優れていること明らかにし、海岸砂丘における帯状分布の成立には砂丘植物の塩化ナトリウム耐性と耐乾性の種間差が大きく寄与していると考えた。また、100 mM NaClの水耕栽培で塩類に対する耐性を調査した結果、ハマヒルガオ=ハマニンニク>コウボウムギ=ネコノシタ>ケカモノハシの順で塩類耐性が低下すると考察した (Ishikawa, 1991) .

海浜の汀線付近は土壌塩化ナトリウム濃度は高く、内陸側では塩類濃度は低下し、飛砂が増加する。ヨーロッパの海浜では塩類耐性の高い *Elymus arenarius* や *Agropyron junceum* (イネ科) が汀線付近に分布するが、内陸側では被砂に強い *Ammophila arenaria* (イネ科) が優占に分布する。関東以北の太平洋沿岸ではハマニンニクの後方に (内陸側よりに) コウボウムギがよく生育しているため、ヨーロッパの例のように明瞭ではないが、両者の関係がヨーロッパと類似していると考えられている (沼田, 1977) .

一般的に塩類土壌とは塩類濃度が0.1%以上の土壌を指す (Juniper and Abbott, 1993) . アメリカ合衆国西部のユタ州およびアリゾナ州の内陸側の塩プレーヤ<sup>26)</sup>では中心部の塩類濃度が6.8%に達するが、塩類濃度2.1%の土壌までVA菌根菌の感染

<sup>26)</sup> 砂漠の窪地の平原で、雨期には浅い湖になるが蒸発すれば、底に塩・粘土等の沈殿物を残し、米国西部に多い。

が測定され、それ以上の濃度域ではVA菌根菌の感染も孢子も観察されなかった報告されている (Kim and Weber, 1985) . また、塩類化した土壌におけるトマトの生育を改良するVA菌根菌の探索の研究で、高塩類土壌から主に*Glomus*属菌の孢子が分離され、*Glomus fasciculatum*が特に生育改良効果が高かったと報告されている (Pond and Menge, 1984) . つまり、塩類土壌では主に*Glomus*属菌が分布していると考えられている (Juniper and Abbott, 1993) .

Wang et al. (1984, 1993) は22年間に渡り酸性土壌 (土壌pH4.5) の土壌pHを石灰で調整した圃場3区を設定し (土壌pH5.5, 6.5, 7.5) , 同一作物におけるVA菌根菌の構成種を調査した. その結果, 作物のVA菌根菌の感染率と作物の収穫では著しい変化は認められなかったが, 土壌pH4.5では*G. tenue* (fine endophyte) の菌根が優占的に生じ, pH7.5では*G. caledonium*や*G. albidum*の孢子が優占的に分布し, 明確な構成種の変化が観察された. すなわち, 土壌pHが種構成に影響を及ぼす重要な環境要因であると考えられる.

しかしながら, root-inhabiting fungi<sup>27)</sup>の地理的分布における唯一重要な気候要因は気温であるという説がある (Pirozynski, 1968) . Koske (1987) はアメリカ合衆国の東海岸沿岸355kmのうち6箇所の砂丘で主要な3種 (*Ammophila breviligulata*, *Solidago sempervirens*, *Uniola paniculata*) の砂丘植物におけるVA菌根菌の構成種を調査し, 土壌環境, 宿主植物, 気候と菌根菌の構成種の変化における相関を求めた結果, 特に気温の勾配と著しく相関があるという結論を得ている.

本実験は汀線から内陸側へと種構成が変化する海浜植物群落におけるVA菌根菌構成種の調査を2ヵ所の海浜で行い, 植生と生息土壌環境の変化がVA菌根菌の分布に及ぼす影響について解析することを目的とした.

## I. 方法および材料

### 1. 調査地

次の2ヵ所の調査地で行った. 1) 調査地は青森県三沢市砂森 (以下“青森”また

---

<sup>27)</sup> 根に棲息する菌類の総称であり, 菌根菌を含む (Garret, 1950) .

は” Aomori” と省略) の太平洋に面した海浜で (Fig. 3-1) , 三沢市中心から北20 kmに位置し, 北部は天ヶ森射撃場と隣接している.

汀線に最も近いハマニンニクパッチは汀線から31 m離れていた. また, ハマニンニクは海浜を広く覆い, 汀線から140 mまで内陸側へ分布している場所もあった. 汀線から52 mまではハマニンニクが単独で生息しているが, それより離れると, ハマニガナ (*Ixeris repens* ; キク科), コウボウムギ, オニシバ, シロヨモギ (*Artemisia stelleriana* ; キク科) , ケカモノハシなど次々と群落の種構成が変化した. さらに汀線から距離140m以上ではケカモノハシやチガヤ (*Imperata cylindrica* var. *koenigii* ; イネ科) を中心とした植生となった. (Fig. 3-2) .

なお, “茨城” (第2章参照) と“新潟” の海浜ではハマヒルガオの生息が認められたが, “青森” ではハマヒルガオの代わりに北方系の植生要素のシロヨモギが生息していた.

“青森” の海浜は“茨城” (汀線から砂防砂丘まで115 m) より砂防砂丘までの距離がおよそ2倍であり, しかもハマニンニクが海浜に広く分布しているので, 本実験の調査地として適していると考えた.

調査および砂サンプルの採取は1993年10月27日に行った.

2) 新潟県西蒲原郡巻町越前浜 (Fig. 3-1) は第2章ですでに述べているが, ハマニンニクの純パッチが少なかった. 第2章の調査地とは異なり本調査地ではハマニンニクがコウボウムギ, スナビキソウ (*Messerschmidia sibirica* ; ムラサキ科) , ハマニガナ (*Ixeris repens* ; キク科) , オニシバ, ケカモノハシと混在している群落が汀線に最も近かった. 植生は汀線から19 mから認められ, 約66 mからハマボウフウ (*Glehnia littoralis* ; セリ科) , ウンランが生息し, ハマニンニク, ハマニガナ, ハマヒルガオは減少した. さらに汀線から80 mを越えると, チガヤ, ハマエンドウ (*Lathyrus japonica* ; マメ科) , ハマゴウ (*Vitex rotundifolia* ; クマツヅラ科) と帯状に海浜植物の植生が変化した (Fig. 3-3) . しかし, オニシバのように汀線付近から内陸側まで分布する植物も存在した (Tab. 3-4) .

1993年11月3日に調査し, 砂サンプルを採取した.

## 2. VA菌根菌の採取および分離・同定・測定

“青森”の海浜では汀線から飛砂防止の堤防まで252 mの直線を引き、その直線上に汀線から16 m, 46 m, 57 m, 86 m, 138 m, 174 mの6カ所に調査地点を設け、各調査地点の周辺半径約1mの海浜植物植生を調べ、砂を採取した (Tab. 3-1) . 各調査地点で深さ40 cmの穴を掘り、36 mmフィルム用のフィルムケース (直径3 cm x 高さ5 cm) を5つ使い、深度15-40 cmの間<sup>28)</sup>の壁にフィルムケースを水平に無作為に押し込み、後にフィルムケースから砂がこぼれないように掘り出し、すぐに蓋をし、1砂サンプルとした。フィルムケース当たりの砂の平均乾重量は44.5 g [43.6-45.4 g] であった。“青森”では合計30の砂サンプルを採り、実験室に持ち帰った。

“新潟”では汀線から堤防までの距離は91 mで汀線から21 m, 38 m, 65 m, 76 mの4カ所から“青森”と同じ方法で計20砂サンプルを採取した (Tab. 3-2) . これら砂サンプルからwet-sieving and decanting法を用いた第2章と同様に孢子の分離・同定・孢子数測定を行った。また、菌根菌の分離回数または、出現頻度は各調査地点の砂サンプルの数を分母にして表現した。なお、wet-sieving and decantingを行った後の残留物に孢子が多い場合、遠心分離を行ない孢子を集めた (第2章参照) .

## 3. 土壌pHおよび塩化ナトリウム濃度勾配

土壌分析のため、上記の各調査地，“青森”の6カ所，“新潟”の4カ所の調査地点の深さ15-40 cmからそれぞれ砂サンプル1000 mlを採取して供試した。土壌pH, 塩類濃度と水分含率は本文の第2章の方法と同様に各砂サンプルを十分攪拌してから100 gを一週間風乾し、それぞれを測定した。

---

<sup>28)</sup> 地下15-40 cmでは様々な海浜植物の根の主要分布層が多く記録されている深さである (伊藤, 1977) .

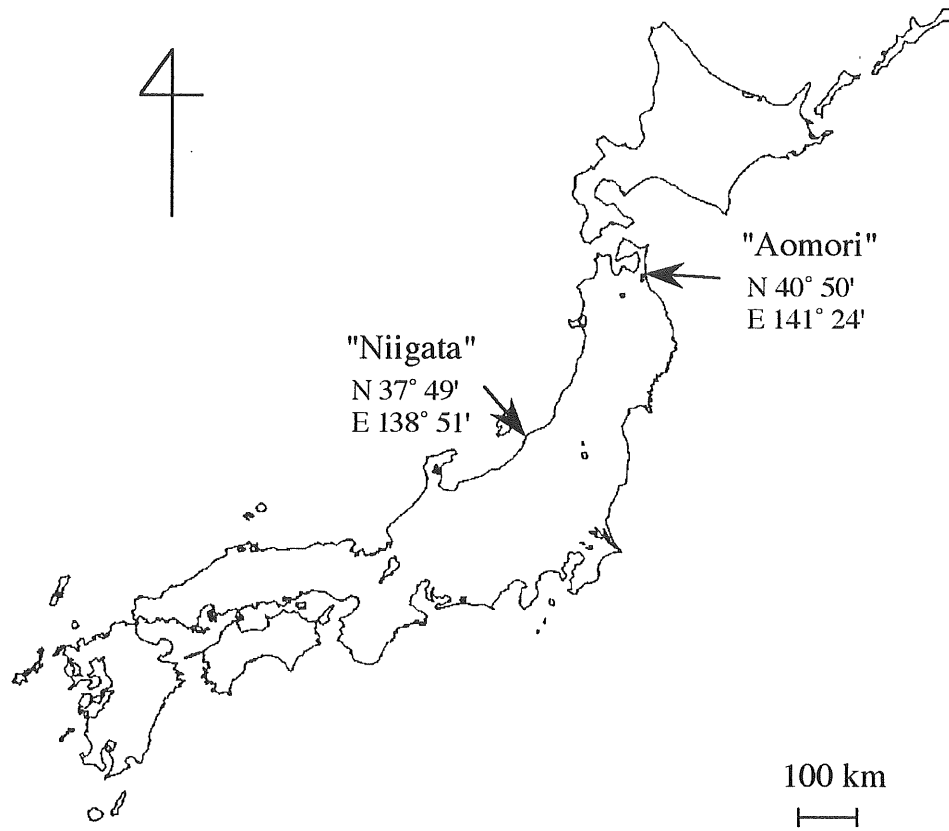


Fig. 3-1. Study sites.



## II. 結果

### 1. “青森”の海浜のVA菌根菌とその生息環境

“青森”の海浜における汀線から内陸側への直線上の調査地点で分離したVA菌根菌は9種であり、*Glomus*属菌6種 (*G. aggregatum*, *G. microaggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 6), *Scutellospora*属菌2種 (*S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1), *Acaulospora*属菌1種 (*Acaulospora* sp. 1) (Tab. 3-5) であった。

“青森” 1は汀線から16 mの距離に位置し、土壤塩化ナトリウム濃度は147.6 mMで非常に高く (Tab. 3-1, Fig. 3-4), 無植生であった (Fig. 3-2, Tab. 3-3) が、*Glomus* sp. 2の胞子が分離され (Tab. 3-5), 本文第2章のハマニンクパッチより汀線近くの調査地点から胞子が分離されたことと一致した。

“青森” 2はハマニンクのみ生息し (Fig. 3-2, Tab. 3-3), 土壤塩化ナトリウム濃度は9.0 mMまで減少したが、土壤pHは9.4で本実験区の最大のpHを示した (Fig. 3-4, Tab. 3-1). VA菌根菌4種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 1) がいずれも1つの砂サンプルから分離され、特に*Glomus* sp. 2の胞子は1砂サンプルで168個分離された (Tab. 3-5) .

“青森” 3はハマニンクとハマニガナが生息し (Fig. 3-2, Tab. 3-3), “青森” 2のVA菌根菌の分布と類似しており、菌根菌4種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *S. gregaria*, *Acaulospora* sp. 1) がそれぞれ1砂サンプルから分離された。また、*Glomus* sp. 2の胞子が多く (160個) 分離された。本調査地の砂サンプルから合計173個の胞子が確認され、本実験で最多であった (Tab. 3-5) .

“青森” 4では土壤塩化ナトリウム濃度 (2.2 mM) およびpH (pH 7.8) が低下した (Tab. 3-1, Fig. 3-4) . 植生の構成種は4種 (ハマニガナ, コウボウムギ, オニシバ, シロヨモギ) からなり、ハマニンクは生息していなかった (Tab. 3-3) . VA菌根菌の構成種は3種 (*Glomus* sp. 1, *S. gregaria*, *Acaulospora* sp. 1) であった。そのうち*Acaulospora* sp. 1が“青森”で最多の21個の胞子が分離された (Tab. 3-5) .

“青森” 5の土壤塩化ナトリウム濃度 (5.2 mM) およびpH (8.2) は“青森” 4より増加した (Tab. 3-1, Fig. 3-4) . 植生は最多の5種 (ハマニンニク, ハマニガナ, コウボウムギ, オニシバ, ウンラン) が確認された (Tab. 3-3) . 菌根菌では3種 (*Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 5, *S. gregaria*) が確認された. また, *S. gregaria*の胞子が5砂サンプル全てから分離された (Tab. 3-5) .

“青森” 6には海浜植物2種 (コウボウムギ, シロヨモギ) のみが分布し (Tab. 3-3) , VA菌根菌は“青森” では最多の6種 (*G. aggregatum*, *G. microaggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Acaulospora* sp. 1) から構成されていた. 特に*G. aggregatum*が4砂サンプルと*Acaulospora* sp. 1が3砂サンプルから分離され, それぞれ分離回数が高かった. また, *G. aggregatum*と*G. microaggregatum*が“青森” で初めて確認された (Tab. 3-5) .

## 2. “新潟” の海浜のVA菌根菌とその生息環境

“新潟” の4ヵ所の調査点から, *Glomus*属菌7種 (*G. aggregatum*, *G. microaggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 6) , *Scutellospora*属菌2種 (*S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1) , *Acaulospora*属菌1種 (*Acaulospora* sp. 1) (Tab. 3-6) が分離された.

“新潟” 1は汀線から21 m離れ, “新潟” の調査地点では最高の土壤塩化ナトリウム濃度 (18.6 mM) とpH (pH 8.7) が測定された (Tab. 3-2) . また, ハマニガナ, コウボウムギ, オニシバの生育が確認された (Tab. 3-4) . VA菌根菌は3種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *S. gregaria*) が分離されたが, *G. tortuosum*の胞子が3砂サンプルから分離された. さらに, 分離された胞子数が少ないため, 正確な同定ができなかった*Glomus*属菌が4つの砂サンプルから分離された (Tab. 3-6) . 従って, *Scutellospora*と*Acaulospora*属菌より*Glomus*属菌の分離回数が高かった.

4ヵ所の調査地点の中間地点に位置する“新潟” 2では海浜植物5種 (ハマニガナ, オニシバ, ケカモノハシ, スナビキソウ, ハマヒルガオ) の生育が確認され, “新潟” では植生の構成種が最も多かった (Tab. 3-4) . また, “新潟” では最多のVA

菌根菌7種 (*G. microaggregatum*, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 6, *S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 1) および309個の総胞子数が確認された。特に*Acaulospora* sp. 1の胞子が1サンプルから278個分離された (Tab. 3-6)。

“新潟” 3ではハマニンニクが観察され、その他2種 (コウボウムギ, オニシバ) が記録された (Tab. 3-4)。VA菌根菌は6種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 4, *S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 1) が分離され、それぞれ1砂サンプルから分離された (Tab. 3-6)。

“新潟” 4は汀線から76 mに位置し、土壌塩化ナトリウム濃度が6.9 mMで低い (Tab. 3-2)。植生の構成種が2種 (オニシバ, ウンラン) のみ観察された (Tab. 3-4)。VA菌根菌の構成種は“新潟” 2と並び7種からなり、*Acaulospora* sp. 1と*Acaulospora* sp. 1の胞子内に胞子を多く形成していた*G. microaggregatum*が5砂サンプルから分離され、*S. gregaria*と*Glomus* sp. 1がそれぞれ3サンプル、*G. tortuosum*が2サンプル、*G. aggregatum*と*Scutellospora* sp. 1がそれぞれ1サンプルより分離された (Tab. 3-6)。

オニシバは“新潟” の4カ所の全調査地点に生息し、*S. gregaria*が全調査地点の1砂サンプル以上から分離された。

### 3. “青森” と “新潟” のVA菌根菌の構成種の比較

“青森” と “新潟” の調査で分離されたVA菌根菌合計11種のうち共通種8種 (*G. aggregatum*, *G. microaggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 1) が認められた。“青森” では*Glomus* sp. 4および*Glomus* sp. 6, “新潟” では*Glomus* sp. 5の胞子は分離されなかった (Tab. 3-5, 3-6)。

“青森” と “新潟” の海浜における土壌塩化ナトリウム濃度およびpHは汀線から内陸側へ明確な低下が測定され (Fig. 3-4), その逆にVA菌根菌の構成種の種数が汀線から内陸側へ進むにつれ増加し, “青森” では1種から6種へ, “新潟” では

3種から7種へ増加した (Fig. 3-5) . また, *G. tortuosum*の“新潟”1の出現頻度60%を除いて, 各調査地点における菌根菌の種の出現頻度も内陸側へ進むに従い増加した (Fig. 3-5) .

“青森”では *Acaulospora* sp. 1と *Glomus* sp. 2が4ヵ所の調査地点から分離され, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *S. gregaria*が3ヵ所から分離された. また, “新潟”では *S. gregaria* (4ヵ所の調査地点), *Scutellospora* sp. 1 (3ヵ所), *Acaulospora* sp. 1 (3ヵ所), *G. tortuosum* (3ヵ所) が広く生息していた.

第2章で特に“茨城”と“新潟”の汀線付近のハマニクパッチから多く分離され, 第2章の実験で分離頻度が最も高かった *Glomus* sp. 2や *G. tortuosum*は“青森”の汀線近くの調査地点からも分離されているが, 両菌根菌の“青森”6での分布も確認された. “新潟”では *Glomus* sp. 2の胞子は汀線近くの“新潟”1と2のみから分離されている. *G. tortuosum*は“新潟”2以外すべて3ヵ所の調査地点から分離が確認された.

*G. aggregatum*と *Glomus* sp. 1は“青森”および“新潟”ではより内陸側の調査地点から多く分離された. また, *G. microaggregatum*は *Acaulospora* sp. 1が多く分布する調査地点に主に分布が認められた.

“青森”2と3で *Glomus* sp. 2が, また, “新潟”2で *Acaulospora* sp. 1の胞子がそれぞれ1砂サンプルから多数分離され, このような特徴は汀線寄りの調査地点に多く観察された (Fig. 3-5) .

#### 4. “青森”と“新潟”の海浜のVA菌根菌

前述の通り“青森”と“新潟”の調査では合計Glomales菌11種が確認され, そのうち未同定種が7種があった. その内訳は *Glomus*属菌8種 (*G. aggregatum*, *G. microaggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6), *Scutellospora*属菌2種 (*S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1), *Acaulospora*属菌1種 (*Acaulospora* sp. 1) (Tab. 3-6) であった. *G. microaggregatum*, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 1の胞子

形態はそれぞれ以下に述べる（他の種については第2章を参照）。

1. *Glomus microaggregatum* Koske, Gemma & Olexia (写真5)

本菌は *Acaulospora scrobiculata* や *Scutellospora* 属菌の胞子内に胞子集合体（10-170個の胞子）を形成し，胞子は薄黄茶色を呈し，大きさは22-50  $\mu\text{m}$ ，球形，亜球形．胞子表面は平滑．胞子壁は1層または2層（unit ; unit）からなり，厚さが1-2  $\mu\text{m}$ ．Subtending hyphae と胞子の間に隔壁は形成されない．

分離場所：“青森”6；“新潟”2, 4.

2. *Scutellospora* sp. 1 (写真14)

本菌は砂から単一胞子として分離される．胞子は無色を呈し，大きさは130-250x170-260  $\mu\text{m}$ ，球形，亜球形，楕円形．胞子表面は平滑．胞子壁は5層（外層：laminar ; 内層1：membranous ; 内層2：membranous ; 内層3：flexible<sup>29)</sup> ; 内層4：membranous）からなり，厚さが11-12  $\mu\text{m}$ ．subtending hyphae は胞子と接触し，その先端は球根状に膨張する．

本菌は *S. gilmorei* に類似しているが，再検討が必要であると思われる（Walker, personal communication）．

分離場所：“青森”2；“新潟”2, 3, 4.

3. *Acaulospora* sp. 1 (写真15)

本菌は砂から単一胞子として分離される．胞子は薄茶色-茶色を呈し，大きさは90-130x95-160  $\mu\text{m}$ ，球形，亜球形，楕円形．胞子表面には均一に多数の壁孔（pit）を有する．胞子壁は5層（外層：laminar ; 内層1：membranous ; 内層2：membranous ; 内層3：flexible ; 内層4：membranous）からなり，厚さが8.5-10.0  $\mu\text{m}$ ．内層4はMelzers試薬で赤色を呈す．sporogenous saccule を有する．

本菌は *A. scrobiculata* に類似するが，内層3が厚壁であることと内層4を有することが異なる．

分離場所：“青森”2, 3, 4, 6；“新潟”2, 3, 4.

---

<sup>29)</sup> membranousより厚い，透明で柔軟な，主に内層に形成される壁層．Walkerの‘coriaceous wall’に類似すると思われる（Morton, 1988）．

Tab. 3-1. The shortest distance between shoreline and sampling points, soil salinity, soil pH and soil water content of the points at "Aomori".

	Sampling point					
	1	2	3	4	5	6
Distance (m)	16	46	57	86	138	174
NaCl (mM)	147.6	9.0	6.4	2.2	5.2	4.8
pH	8.9	9.6	8.4	7.8	8.2	7.5
H <sub>2</sub> O (%)	11.2	11.2	4.9	10.8	8.0	4.32

Tab. 3-2. The shortest distance between shoreline and sampling points, soil salinity, soil pH and water content of the points at "Niigata".

	Sampling point			
	1	2	3	4
Distance (m)	21	38	65	76
NaCl (mM)	18.6	10.7	11.1	6.9
pH	8.7	8.6	8.2	8.3
H <sub>2</sub> O (%)	6.6	5.8	6.3	7.1

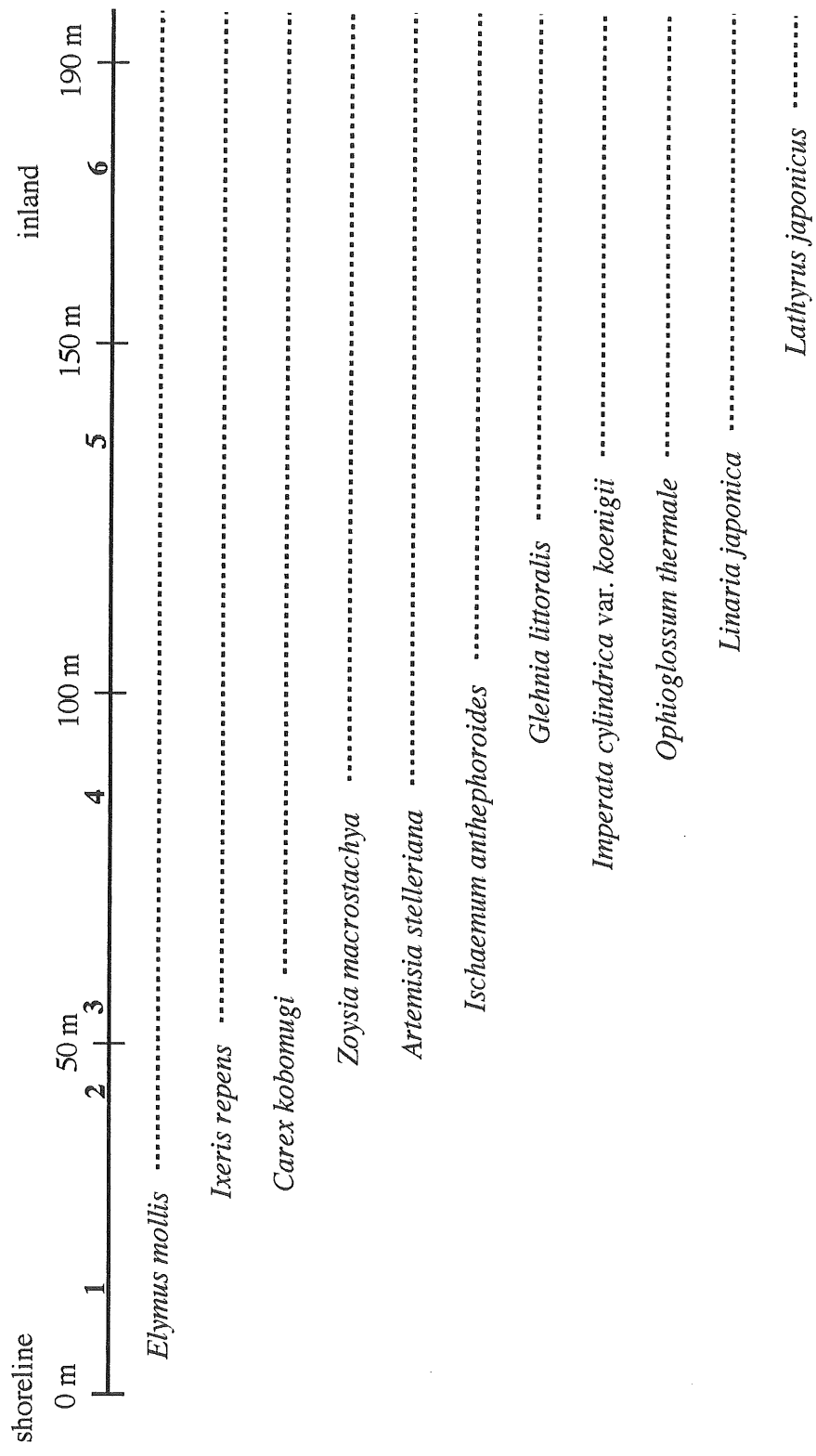


Fig. 3-2. First appearance of the beach plants on a straight line across the beach in "Aomori". Bold numbers show sampling points. All except *Carex kobomugi* are infected by VA mycorrhizal fungi.

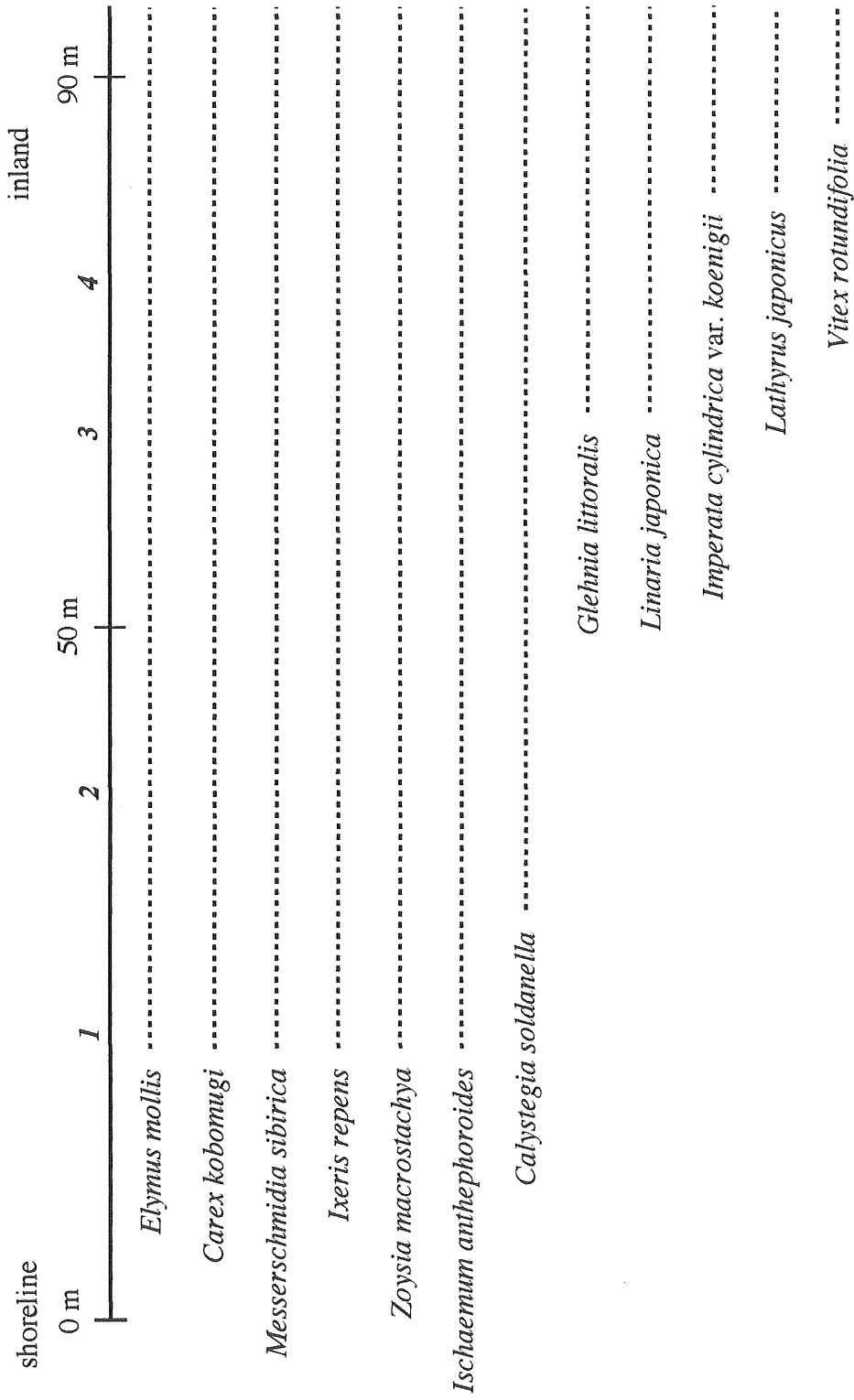


Fig. 3-3. First appearance of the beach plants on a straight line across the beach in "Niigata". Italic numbers show sampling points. All except *Carex kobomugi* are infected by VA mycorrhizal fungi.



Tab. 3-3. Plants presented at the sampling points at "Aomori" on 27.10.1995.

Species	Sampling point					
	1	2	3	4	5	6
<i>Elymus mollis</i>		+	+		+	
<i>Ixeris repens</i>			+	+	+	
<i>Carex kobomugi</i>				+	+	+
<i>Zoysia macrostachya</i>				+	+	
<i>Artemisia stelleriana</i>				+		+
<i>Linaria japonica</i>					+	

+: present.

Tab. 3-4. Plants presented at the sampling points in "Niigata" on 3.11.1995.

Species	Sampling point			
	1	2	3	4
<i>Elymus mollis</i>			+	
<i>Ixeris repens</i>	+	+		
<i>Carex kobomugi</i>	+		+	
<i>Zoysia macrostachya</i>	+	+	+	+
<i>Ischaemum antheboroides</i>		+		
<i>Messerschmidia sibirica</i>		+		
<i>Calystegia soldanella</i>		+		
<i>Linaria japonica</i>				+

+: present.

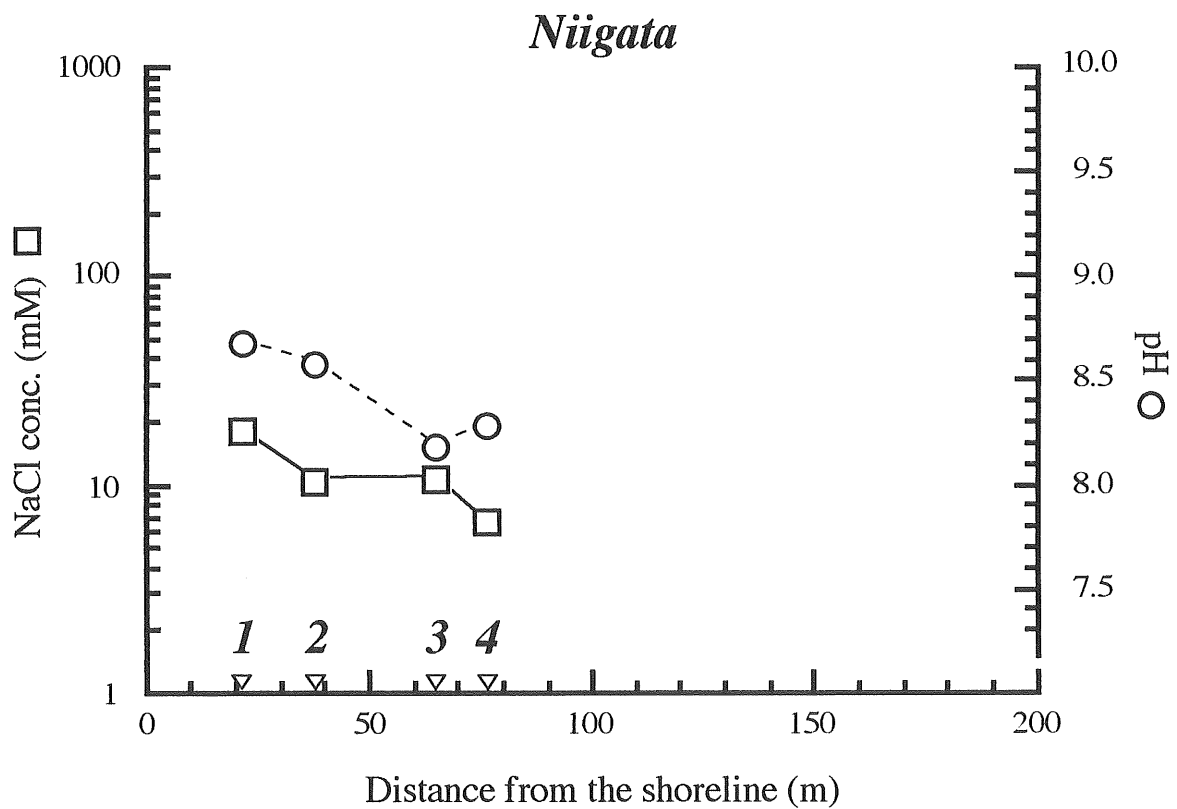
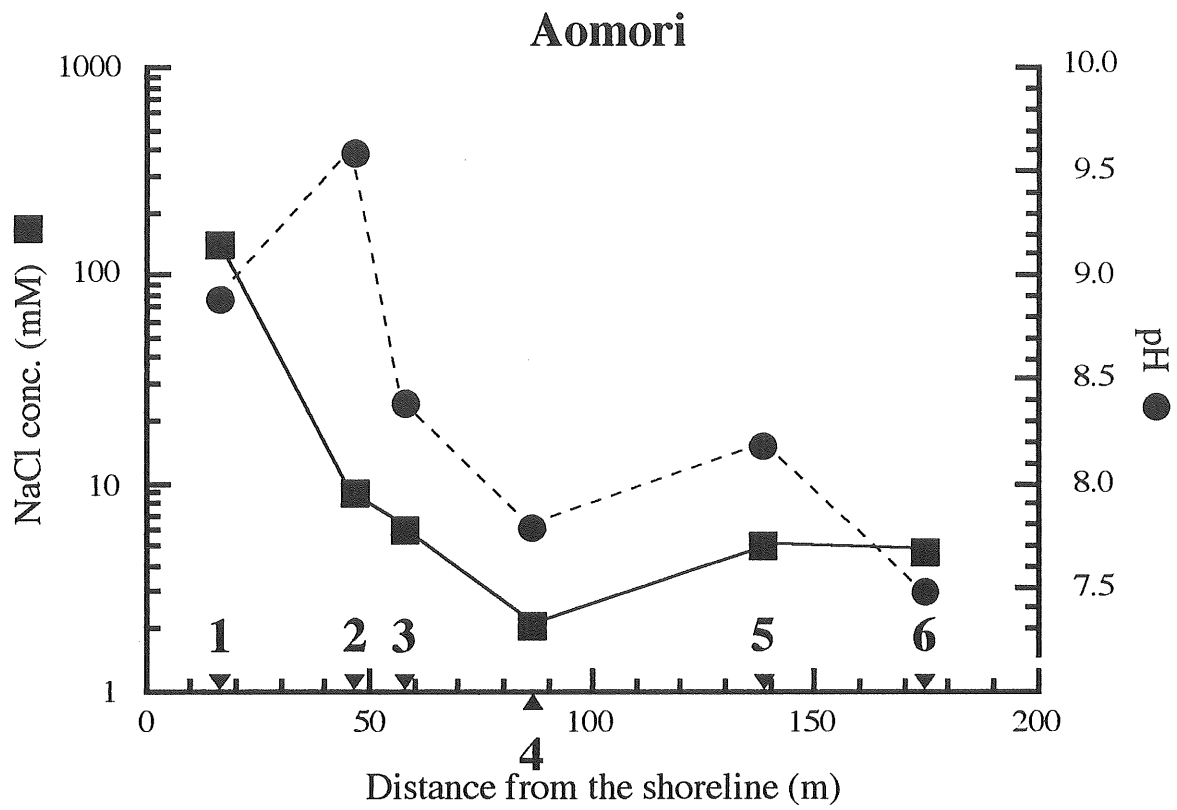


Fig. 3-4. Changes in soil salinity and soil pH across the points of "Aomori" and "Niigata". Bold and bold-italic numbers show sampling points at each site.

Tab. 3-5. Species composition, spore number and frequency of occurrence of mycorrhizal fungi in each sampling point in "Aomori".

Species	Sampling point					
	1	2	3	4	5	6
<i>Glomus aggregatum</i>						18(4/5) <sup>1)</sup>
<i>G. microaggregatum</i>						+(1/5)
<i>G. tortuosum</i>		2(1/5)	2(1/5)			2(1/5)
<i>Glomus</i> sp. 1				6(1/5)	12(1/5)	1(1/5)
<i>Glomus</i> sp. 2	1(1/5)	168(1/5)	160(1/5)			2(1/5)
<i>Glomus</i> sp. 4						
<i>Glomus</i> sp. 5					11(1/5)	
<i>Glomus</i> sp. 6						
<i>Scutellospora gregaria</i>			2(1/5)	4(1/5)	18(5/5)	
<i>Scutellospora</i> sp. 1		1(1/5)				
<i>Acaulospora</i> sp. 1		1(1/5)	9(1/5)	21(1/5)		S(3/5)
other <i>Glomus</i> spp.					+(1/5)	+(1/5)
Total spore number	1	172	173	31	41	23

<sup>1)</sup> Number shows total fungal spore number of 5 sand samples.

Ex.: 1/5: species is isolated from 1 of 5 sand samples.

5/5: species is isolated from all sand samples.

+: Spores were observed, but not counted, because there were too few for identification or formed in another spore of Glomales.

S: Spores are morphologically incomplete.

Tab. 3-6. Species composition, spore number and frequency of occurrence of mycorrhizal fungi in each sampling point in "Niigata".

Species	Sampling point			
	1	2	3	4
<i>Glomus aggregatum</i>				2(1/5) <sup>1)</sup>
<i>G. microaggregatum</i>		+(1/5)		+(5/5)
<i>G. tortuosum</i>	S(3/5)		S(1/5)	2(2/5)
<i>Glomus</i> sp. 1			4(1/5)	13(3/5)
<i>Glomus</i> sp. 2	1(1/5)	3(1/5)		
<i>Glomus</i> sp. 4		21(1/5)	24(1/5)	
<i>Glomus</i> sp. 5				
<i>Glomus</i> sp. 6		2(1/5)		
<i>Scutellospora gregaria</i>	4(1/5)	2(1/5)	4(1/5)	6(3/5)
<i>Scutellospora</i> sp. 1		3(1/5)	3(1/5)	2(1/5)
<i>Acaulospora</i> sp. 1		278(1/5)	21(1/5)	31(5/5)
other <i>Glomus</i> spp.	+(4/5)	+(1/5)	+(1/5)	+(3/5)
Total spore number	5	309	56	56

<sup>1)</sup> Number shows total fungal spore number of 5 sand samples.

Ex.: 1/5: species is isolated from 1 of 5 sand samples.

5/5: species is isolated from all sand samples.

+: Spores were observed, but not counted, because there were too few for identification or formed in another spore of Glomales.

S: Spores were morphologically incomplete.

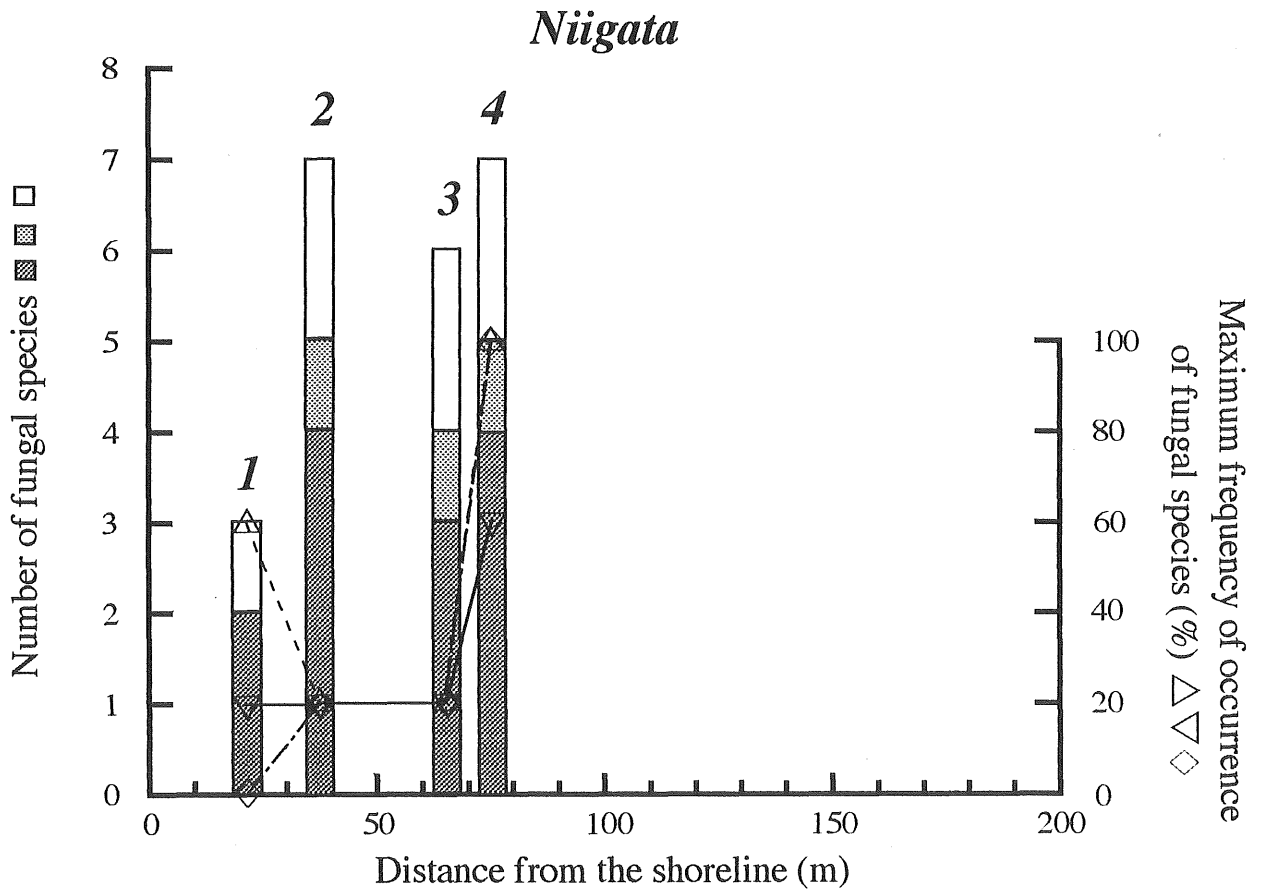
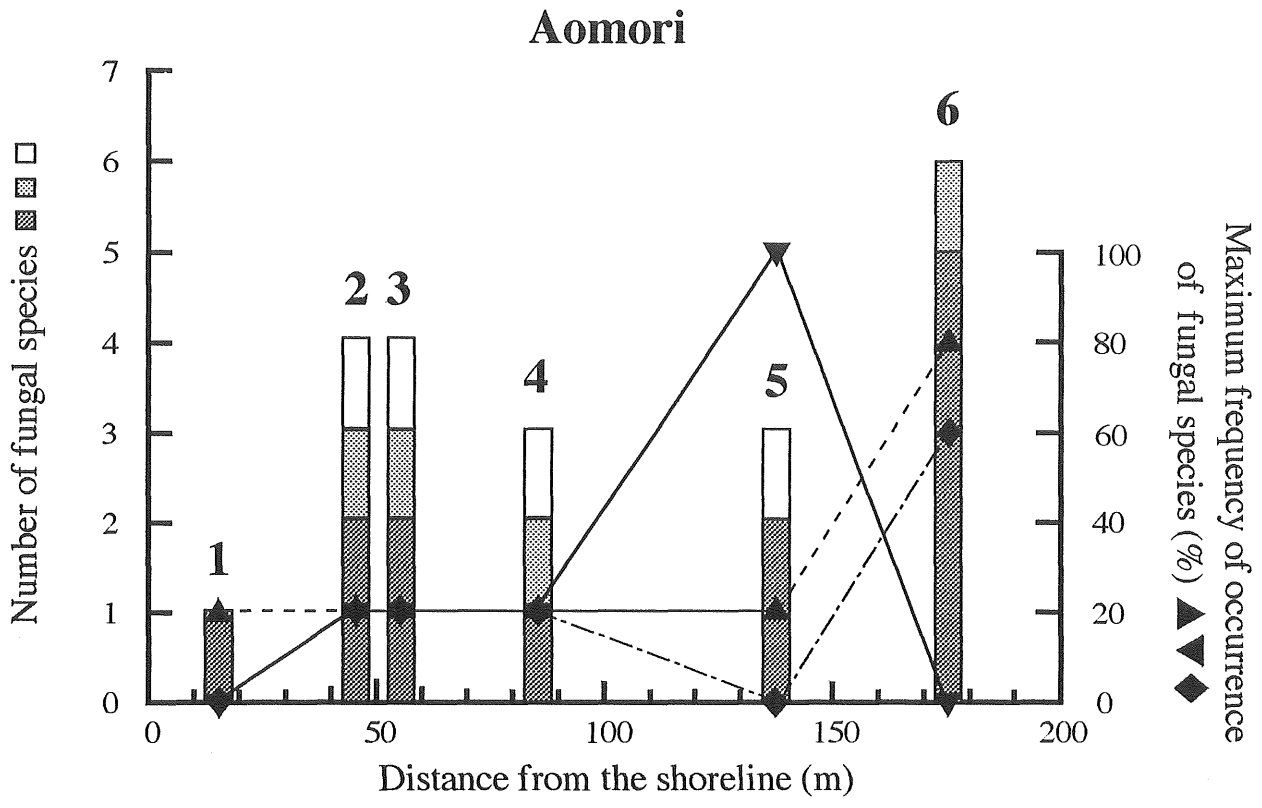


Fig. 3-5. Number of fungal species and maximal frequency of occurrence of fungal species at each sampling point across the strand of "Aomori" and "Niigata". Bold and bold-italic numbers show sampling points. 100% Frequency of occurrence means that the species is isolated from all 5 samples per sampling point. **▲,△,▨**: *Glomus* spp. **▼,▽,□**: *Scutellospora* spp. **◆,◇,▩**: *Acaulospora* sp.

### III. 考察

海浜では飛砂の供給が少なくなると不安定砂丘が次第に変化し安定砂丘になり（石塚, 1977）, 海浜植生が豊かになり, かつ, 植物の被覆度が高まる. また, 砂中の有機物の増加に伴い, VA菌根菌の多様化と量的増加が報告されている（Allen and Allen, 1992; Nicholson, 1960; Rose, 1988; Puppi and Riess, 1987）. “青森”と“新潟”の汀線から内陸側へ行くに従い土壌塩化ナトリウム濃度およびpHが低下し, 海浜植物の植生の変化が観察され, これに伴い, VA菌根菌の構成種の変化と分離頻度の増加（*Acaulospora*属菌および*Scutellospora*属菌）が認められた. “青森”の汀線付近では*Glomus*属菌の総孢子数が高く, “新潟”では*Glomus*属菌の分離頻度が高いことが確認され, *Acaulospora*属菌および*Scutellospora*属菌よりは*Glomus*属菌が汀線付近に多く分布していると推測された. また, 内陸側では3属の混在している分布を確認した. “青森”と“新潟”の海浜におけるこのVA菌根菌の分布パターンはイタリアのチレニア海の海浜でのパターンと類似していると思われる. すなわち, チレニア海の海浜の汀線付近では*Scutellospora*および*Acaulospora*属菌よりも*Glomus*属菌（*Glomus*属6種中特に*G. macrocarpum-microcarpum*<sup>30)</sup>）の出現頻度が高く, 内陸側では特に*S. persica*の出現頻度や総孢子数の増加が認められている（Puppi and Riess, 1987）.

“青森”と“新潟”の海浜の*Scutellospora*と*Acaulospora*属菌の優占分布と類似して北米の太平洋沿岸（北カリフォルニア）の海浜におけるVA菌根菌の調査では汀線から内陸側へ*Scutellospora*, *Gigaspora*, *Acaulospora*属菌が優占的に分布し, *Glomus*属菌は1種のみ分離されたにすぎない. 汀線付近では*Scutellospora*属菌が多く, 内陸側も*Scutellospora*属菌が多い. なかでも*S. calospora*, *S. coralloidea*や*S. heterogama*の分布が海浜全般に広がっていた（Rose, 1988）.

さらに, 北米の大西洋沿岸（ニュージャージー州からバージニア州）では太平洋沿岸と同様に*Gigaspora*, *Scutellospora*, *Acaulospora*属菌が優占的に分布している

---

<sup>30)</sup> *G. macrocarpum*と*G. microcarpum*を同定する際, 種の境界線が明瞭ではないため, このような種名にしたと思われる.

が、優占種が異なり *Gigaspora gigantea* が優占に分布していた (Koske, 1987) .

“青森”では *Acaulospora* sp. 1 と同定された菌根菌が大西洋沿岸の海浜にも多く分布する *A. scrobiculata* に近縁であると思われる.

“青森” 2 と 3 の *Glomus* sp. 2 と “新潟” 2 の *Acaulospora* sp. 1 の 1 砂サンプルにおいて見られた集中的な孢子形成は海浜で多く観察されたが、海浜における VA 菌根菌の孢子は負の二項分布の分布型に最も一致しており (Sylvia, 1986; Friese and Koske, 1991) , 動物に多く見られる集中分布をしていると考えられている (伊藤ら, 1992) . 従って今回 1 砂サンプルから 100 個以上の孢子数が生じていても不思議ではないと考えられる. しかし、このような集中分布はすべての VA 菌根菌で観察されるとは考えられない (例, *S. gregaria*) . イギリスでは Nicolson (1960) が海浜の汀線から内陸側への VA 菌根の調査を行った結果、イネ科植物の VA 菌根菌の出現に影響する要因として宿主植物の種、生息地の安定性の度合い (被砂や波の影響が少ないより内陸側の海浜) , 砂に含まれる有機物の量と種類や微生物の活性であり、土壌 pH のような要因は菌根菌の出現 (分布) には直接的に影響していないと考えた. しかし、*A. leavis* と *Glomus* sp. (未同定種) の分布には土壌 pH が大きく関与していると考察されている (Porter et al., 1987ab) .

海浜植物の帯状分布には必ず土壤環境条件の変化が伴い (Kachi and Hirose, 1979) また、海浜植物の環境に対する適応性、つまり耐塩性や耐乾性などの種間における相違によって帯状分布が引き起こされると考えられている (Ishikawa, 1991) . 海浜の VA 菌根菌の主要な散布体は孢子であると考え (第 2 章参照) , 海浜における孢子的寿命は *Gigaspora gigantea* で約 5 ヶ月と報告されている (Lee and Koske, 1994) . 従って、深さ 15-40 cm の砂サンプルから分離された孢子 (発芽実験は行っていないが、孢子的内容物の有無と孢子表面の微生物の汚染の有無などを確認した) はその場で形成されたと考えられる. 本実験では両調査地で汀線まで分布するタイプ (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2) と内陸寄りに主に分布するタイプ (*G. aggregatum*, *Glomus* sp. 1) に *Glomus* 属菌を類別できると思われる. しかし、*G. aggregatum* は “茨城” のハマニンニクパッチから多く分離され (4 砂サンプル, 2 コ

アサンプル) , 従って, *G. aggregatum*については海浜によって異なると考えられる. また, 海浜の土壌環境要因, つまり本実験では土壌塩化ナトリウム濃度およびpHはVA菌根菌の分布・分散(散布体形成など)に影響を及ぼすと推測される. 従って, 海浜植物と同様にVA菌根菌のそれぞれの種に対する環境要因の影響は様々であり, その全体的な効果として海浜においてVA菌根菌は帯状分布するようになるといえよう.



## 第4章 VA菌根菌とハマニンニクに及ぼすpHおよび 塩化ナトリウム濃度の影響

VA菌根菌の散布体は増殖および次世代に遺伝的遺産を残すために、根に感染する。土壤の物理的、化学的要因はこの散布体の再生産速度および量に影響する。その上、それらの要因が接種源となる菌根菌の散布体と宿主植物の根の生長に同時に直接影響すると考えられている (Tommerup, 1992)。

土壤塩類濃度が高いほどVA菌根菌の孢子発芽と発芽後の菌糸の生長を低下させることは明白である (Juniper and Abbott, 1993)。また、土壤pHは菌根菌の孢子発芽に影響し、菌根菌によっては土壤pHは菌根菌の分布の重要な制限要因になりうると報告されている (Siqueira et al., 1984; Porter et al., 1987b; Sylvia and Williams, 1992)。例えば、様々の生態系で生存する陸上植物の根に生息し、おそらく汎存種でもある *Glomus mosseae* (Stahl and Christensen, 1991; Gerdemann and Trappe, 1974) は土壤pH 5.5以上に生息する植物から分離され (Giovannetti and Gianinazzi-Pearson, 1994)、寒天上の孢子発芽実験ではpH 5以上で発芽し、pH 7で最大発芽率が測定された (Green et al., 1976)。また、*Acaulospora leavis* は酸性土壤 (pH < 4.9) で多くの孢子が分離され、孢子の高い発芽率および発芽管の良好な伸長は高い酸性度 (pH 4.6) で確認されている (Porter et al., 1987ab; Robson and Abbott, 1989)。

しかしながら、研究初期には海浜での菌根菌の出現はpHや炭酸カルシウムなどの土壤環境要因とは関係がないとされた (Nicolson, 1960)。また、海岸砂丘で孢子を形成した菌根菌個体群 (spore population) は砂粒子の大きさ以外の土壤の物理的、化学的な特徴とは関連が認められないと報告されている (Koske and Halvorson, 1981)。

第2、3章の実験結果から我が国の海浜で汀線付近に主に分布する *Glomus* sp. 2 は汀線付近にハマニンニクが生息しているから分布しているのではなく、この菌は汀線付近の土壤環境を好んでいるためではないかと推測できる。この推測の真偽を

明らかにするため、*Glomus* sp. 2の菌根形成とハマニンニクの生長に及ぼす砂のpHや塩化ナトリウム濃度の影響を調査した。また、この二者の関係を評価するため、同様の条件で接種したネギとムラサキツメクサと内陸側のオニシバパッチの砂（*Glomus*属菌4種、*Scutellospora*属菌2種、*Acaulospora*属菌2種を含む）を接種源として用い同様に実験を行った。

## I. 材料および方法

### 1. 実験I

汀線付近に分布する*Glomus* sp. 2を接種源として予め増殖するため、1992年9月2日に“茨城”のハマニンニクパッチI（第2章参照）からハマニンニクの根を含む砂を深さ15-30 cmから採取し、実験室にて砂約10 kgをプランター（長さ53 cm x 幅15 cm x 深さ16 cm）に移し、それに、ネギとムラサキツメクサの種子（第2章と同一植物）を播種した。宿主植物が枯れた場合、直ちに新たに種子を播種した。プランターの砂に1993年6月9日に*Glomus* sp. 2の胞子が多数存在することを確認した。さらに1994年4月18日に*Glomus* sp. 2の胞子のみ確認したので、*Glomus* sp. 2が多く分布する”汀線付近の砂”とし、本実験で接種源として用いた。

実験Iのポットを作るため、500 ml用のポリエチレンポットに滅菌した海浜の砂<sup>31)</sup> 800 g（水分含率10 % (v/w)）を最初に詰め、その上に、ドーナツ型に切り抜き、漏斗型に作ったParafilm®（American Can 社）をFig. 4-1のように埋め込んだ。次によく攪拌した約100gの”汀線付近の砂”を漏斗に加えた<sup>32)</sup>。最後に無菌のネギ、ムラサキツメクサとハマニンニクの苗（植物と発芽方法については第2章参照）をそれぞれ異なるポットに5本ずつ植えた。

環境条件を整えるため、処理液は第3章の“青森”の土壌pH（pH 7.5-9.6）を参考にし、pH 7.0, 8.5, 10.0とした。塩化ナトリウムは第2章の各地のハマニンニ

---

<sup>31)</sup> 砂は“茨城”と“新潟”（第二章参照）の海浜から採取し、水洗で根や菌糸などの有機物や塩類などの無機物を取り除き、50°C以上で風乾し、10-20%の蒸留水を砂に加え、オートクレーブで121°Cを40分間滅菌した。

<sup>32)</sup> Menge and Timmer（1982）の漏斗法を改変した方法である。

クパッチにおける塩化ナトリウムの平均濃度1993 mg/l (= 34.1 mM ; 第2章参照)を参考にし、上限を2000 mg/lとし、下限を200 mg/l [“青森”や“茨城”の最も汀線から離れた砂サンプルの塩化ナトリウム濃度は“青森”で167 mg/l (= 2.86 mM ; 汀線から184 m)と“茨城”で228 mg/l (= 3.9 mM ; 汀線から110 m)に相当]に設定した。

イオン交換した蒸留水(蒸留水製造装置: EYELA SA-27 E 1 N, (株)東京理化工械)を1 N KOHでpH 7, 8.5, 10に調整し、それぞれ3本ずつ1500 ml用容器に注入し、さらに塩化ナトリウム濃度がそれぞれ0, 200, 2000 mg/lになるように加え、9本を作製した。

3種類のpH処理(pH7, 8.5, 10)と3種類の塩化ナトリウム処理(0, 200, 2000 mg/l)を組み合わせ、計9実験区を設け、各実験区3ポットずつ合計27ポットを作製した(Tab. 4-1)。

かん水は一日置きに行い、ポット内の水分含有率が10%を越えないように処理溶液を注いだ。

1994年5月16日から7月22日まで67日間供試した植物を植えたポットを設定温度20°Cのグロースチェンバ(18 h/6 h (明/暗) ; 2200-2800 lux)で栽培し、その後、すべての苗を丁寧にポットから取り、根と茎に分離・切断した。

砂を完全に取り除いた根を10% KOH溶液内に浸漬し、1週間室温で放置し、アルカリを水で充分除去し、1% HCl溶液中で1日室温で置換し、次いで0.05% トリパンプルー・ラクトフェノール<sup>33)</sup>で1週間室温で染色した。VA菌根菌の感染率は各実験区の4ないし5本すべての根をグリッド線交差法('gridline intersect method')またはスライドグラス法(根の全長が10 cm以下の場合)で測定した(第2章の方法を参照; Fig. 2-3)。

正常に生長しなかった苗は排除した。各処理区から採取した4ないし5本の茎は藁包紙に包み、室温で8日間乾燥し、乾燥重量を測定した。

---

<sup>33)</sup> ラクトフェノールの組成と比率: 乳酸, フェノール, グリセリン, 蒸留水 (1:2:1:1)。

## 2. 実験 II

1994年2月23日に茨城県波崎町十町歩の海浜におけるオニシバパッチ（汀線からおよそ100 m）の深さ10-20 cmからオニシバの根を含む砂約5 kgを採取し，VA菌根菌の孢子の休眠を打破するため，実験開始まで砂を室温で保管し（Tommerup, 1983），接種源”オニシバパッチの砂”とした．なお，このオニシバパッチでは3属9種のGlomalesの孢子が観察されている（Abe et al., 1994）．

よく攪拌した生重380 gの”オニシバパッチの砂”を200 mlポリエチレンポットに移し，無菌的なハマニンクまたはムラサキツメクサそれぞれ5本の苗（育苗の方法は実験Iと同様）を各処理区に移植した．

実験IIでは予備実験で数種のpH緩衝液<sup>34)</sup>のうちMESのみが菌類（主に腐生性菌類）に対する影響が低かったためこれを用いた．それぞれ1500 ml用容器にMES<sup>35)</sup>の溶液およびイオン交換した蒸留水を1 N KOHでpH 7と10に調整した2溶液を1本ずつに注入し，さらに塩類濃度がそれぞれ最終的に0, 2000 mg/lになるように塩化ナトリウムを加え，6本を作製した．従って，3pH処理区（7, 10, pH7に調整したMES<sup>36)</sup>）と2塩化ナトリウム処理区（0, 2000 mg/l）を組み合わせ，計6実験区を設定したが，予備実験でネギがMES溶液で枯死したため，ハマニンクでは緩衝液の処理区を除いた．なお，各宿主に対し反復実験を3回行った．

1994年5月16日から9月20日まで（127日間）実験Iと同じグロースチェンバで植物を生育させ，灌水も同様に行った．なお，緩衝液のpH 7のムラサキツメクサは生育不良のため，この実験区にはpH 7の2種類の実験区を追加し，7月22日から9月20日まで（60日間）生育させ，実験に供した．

9月20日に各実験区の根を収穫し，十分に水道水で洗浄し，実験Iと同様にすべての根を染色し，菌根菌の感染率を測定した．さらに各植物および菌根菌に対するpHおよび塩化ナトリウム濃度の影響を一次元分散分析 [StatView (Ver. 4.0) ]，

---

<sup>34)</sup> Tris (hydroxymethyl) aminomethane (pH 8.5に調整した)と3-N-Cyclohexylamino-2-hydroxypropanesulfonic acid (pH 10.0に調整した)．

<sup>35)</sup> 1 N KOHで0.01 M MES (2-N-(Morpholino) ethanesulfonic acid) をpH 7.0に調整した．

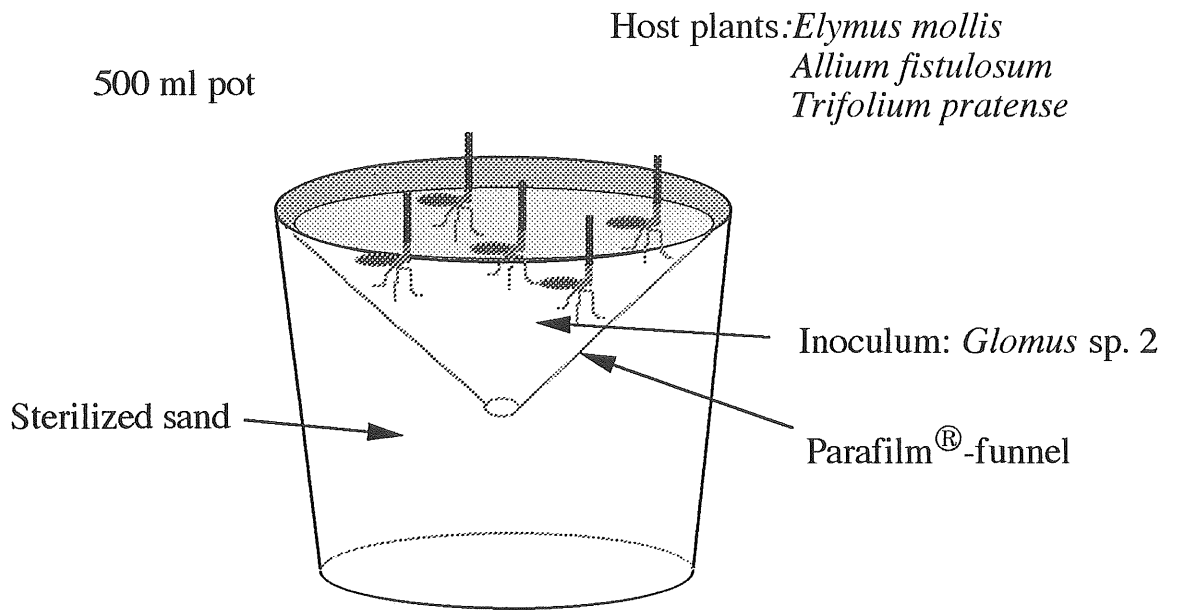
<sup>36)</sup> 1 N KOHで0.01 M MES (2-N-(Morpholino) ethanesulfonic acid) をpH 7.0に調整した．

ABACUS Concepts, Inc., 1992; SuperANOVA (Ver. 1.11) , ABACUS Concepts, Inc., 1991] (藤井, 1986) で調べた. 実験 II の接種源は Glomales<sup>37)</sup> が混在しているため, ムラサキツメクサの4つの実験区 [pH 7+0 mg/l, pH 10+0 mg/l, pH10+2000 mg/l, MES (pH 7) +0 mg/l] から100 g 砂を採取し, Glomales の構成種を調べた (第2章と同じ分離方法) . なお, 苗が多く枯死したハマニンニクの実験区は対象外とした.

---

<sup>37)</sup> *Scutellospora gregaria*, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp.1, *Glomus aggregatum*, *G. microaggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4 がオニシバパッチから分離されたと報告している (阿部, 1991) .

Experiment I



Experiment II

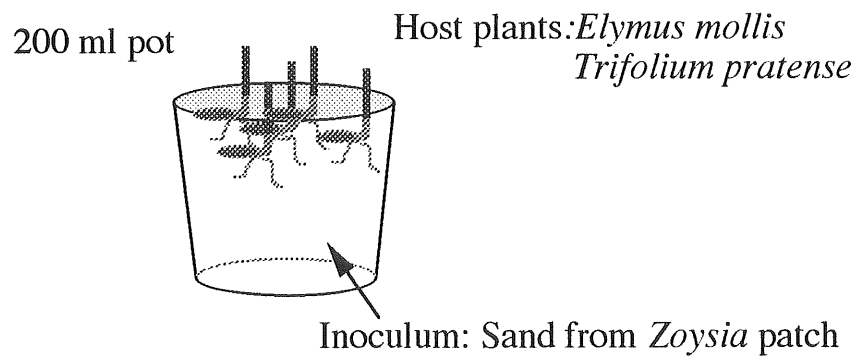


Fig. 4-1. Design of inoculation-pot-culture.

## II. 結果

### 1. 実験I

#### (1) 菌根菌の感染率 (Tab. 4-1, Fig. 4-2)

接種67日間後VA菌根はハマニンニク、ネギ、ムラサキツメクサすべての宿主で観察された。また、実験区のうちムラサキツメクサのpH 8.5+NaCl 2000 mg/l以外の実験区ではすべて菌根形成が認められた。ネギの感染率がすべての実験区において他の宿主より高かった。特に、ネギの最高感染率はpH 10+NaCl 0 mg/lで90.9%であった。ムラサキツメクサの最高感染率はpH 7.0+NaCl 0 mg/lの44.6%であった。すべてのムラサキツメクサの根には根粒の形成が観察されなかった。ハマニンニクの最高感染率はpH 10+NaCl 200 mg/lの34.2%であった。また、平均感染率はネギ (66.0%) >ムラサキツメクサ (31.0%) >ハマニンニク (13.0%) であり、特に、ネギは統計的に他の宿主植物に対し有意差 (有意水準:  $p > 0.01$ ) が認められた。

自然界のハマニンニク幼植物の根における菌根菌の感染率を調査するため、“青森”で1993年10月27日にハマニンニク実生の幼植物を採取し、この実験と同様にグリット線交差法で感染率を求めた。その結果、平均感染率は35.4%であった (Tab. 4-4; 未発表データ)。従って、自然界においてもハマニンニク幼植物は本実験のネギのように多くの菌根を形成していないといえるだろう。

#### (2) 根の生長 (Tab. 4-2, Fig. 4-3)

各処理に対する3種の宿主植物の反応を観察するため、根の長さや植物地上部の乾燥重量を測定した。ネギの根の長さはpH 8.5とpH 10実験区でハマニンニクやムラサキツメクサより長い。pH 7実験区ではハマニンニクとそれほど異なる。特に、pH 8.5+NaCl 0 mg/l実験区ではネギの根の長さが最大 (147.2 cm) であった。ハマニンニクの最大の根の長さはpH 10+NaCl 0 mg/l実験区の78 cmであった。また、ムラサキツメクサの最大の根の長さはpH 10+NaCl 2000 mg/l実験区の54 cmであった。根の伸長ではネギ (平均根長101.76 cm) >ハマニンニク (64.68 cm) >ムラサキツメクサ (39.18 cm) の順であり、1%の有意水準でネギはハマニンニクとムラサキツメクサより有意に高いことが認められた。また、処理条件のpHと塩

化ナトリウム濃度と根の長さの相関は認められなかった。

### (3) 植物の地上部の生長 (Tab. 4-3, Fig. 4-4)

接種67日後の地上部の乾燥重量ではネギのpH 7+ NaCl 0 mg/l実験区の1本当たり17 mgが最大であった。しかし、他の実験区ではハマニンニクの乾燥重量が3種の宿主植物で最も高かった。ハマニンニクの最大乾燥重量はpH 10+NaCl 0 mg/l実験区の15 mgであった。また、ムラサキツメクサの最大乾燥重量はpH 10+NaCl 2000 mg/l実験区の11 mgであった。ハマニンニク (1本苗の平均乾燥重量10.2 mg) >ムラサキツメクサ (6.3 mg) >ネギ (4.9 mg) の順であった。pHや塩化ナトリウム濃度に対しハマニンニクとムラサキツメクサの乾燥重量には明確な相関は認められなかったが、この2種はpH 10実験区の生育がpH 7とpH 8.5実験区より良好であった。ネギはpHの上昇と塩化ナトリウムの添加によって生育不良になった。従って、ネギの生育はアルカリ性および塩化ナトリウムの影響に対し、他の2種より敏感に反応した。

## 2. 実験II

### (1) 菌根菌の感染率 (Tab. 4-5, Tab. 4-6)

本実験では反復間での菌根菌の感染率に大きな差が見られた。ハマニンニクの根の長さ当たりの感染率ではpH 7+NaCl 0 mg/l実験区の感染率は15.6%で最大であったが、同じ実験区で菌根が形成されていないポットもあった。各実験区の平均感染率はpH 7+NaCl 0 mg/l実験区の6.5%が最大であったが、標準偏差は8.1であった。ハマニンニクではすべての実験区で標準偏差値が高かった。しかしながら、平均感染率では塩化ナトリウムの無添加実験区 (pH 7+NaCl 0 mg/lの6.5%, pH 10+NaCl 0 mg/lの4.0%) は、添加した実験区 (pH 7+NaCl 2000 mg/lの0.6%, pH 10+NaCl 2000 mg/lの2.6%) より高かった。4実験区間には統計的な有意差は認められなかった。

ムラサキツメクサの感染率はMES+NaCl 0 mg/l実験区での36.6%が最大であった。各実験区における平均感染率ではMES+NaCl 0 mg/l実験区の32.4%が最大であった。



平均感染率は塩化ナトリウムを添加していない実験区（pH 7で2.4%， pH 10で26.8%， MESで32.4%）で添加した実験区（pH7で0.0%， pH10で8.3%， MESで0.0%）より高かった。特に，ムラサキツメクサのpH 10+NaCl 0 mg/lおよびMES+NaCl 0 mg/lの両実験区では他の実験区と統計的な有意差が1%の有意水準にあることが認められた。なお，ムラサキツメクサの塩化ナトリウム無添加のpH10とMESの両実験区の菌根形態では小樹様体や細胞間および細胞内菌糸が非常に多く，また，小胞状体も観察された。このことから，*Scutellospora*属菌の菌根形成が多いが，*Acaulospora*および*Glomus*属菌も菌根を形成していると推測した。

### (2) 根の生長 (Tab. 4-7, Tab. 4-8)

ハマニンニクの根の長さはpH 10+NaCl 2000 mg/lで最大で67.8 cmであったが，同じ実験区で最小の根の長さ1.8 cmを観察した。各実験区における平均根長ではpH 7+NaCl 0 mg/lの46.06 cmが最大であった。pH 7の実験区の平均根の長さ（46.06 cm；33.54 cm）がpH 10の実験区（18.80 cm；32.26 cm）より長かった。しかし，各実験区間には統計的な有意差は認められなかった。

ムラサキツメクサの根の長さはpH 7+NaCl 0 mg/lの実験区で最大で103 cmであった。最小の根の長さはpH 10+NaCl 2000 mg/l実験区で2.6 cmであった。各実験区における平均根長はpH 7+NaCl 0 mg/l実験区の79.26 cmが最大であった。なお，pH 7の実験区のポットカルチャー期間は他の実験区の半分であった。ムラサキツメクサの平均感染率と同様に平均根長は塩化ナトリウムを添加していない実験区（pH 7で79.26 cm， pH 10で67.06 cm， MESで21.54 cm）は添加している実験区（pH 7で48.74 cm， pH 10で8.8 cm， MESで枯死）より長かった。また，pH 7の実験区の塩化ナトリウム添加と無添加には統計的有意差はないが，pH 10の実験区間では塩類の無添加の実験区が有意に（有意水準： $p < 0.01$ ）高かった。

### (3) ムラサキツメクサのVA菌根菌 (Tab. 4-9)

ムラサキツメクサの実験区におけるGlomalesの種と孢子数の調査の結果，ムラサキツメクサのpH10とNaCl 0 mg/lの実験区ではGlomalesの孢子数が108個で最大であった。Glomalesの種数ではpH10とNaCl 0 mg/l IIの実験区から最大の3属8種

(*Acaulospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 2, *Glomus aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Scutellospora gregaria*, *Scutellospora* sp. 1) が分離された。1991年のこのオニシバパッチにおける種構成の調査では3属9種が分離・同定され、そのうち今回は分離されなかった種は*G. microaggregatum*と*Glomus* sp. 4であったが、今回は*Acaulospora* sp. 2の胞子が新たに分離された。特に胞子数が多い種は*G. tortuosum* (pH10とNaCl0 mg/l実験区IとIIでそれぞれ53個, 50個)であった。また、*G. tortuosum*は実験IIのすべてのポットに含まれていた。次に出現頻度が高い種はpH 7+NaCl 0 mg/l以外すべてに含まれていた*S. gregaria*と*Scutellospora* sp. 1であった。

以下、本実験のみ分離された*Acaulospora* sp. 2について述べる。

#### 1. *Acaulospora* sp. 2 (写真 16)

本菌は砂から単一胞子として分離される。胞子は薄黄茶色を呈し、大きさは90-120  $\mu$  m, 球形, 亜球形。胞子表面は粗。胞子壁は6層 (外層: unit; 内層1: laminate; 内層2: membranous; 内層3: membranous; 内層4: membranous) からなり、厚さが5.5-6.5  $\mu$  m. sporogenous sacculeを有する。

Tab. 4-1. Mycorrhizal infection rate per root length of 5 seedlings each of *Elymus mollis*, *Allium fistulosum* and *Trifolium pratense* grown for 67 days under controlled pot-culture conditions with dominant propagules of *Glomus* sp. 2.

Pot No.	Treatment		Infection rate (%)		
	pH	NaCl (mg/l)	Elymus	Allium	Trifolium
1	7.0	0	13.7	69.2	44.6
2	7.0	200	17.8	70.2	29.9
3	7.0	2000	9.7 <sup>1)</sup>	59.7	42.6 <sup>1)</sup>
4	8.5	0	21.5	37.4	16.7
5	8.5	200	13.0	78.5	41.7
6	8.5	2000	15.5	59.2	n.m. <sup>2)</sup>
7	10.0	0	5.6 <sup>1)</sup>	90.9	26.5 <sup>1)</sup>
8	10.0	200	34.2	66.1	2.0
9	10.0	2000	13.3	63.0	44.4
Average of infection rate			16.0	66.0	31.0

<sup>1)</sup> Infection rate of 4 seedlings.

<sup>2)</sup> Not measured.

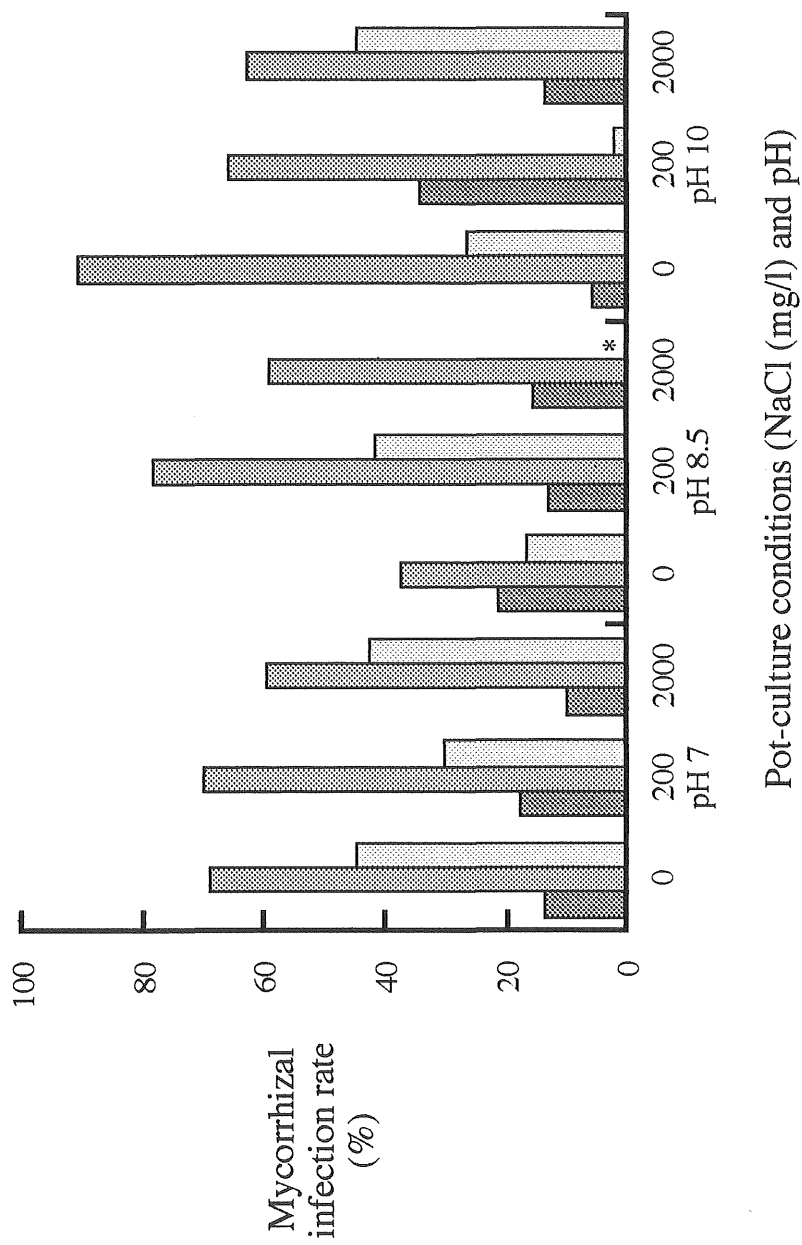


Fig. 4-2. Mycorrhizal infection per root length of *Elymus mollis* (▨), *Allium fistulosum* (▩) and *Trifolium pratense* (□) 67 days after inoculation with *Glomus* sp. 2 in different pHs and sodium chloride concentrations.  
\* ; not measured.

Tab. 4-2. Root growth of *Elymus mollis*, *Allium fistulosum* and *Trifolium pratense* grown for 67 days under controlled pot-culture conditions with dominant propagules of *Glomus* sp. 2.

Pot No.	Treatment		Average root length of 5 seedlings (cm)		
	pH	NaCl (mg/l)	Elymus	Allium	Trifolium
1	7.0	0	73.0	90.8	33.2
2	7.0	200	77.4	89.2	26.8
3	7.0	2000	49.0 <sup>1)</sup>	38.2	40.5 <sup>1)</sup>
4	8.5	0	57.6	147.2	27.6
5	8.5	200	52.4	78.0	33.6
6	8.5	2000	58.3	120.6	n.m. <sup>2)</sup>
7	10.0	0	97.5 <sup>1)</sup>	120.6 <sup>1)</sup>	58.5
8	10.0	200	40.4	138.8	39.2
9	10.0	2000	76.6	108.6	54.0
Average			64.68	101.76	39.18

<sup>1)</sup> Average root length of 4 seedlings.

<sup>2)</sup> Not measured.

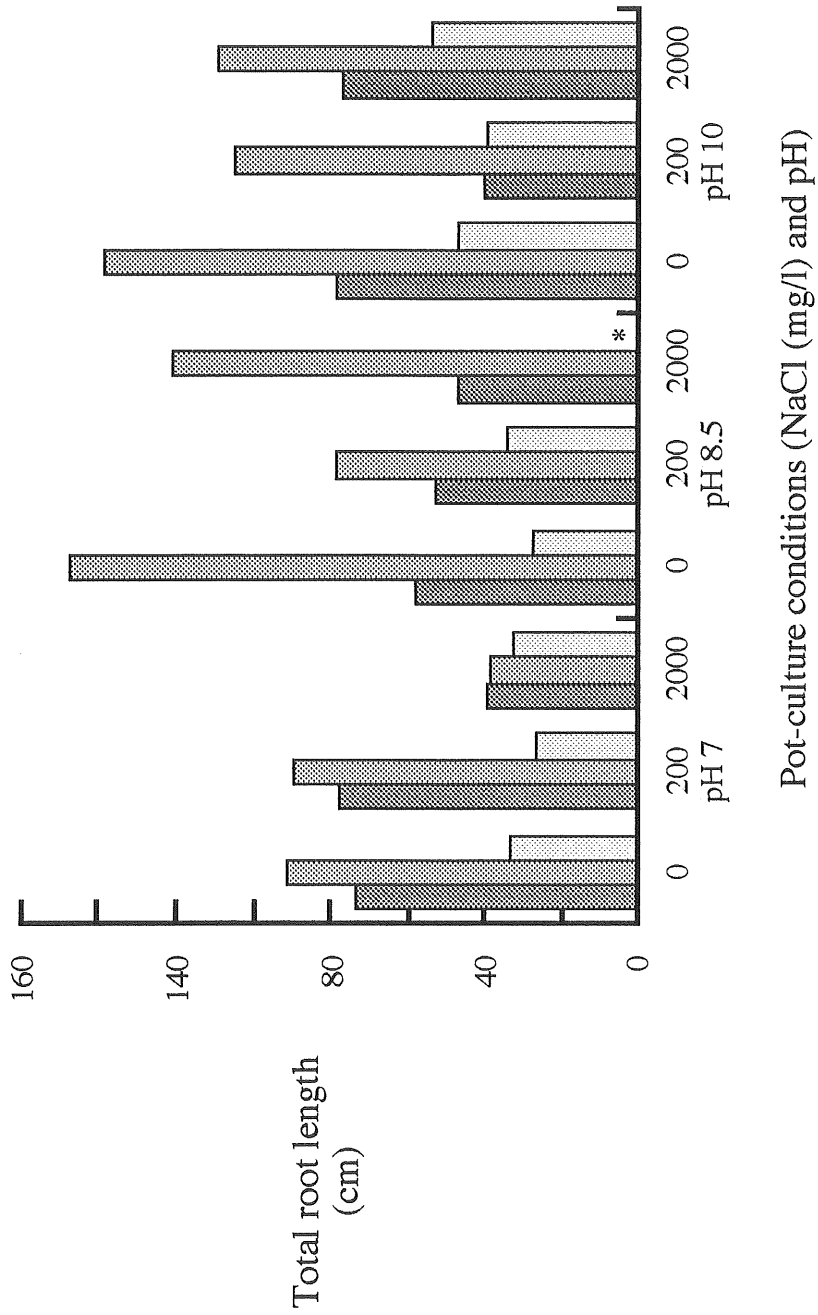


Fig. 4-3. Total observed root length of *Elymus mollis* (▨), *Allium fistulosum* (▩) and *Trifolium pratense* (◻) 67 days after inoculation with *Glomus* sp. 2 in different pHs and sodium chloride concentrations. \* ; not measured.

Tab. 4-3. Shoot growth response of *Elymus mollis*, *Allium fistulosum* and *Trifolium pratense* grown for 67 days under controlled pot-culture conditions with dominant propagules of *Glomus* sp. 2.

Pot No.	Treatment		Average shoot dry weight of 5 seedlings (mg)		
	pH	NaCl (mg/l)	Elymus	Allium	Trifolium
1	7.0	0	10	17	6
2	7.0	200	11	4	5
3	7.0	2000	9 <sup>1)</sup>	2	5 <sup>1)</sup>
4	8.5	0	10	6	5
5	8.5	200	12	4	6
6	8.5	2000	7	2	6
7	10.0	0	15 <sup>1)</sup>	5	8 <sup>1)</sup>
8	10.0	200	10	2	6
9	10.0	2000	14	3	11
Average			10.7	4.9	6.6

<sup>1)</sup> Average shoot dry weight of 4 seedlings.

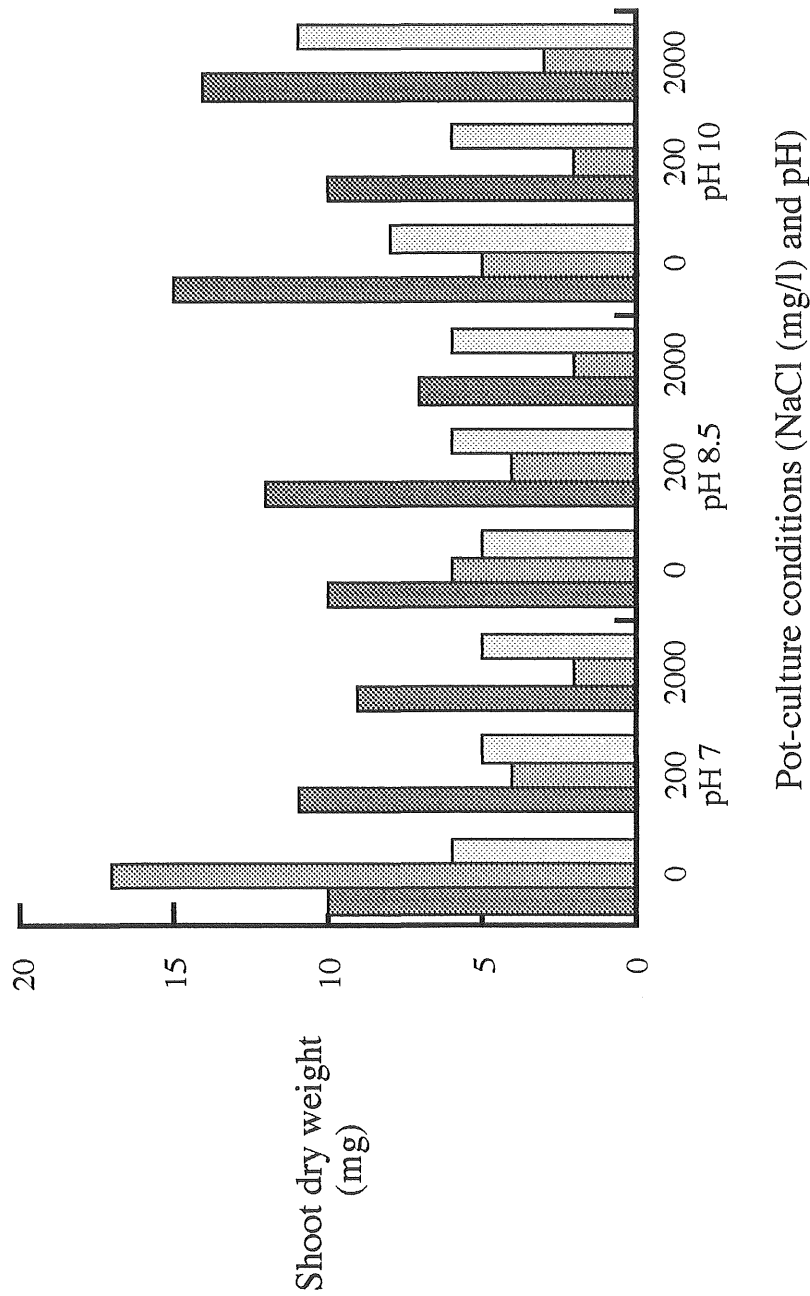


Fig. 4-4. Shoot dry weight of *Elymus mollis* (▨), *Allium fistulosum* (▩) and *Trifolium pratense* (□) 67 days after inoculation with *Glomus* sp. 2 in different pHs and sodium chloride concentrations.



Tab. 4-4. Mycorrhizal infection per root length of native *Elymus mollis* seedlings from the study site of "Aomori".

	Infected / total root length (cm)	Infection rate (%)
Seedling 1	134 / 484	27.7
Seedling 2	83 / 331	25.1
Seedling 3	189 / 484	39.0
Seedling 4	315 / 632	49.8

Tab. 4-5. Mycorrhizal infection per root length of *Elymus mollis* grown on sand from *Zoysia macrostachya* patch under controlled pot-culture conditions for 127 days.

Plot No.	Treatment		Infection rate (%)			Average ( $\pm$ s.d.)
	pH	NaCl (mg/l)				
1	7.0	0	0.0	3.8	15.6	6.5 ( $\pm$ 8.1) a <sup>1)</sup>
2	7.0	2000	0.0	0.0	1.7	0.6 ( $\pm$ 1.0) a
3	10.0	0	1.6	0.0	10.4	4.0 ( $\pm$ 5.6) a
4	10.0	2000	6.2	1.5	0.0	2.6 ( $\pm$ 3.2) a

<sup>1)</sup> Same letters mean pots were significantly not different at a significance level of 1 % using one-way ANOVA.

Tab. 4-6. Mycorrhizal infection per root length of *Trifolium pratense* grown on sand from *Zoysia macrostachya* patch under controlled pot-culture conditions for 127 days.

Plot No.	Treatment		Infection rate (%)			Average ( $\pm$ s.d.)
	pH	NaCl (mg/l)				
1 <sup>1)</sup>	7.0	0	3.2	4.1	0.0	2.4 ( $\pm$ 2.2) a <sup>2)</sup>
2 <sup>1)</sup>	7.0	2000	0.0	0.0	0.0	0.0 (0.0) a
3	10.0	0	22.3	29.3	28.9	26.8 ( $\pm$ 3.9) b
4	10.0	2000	18.9	6.1	0.0	8.3 ( $\pm$ 9.7) a
5	MES (7.0)	0	28.8	36.6	31.7	32.4 ( $\pm$ 3.9) b
6	MES (7.0)	2000	d <sup>3)</sup>	d	d	

<sup>1)</sup> Only for 60 days.

<sup>2)</sup> Same letters mean pots were significantly not different at a significance level of 1 % using one-way ANOVA.

<sup>3)</sup> d: seedling died during pot-culture.

Tab. 4-7. Root growth of 5 seedlings of *Elymus mollis* grown in pot-culture with sand from *Zoysia macrostachya* patch for 127 days.

Plot No.	Treatment		Root length			Average ( $\pm$ s.d.)
	pH	NaCl (mg/l)	per seedling (cm)			
1	7.0	0	18.6	58.2	61.4	46.06 ( $\pm$ 23.84) a <sup>1)</sup>
2	7.0	2000	24.2	29.6	46.8	33.54 ( $\pm$ 11.80) a
3	10.0	0	25.0	4.6	26.8	18.80 ( $\pm$ 12.34) a
4	10.0	2000	67.8	27.2	1.8	32.26 ( $\pm$ 33.32) a

<sup>1)</sup> Same letters mean pots were significantly not different at a significance level of 1 % using one-way ANOVA.

Tab. 4-8. Root growth of 5 seedlings of *Trifolium pratense* grown in pot-culture with sand from *Zoysia macrostachya* patch for 127 days.

Plot No.	Treatment		Root length			Average ( $\pm$ s.d.)
	pH	NaCl (mg/l)	per seedling (cm)			
1 <sup>1)</sup>	7.0	0	56.2	103.0	78.6	79.26 ( $\pm$ 23.4) a <sup>2)</sup>
2 <sup>1)</sup>	7.0	2000	38.6	43.0	64.6	48.74 ( $\pm$ 13.92) ab
3	10.0	0	58.2	75.2	67.8	67.06 ( $\pm$ 8.52) a
4	10.0	2000	7.4	16.4	2.6	8.80 ( $\pm$ 7.00) c
5	MES (7.0)	0	16.0	28.4	20.2	21.54 ( $\pm$ 6.30) cb
6	MES (7.0)	2000	d <sup>3)</sup>	d	d	

<sup>1)</sup> Only for 60 days.

<sup>2)</sup> Same letters mean plots were significantly not different at a significance level of 1 % using one-way ANOVA.

<sup>3)</sup> d: seedling died during pot-culture.

Tab. 4-9. Fungal species composition and spore numbers of Glomales of pot-culture grown with *Trifolium pratense* in sand from *Zoysia macrostachya* patch for 127 days.

Fungal species	Treatment and pot number												
	pH 7 + NaCl 0 mg/l			pH 10 + NaCl 0 mg/l			pH 10 + NaCl 2000 mg/l			MES (pH 7) + NaCl 0 mg/l			
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	
<i>Glomus aggregatum</i>		2 <sup>1)</sup>	3	1	p								
<i>G. tortuosum</i>	17	5	9	53	50	13	9	1	27	19	32	16	
<i>Glomus</i> sp. 1				6	9	8	3	4		4	1		
<i>Glomus</i> sp. 2									1				
<i>Scutellospora gregaria</i>				7	6	3	8	4	1	1	3	3	
<i>Scutellospora</i> sp. 1				29	16	15	20	14	2	1	3	1	
<i>Acaulospora</i> sp. 1				11	11	14	6	2		3	2	1	
<i>Acaulospora</i> sp. 2				1	10								
Total spore number	17	19	36	108	103	53	46	25	30	28	41	21	

<sup>1)</sup> Spore numbers per 100 g sand.

p: Spore are present in root or cluster, but not counted.

### III. 考察

汀線付近のハマニンニクパッチにおける *Glomus* 属菌の優占的な分布の要因について Abe et al. (1994) は次の2主要因を推定した ; (1) *Glomus* 属菌のハマニンニクに対する宿主特異性, (2) 汀線付近の土壤環境における *Glomus* 属菌の適応性. 第2章および第3章の実験結果で, *Glomus* sp. 2の胞子が調査したすべてのハマニンニクパッチから分離されたが, 第3章の実験の“新潟”で供試した汀線に近い場所の砂からは胞子が全く分離されなかった. そこで, 本章の実験では設定した環境条件下で *Glomus* sp. 2の分布に関与する主要因を明らかにする目的で, 宿主特異性または環境特異性の有無について調べた. その結果, *Glomus* sp. 2はハマニンニク, ネギ, ムラサキツメクサすべてに感染し, 宿主特異性は認められなかった. また, 実験IのムラサキツメクサのpH 8.5+NaCl 2000 mg/lの実験区以外のすべての設定した条件で感染したため, *Glomus* sp. 2の環境特異性は確認できなかった. 一般的にVA菌根菌の宿主特異性は低いとされているが (Harley, 1989; Harley and Smith, 1983), 本実験の結果はそれと一致した.

実験Iでネギの平均感染率および平均根長は3種中最高であり, ハマニンニクとムラサキツメクサに対し高い有意差 (1%の有意水準) が認められた. しかし, ネギの生長量は他の2種の宿主植物より低く, ネギはハマニンニクと比べ特に高塩濃度およびアルカリに対し高いストレスを示すことが観察された. このことからネギはハマニンニクやムラサキツメクサよりも菌根菌の感染を受けやすく, 塩化ナトリウムや高いpHに対し感受性が高い植物であると考えられる. また, 第2章の実験においてもネギはハマニンニクやムラサキツメクサより感染率が高かった. 一方, 低リン酸濃度の土壤では特に太く分岐せず根毛の少ない根を形成する植物 (例, ミカン属, ネギ属, アカネ科の *Coprosma* 属植物) は, 菌根菌の感染可能な細く分枝の多い根で, かつ, 根毛が長くまたは多い植物より明らかに菌根への依存性

(mycorrhizal dependency) が高いといわれている (Baylis, 1975). この説はVA菌根菌では一般的に通用すると考えられている (Harley and Smith, 1983; Fitter and Merryweather, 1992). 菌根への依存性とは生育に菌根菌の感染を必要とするとい

うことであるが、菌根菌の感染に感受性が高いという意味合いが強いと考えている。従って、本実験で用いたネギの根はムラサキツメクサやハマニンニクの根より太く [ネギの根の平均幅 ( $286.31\ \mu\text{m}$ ) > ムラサキツメクサ ( $199.35\ \mu\text{m}$ ) > ハマニンニク ( $142.48\ \mu\text{m}$ ) ] , 根毛が少ないため、この説をもとにこの実験におけるネギの現象がある程度説明できると思われる。

塩類土壌とは塩類濃度が0.1% (1000 mg/l) 以上の土壌のことであるといわれている (Juniper and Abbott, 1993) 。従って、この実験で汀線付近を想定したNaCl 2000 mg/lの実験区は塩類土壌に相当する。本実験のネギは地上部の生長量が明確に塩類の上昇に伴い低下し (Tab. 4-3; Fig. 4-4) , また、根の全長および感染率では3つの塩類濃度の実験 (NaCl 0, 200, 2000 mg/l) のそれぞれの平均との比較から

(根の全長628, 453, 446 cm ; 感染率65.8, 71.6, 60.6%) 2000 mg/l実験区でそれぞれが最少であることが判明した。このように土壌中の塩類濃度の上昇に従い感染率、根、地上部の生長が低下することは同じ属であるタマネギで報告されている

(Hirrel and Gerdemann, 1980; Poss et al., 1985) が、塩類ストレスによる減少は本実験よりいずれも顕著である。また、ネギの地上部の生長とは逆に根の全長はpH 8.5やpH 10の実験区でpH 7より伸長し、感染率もpH 10+NaCl 0 mg/l実験区で最も高いことから、VA菌根菌の感染によってネギにはさらにストレスがかかっていると思われるが、これを立証するには無菌根のネギの対象区の実験が必要である。

ハマニンニクは実験Iでは感染率が3種の植物で最小であったが、地上部の生長は最大であった (ハマニンニクの種子も最大である) 。また、感染率、根の全長、地上部の生長量を比較するとそれぞれのハマニンニクの最大値がpH 10の実験区に多いため、特にアルカリ性の砂環境に対する嗜好性が強いと思われる。海浜植物 (ハマニンニク、ハマヒルガオ、コウボウムギ、ネコノシタ、ケカモノハシ) のうち、特にハマニンニクは塩類に対する耐性が強いことが100 mM NaCl (約5800 mg/l) の相対生長率 (RGR) から評価されている (Ishikawa, 1991) 。さらに、ハマニンニクは塩類性土壌やアルカリ性土壌に適しているといわれていることと一致する (長田, 1989) 。

実験Iのムラサキツメクサの感染率ではpH 7の実験区およびNaCl 2000 mg/lの実験区のそれぞれ3つ平均感染率 (pH 7 : 39.0% ; NaCl 2000 mg/l : 43.5%) , 根の全長ではpH 10とNaCl 2000 mg/l実験区のそれぞれ3つの平均全長 (pH 10 : 233.3 cm ; NaCl 2000 mg/l : 297 cm) , 地上部の生長量ではpH 10とNaCl 2000 mg/l実験区のそれぞれ3つの実験区の平均乾燥重量 (pH 10 : 8.3 mg ; NaCl 2000 mg/l : 7.3 mg) がそれぞれ他の実験区より高かった。そこで, NaClやKOH (pHの調整のため) を多く添加した実験区では菌根菌の感染が低下したにもかかわらず, 地上部と根が最も生長していることが観察され, ネギよりはムラサキツメクサにこの傾向が強いことを示唆している。しかし, 実験IIのムラサキツメクサでは明らかに塩類ストレスの影響が認められた。

Abe et al. (1994) では本実験で用いた同じオニシバパッチで1年間のGlomalesの種構成を調べた結果, *G. tortuosum* の出現頻度 (25%) および1年間の総胞子数 (58個) は *S. gregaria* の出現頻度 (100%) および1年間の総胞子数 (1143個) よりいずれも低かった。しかし, *G. tortuosum* は実験IIで出現 (ポットすべて) および総胞子数 (251個) が最多であった。Koske (1987) は宿主植物にとって厳しい環境に*G. tortuosum*が多く優占的に分布していることを報告している。また, 第2章や第3章では*G. tortuosum*は汀線付近のハマニンニクパッチ (内陸側の海浜よりも厳しい環境) に主に分布していることを確認している。しかしながら, 実験IIの127日間のポットカルチャーで*G. tortuosum*の新しい胞子がどれほど形成されたか明確ではない。さらに, *G. tortuosum*は典型的な樹枝状体も嚢状体も形成しないと記載されている (Schenck and Smith, 1982) 。実験IIのpH 10+NaCl 0 mg/lやMES+NaCl 0 mg/lの実験区では樹枝状体, 細胞間, 細胞内菌糸の菌根が多く観察されたが, *S. gregaria*の菌根との区別がつかなかった。

野外で生理生態的な実験を行う場合に環境条件を設定することは当然不可能である。従って, VA菌根菌の場合は, ポット実験が不可欠であるが, 野外と同じpH条件や塩類条件を設置するのはこれもまた非常に困難である。また, 自然土壌中ではpHも塩類も不均一に分布し, 植物の根や微生物によってpHや塩類濃度が大幅に変

動すると考えられる (Marschner and Roemheld, 1983) . 特に, pHは水素イオンの活性を表示するが, その原因となる正確な化学反応は全く未知である場合が多い. 本実験では緩衝効果が少ない砂を使用したため, 実験 II ではMESで均一化を試みたが, 今後, 根外菌糸の活性や孢子形成などを観察するにはこのような処理が必要であると考えている. しかし, このような緩衝液の‘副作用’も考慮しなければいけないことをこの実験は示した.



本研究で植物が生息する海浜にはVA菌根菌も共存し、汀線付近とより内陸側の海浜植物群落に分布するVA菌根菌の種構成は異なり、汀線付近のハマニンニクパッチには*Glomus*属菌が多く分布し、そのうち*Glomus* sp. 2のように汀線近くに主に生息する菌根菌があることを明示した。また、内陸側では土壤塩化ナトリウム濃度・土壤pHの低下に伴い、海浜植物植生の構成種数が増加するにつれてVA菌根菌3属 (*Glomus*, *Scutellospora*, *Acaulospora*) が混在するようになり、また、VA菌根菌の胞子の密度も汀線付近より高くなる傾向があることを明らかにした。

汀線の近くに多く分布する*Glomus* sp. 2の宿主植物への感染能力は土壤塩化ナトリウム濃度2000 mg/lおよび土壤pH 10の実験区でも低下しなかった。一方、内陸側に分布するオニシバパッチの主なVA菌根菌 (*G. tortuosum*, *S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1) は塩類の添加によって感染が大きく抑制されることが明らかになった。

*Glomus* sp. 2の接種実験 (第4章) で宿主植物3種 (ハマニンニク, ネギ, ムラサキツメクサ) すべてに感染が観察され、この種がハマニンニクに特異的でないことが示された。

従来、すべての菌根菌について宿主特異性は非常に低いといわれ (Harley, 1989), 明確な宿主特異性を有する菌根菌は報告されていない (Harley and Smith, 1983)。また、特に宿主植物の範囲が広く、かつ、世界的に広く分布するVA菌根菌*G. intraradix*が知られている (Morton, 1990)。

ところで、外生菌根およびラン科植物の菌根で自然条件下では観察されない菌根合成が報告されている。ラン科植物は不完全菌類の*Rhizoctonia*属菌の共生によって種子が発芽し、プロトコームを経てから成体となる。しかし、ランの種子は多種の*Rhizoctonia*属菌 (一部には植物病原菌を含む) によって発芽誘導されることが証明された (Harley and Smith, 1983; Masuhara et al., 1993)。自然条件下のプロトコームおよび菌根から分離される菌種はラン種によって偏る傾向が強く、宿主特異

性が高いことを示唆した (Warcup, 1981; Masuhara and Katsuya, 1994) . つまり, 合成実験では菌根菌の宿主範囲が自然条件下よりは常に広い傾向が観察された. このため, 菌根菌の ‘生態的宿主特異性’ (ecological specificity) という概念が提案された (Harley and Smith, 1983) . 自然条件下でなく, 合成実験で菌根を形成する菌根菌を ‘潜在的宿主特異性’ (potential specificity) という概念が提案された (Masuhara and Katsuya, 1994) .

このように自然条件下で明らかにVA菌根菌の生態的宿主特異性を示した例はシラゲガヤ (*Holcus lanatus*; イネ科) と *G. tenue* の間で報告された. *G. tenue* は形態的特徴がある菌根 (菌根内の菌糸の幅が  $1\mu\text{m}$  以下で, トリパンブルーで濃く染色される菌根; この菌根菌を ‘fine endophyte’ と称する) を形成するため, 簡単に普通のVA菌根菌と区別がつき, イギリスの調査ではこの菌根菌は周辺に生息する他のVA菌根性植物よりシラゲガヤに多く感染していた (McGonigle and Fitter, 1990) . しかし, VA菌根菌では純粋培養が成功していないことや, 腐生生活を営む能力が証明されていないことが他の菌根菌 (外生菌根菌, ラン科植物の菌根菌, ツツジ科植物の菌根菌) との相違点である. 従って, VA菌根菌は生態的宿主特異性を示すことが他の菌根菌よりは明確ではなかったり, 判断が困難であると思われる.

本研究の結果から汀線近くにおけるハマニンニクと *Glomus* 属菌, そのうち, 特に *Glomus* sp. 2 との関係は生態的宿主特異的であると考えられることができるが, “千葉” のハマニンニクでは *Glomus* sp. 2 と混在するにもかかわらず *Glomus* sp. 4 が主に分離される点などから, 生態的宿主特異性とは断定するまでには至らない. また, VA菌根菌の定着および種構成には土壌環境要因および宿主植物の種類等が複雑に絡んでおり, 両者のどちらの重要性が高いかを決定することは非常に困難であると思われる. Johnson et al. (1992) は両者ともに同等に重要であると述べているが, 現時点ではそれが妥当であると思われる.

*Glomus* 属は Glomales で報告されている種の半分 (1990年の時点で150種中74種である; Schenck and Perez, 1990) を占めている最も大きい属である. 世界的に海浜

からは44種のVA菌根菌が報告され、そのうち21種が*Glomus*属菌に属している (Tab. 1-2) . 本研究で分離された13種中9種が*Glomus*属菌であり、未同定種以外他の国の海浜で分離されている菌根菌と一致した (第2章, 第3章, 第4章) . 本研究により海浜における*Glomus*属菌は汀線付近型 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2) と内陸型 (*G. aggregatum*, *Glomus* sp. 1) に分けられ、生態的分化が生じていると考えられる.

海浜の内陸側に広く分布する*Scutellospora*と*Acaulospora*属菌がどの環境要因によって汀線付近での分布が抑制されているか明確ではない. また、菌根菌の生活環上のどの段階で抑制されているかも明らかではない. 汀線付近から*Scutellospora*および*Acaulospora*属菌の胞子が少数分離されたことより、汀線の近くまで分散していると考えられる. しかし、そこで胞子の発芽抑制、発芽菌糸生長抑制、宿主植物への感染抑制、または、宿主植物には感染するが胞子形成には至らないなどいずれか起こっていると考えられるが、それぞれの過程で土壌pHや塩化ナトリウム濃度などの土壌環境要因が複雑に関与していると考えている報告がある (Brundrett, 1991; Abbott and Robson, 1991) . 従って、今後、自然条件下でVA菌根菌の胞子発芽から散布体形成までの間の菌および宿主植物の生理生態学的観察をすることが必要である. また、観察・測定方法の開発も必要である.

一方、Ernst et al. (1984) は海浜イネ科植物 (*Calamagrostis epigeios*) のVA菌根菌の感染率と植物体内のリン、カリウム濃度を比較し、汀線付近の植物個体は感染率が内陸側の個体より低いが、リンおよびカリウム濃度は内陸側の個体数の2倍高く、VA菌根菌は海浜植物の生育に寄与しておらず、海浜植物にとって生態的な重要性が高くないと考察した. 従って、*Glomus* sp. 2とハマニク間の生理生態的便益について今後研究する必要がある、自然条件下におけるVA菌根菌の生態的役割について一層理解が深まると考えられる.

本研究では自然条件下におけるVA菌根菌の分布とその分布に影響する要因を調査することを主目的とし、海浜という環境条件 (土壌塩類濃度, 土壌pH, 土壌有

機物含量，海浜植物の被度) の勾配による植物の帯状分布が観察されている生態系を選択し，調査を行った．この研究では汀線に近く分布する純群落を形成するハマニンニクに着目し，そのパッチのVA菌根菌の構成種をより内陸側の主に海浜植物が混在している群落の菌根菌の構成種を比較した結果，ハマニンニク特有のVA菌根菌の種構成（主に*Glomus*属菌）が認められた．また，特に塩化ナトリウム濃度によって内陸側に主に分布するVA菌根菌の感染が影響されると考えられ，海浜におけるVA菌根菌の生態的分化は帯状分布する海浜植物と共進化してきたと推察した．

## 摘要

海浜植物は常に厳しい環境条件にさらされながら自生している。従って、海浜植物それぞれが多様な形で貧栄養で塩分を含む砂地、海水の飛沫や飛砂に適応および分化し、生息している。本研究では最初にこのような環境条件で汀線付近に分布するハマニンニクのパッチに生息するVA菌根菌の構成種およびより内陸側の海浜植物群落のVA菌根菌の構成種を調査し比較した。次に、VA菌根菌の分布に関与している土壤環境要因について調査し、海浜におけるVA菌根菌の分布・分散、VA菌根菌の分布に対する各環境要因の影響およびVA菌根菌と海浜植物の分布との関係を解析した。

### 1. 汀線に近いハマニンニクパッチのVA菌根菌

我が国ではハマニンニクは北海道、本州、九州（北部）の海岸に分布し、汀線に近い砂浜（植生限界）から内陸側へ純粋な群落をよく形成する多年生のイネ科植物である。汀線に近いハマニンニクパッチにおけるVA菌根菌の生態を明らかにするため、地理的に異なる3ヵ所のハマニンニクパッチのVA菌根菌の構成種と土壤pHおよび土壤塩化ナトリウム濃度との関係を調べた。

1) 茨城県鹿島郡波崎町の海浜（“茨城”と省略）で3ヵ所のハマニンニクパッチおよび植物の被覆がない汀線よりの砂浜に3調査地、2) 新潟県西蒲原郡巻町越前浜（“新潟”と省略）のハマニンニクパッチおよび、3) 千葉県富津市富津岬（“千葉”と省略）のハマニンニクパッチを選び、それぞれの調査地内に3調査地点を選択し、砂を採取した。各調査地点では砂サンプルとコアサンプル（改変した採土器で採取した）を地下25-30 cmから採取した。砂サンプルからVA菌根菌の胞子を改変wet-sieving and decanting法と40%しよ糖液の遠心法で分離・同定した。胞子数を測定した。コアサンプルに無菌ネギ苗各5本を植え、1年後のコアポットカルチャー（PCと省略）の砂から、VA菌根菌の胞子を分離・同定し、胞子数を測定した。また、“茨城”、“新潟”と“千葉”のコアPCにネギを栽培4ヵ月後と1年後に根を

採取し0.05 %トリパンブルー・アシッドグリセリンで染色し、グリット線交差法でVA菌根菌の感染率を測定した。さらに、各調査地点の砂サンプルの水分含有率、土壌pHおよび塩化ナトリウム濃度を測定した。

結果は“茨城” Iのハマニンニクパッチの砂サンプルから5種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) , “茨城” IIでは8種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 3, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) , “茨城” IIIでは4種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) , 無植生地 “茨城” Nでは3種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*, *Scutellospora gregaria*) が確認された。“新潟” では*Glomus*属菌2種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2) が分離された。“千葉” からは*Glomus*属菌2種 (*Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4) の胞子が分離された。

1年後のコアPCでは“茨城” Iで3種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2) , “茨城” IIで8種 (*G. aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 3, *Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) , “茨城” IIIで4種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 5, *Glomus* sp. 6) , “茨城” Nで1種 (*Glomus* sp. 2) , “新潟” では*Glomus*属菌3種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 3) , “千葉” では*Glomus*属菌2種 (*Glomus* sp. 4, *Glomus* sp. 6) が認められた。

VA菌根菌の感染はコアPC4ヶ月後のネギで最高感染率が“茨城” III-2 (94.4 %) , ムラサキツメクサでは“茨城” I-1 (53.4%) であった。“新潟” および“千葉” ではすべてのサンプルでネギの根に感染が認められた。無植生地での感染率は“茨城” N-2のネギの29.9%が最高であった。また、ムラサキツメクサの最高感染率では“茨城” N-1の9.5%であった。コアPC1年後、ネギの最高感染率が“茨城” I-2で98.7% , “新潟” 2の86.5% , “千葉” 3の86.2%がそれぞれ最高であった。無植生地 “茨城” N-2の感染率は74.5%がネギで最大であり、“茨城” N-3の51.6%がムラサキツメクサで最も高かった。

3調査地のハマニンニクパッチから8種のVA菌根菌が分離され、すべてが*Glomus*

属菌と同定された。従って、汀線付近のパッチでは*Glomus*属菌が優占的に分布しているといえよう。“茨城”で見られたように隣接しているパッチでは共通種が多く(4種)、また、“茨城”IIのようにVA菌根菌の構成種(8種)が多く分離された。“新潟”(2種)と“千葉”(3種)では構成種が“茨城”より少ないが、“茨城”とは異なり出現頻度が高い種が存在した。つまり、各ハマニンニクパッチのVA菌根菌相にそれぞれ特徴を有していた。本実験ではハマニンニクパッチのVA菌根菌の出現および構成種と土壌pHや土壌塩化ナトリウム濃度の関係は認められなかった。

## 2. 帯状分布する海岸砂丘植生とVA菌根菌

汀線から内陸側へと種構成が変化する海浜植物群落におけるVA菌根菌構成種の調査を2ヶ所の海浜で行い、植生変化とその生息土壌環境がVA菌根菌の分布に及ぼす影響について調査した。

青森県三沢市砂森(以下“青森”と省略)で汀線から飛砂防止の堤防まで252 mの直線上に汀線より16 m, 46 m, 57 m, 86 m, 138 m, 174 mの6カ所、または、新潟県西蒲原郡巻町越前浜では汀線から91 m上に21 m, 38 m, 65 m, 76 mの4カ所を設け、各調査地点の周辺半径約1mの海浜植物植生を調べ、砂サンプルを採取した。砂サンプルからwet-sieving and decanting法を用い、胞子の分離・同定・胞子数測定を行った。

“青森”1(汀線から16 m)は土壌塩化ナトリウム濃度147.6 mMで非常に高く、無植生であったが、*Glomus* sp. 2の胞子が分離された。“青森”2はハマニンニクのみ生息し、土壌塩化ナトリウム濃度9.0 mM、土壌pH9.4は本実験区の最大値を示し、VA菌根菌4種(*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 1)が分離された。“青森”3はハマニンニクとハマニガナが生息し、菌根菌4種(*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *S. gregaria*, *Acaulospora* sp. 1)が分離された。

“青森”4では土壌塩化ナトリウム濃度2.2 mMおよびpH 7.8と低下し、植生の構成種はハマニガナ、コウボウムギ、オニシバ、シロヨモギ、VA菌根菌3種(*Glomus*

sp. 1, *S. gregaria*, *Acaulospora* sp. 1) であった. “青森” 5は土壤塩化ナトリウム濃度5.2 mMおよびpH8.2, 植生はハマニンニク, ハマニガナ, コウボウムギ, オニシバ, ウンランで, 菌根菌は3種 (*Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 5, *S. gregaria*) が同定された. “青森” 6にはコウボウムギ, シロヨモギのみが分布し, VA菌根菌は“青森” では最多の6種 (*G. aggregatum*, *G. microaggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Acaulospora* sp. 1) から構成されていた.

“新潟” 1 (汀線から21 m) では最高の土壤塩化ナトリウム濃度18.6 mMとpH 8.7, ハマニガナ, コウボウムギ, オニシバが生育し, VA菌根菌は3種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2, *S. gregaria*) が分離された. “新潟” 2ではハマニガナ, オニシバ, ケカモノハシ, スナビキソウ, ハマヒルガオが確認され, 最多のVA菌根菌7種 (*G. microaggregatum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Glomus* sp. 4, *S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 1) が分離された. “新潟” 3ではハマニンニク, コウボウムギ, オニシバが生息し, VA菌根菌は6種 (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 4, *S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 1) が分離された. “新潟” 4は土壤塩化ナトリウム濃度が6.9 mMと低く, 植生の構成種はオニシバ, ウンランで, VA菌根菌は, *Acaulospora* sp. 1, *G. microaggregatum*, *S. gregaria*, *Glomus* sp. 1, *G. tortuosum*, *G. aggregatum*, *Scutellospora* sp. 1が分離された.

“青森” と “新潟” の調査で分離されたVA菌根菌合計11種のうち共通種8種 (*G. aggregatum*, *G. microaggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 1) が認められた. 共通種のうち*S. gregaria*と*Acaulospora* sp.1の胞子が優占的に分布していた. “青森” と “新潟” の汀線から内陸側へ行くに従い土壤環境条件や植生が変化し, それと同時にVA菌根菌種の分布も変化することが確認できた. なお, 汀線付近に分布するタイプ (*G. tortuosum*, *Glomus* sp. 2) と内陸側に主に分布するタイプ (*G. aggregatum*, *Glomus* sp. 1) に*Glomus*属菌を類別できた.



### 3. VA菌根菌とハマニンニクに及ぼすpHおよび塩化ナトリウム濃度の影響

*Glomus* sp. 2を増殖した砂を用い、無菌のネギ、ムラサキツメクサとハマニンニクの苗をpH処理 (pH7, 8.5, 10) と塩化ナトリウム処理 (0, 200, 2000 mg/l) を組み合わせ、計9実験区のポットに移植し、67日間温度20°Cのグロースチェンバで栽培した後、ポットから取り出し、根と茎に分離・切断した。0.05%トリパンブルー・ラクトフェノールで根を染色し、VA菌根菌の感染率を測定した。また、茎の乾燥重量を測定した。

菌根菌の感染はハマニンニク、ネギ、ムラサキツメクサすべての宿主で観察された。また、実験区のうちムラサキツメクサのpH 8.5+NaCl 2000 mg/l以外の実験区ではすべて菌根形成が認められた。ネギの菌根菌感染率がすべての実験区において他の宿主より高かった。特に、ネギの最高感染率はpH 10+NaCl 0 mg/lで90.9%であった。一方、ムラサキツメクサの最高感染率はpH 7.0+NaCl 0 mg/lの44.6%であった。

栽培67日後の地上部の乾燥重量はネギのpH 7+ NaCl 0 mg/l実験区の1本当たり17 mgが最大であったが、他の実験区ではハマニンニクの乾燥重量が3種の宿主植物で最も高かった。ハマニンニクの最大乾燥重量はpH 10+NaCl 0 mg/l実験区の15 mgであった。また、ムラサキツメクサの最大乾燥重量はpH 10+NaCl 2000 mg/l実験区の11 mgであった。

内陸側に分布するオニシバパッチの砂を供試し、pHの処理区 (7, 10, pH7に調整したMES) と塩化ナトリウム処理区 (0, 2000 mg/l) を組み合わせ、計6実験区を設定し、ムラサキツメクサとハマニンニクの苗を移植し、127日間グロースチェンバで植物を生育させた。菌根菌の感染率、根の長さ、VA菌根菌の構成種を調査した。

菌根菌のハマニンニクへの平均感染率はpH 7+NaCl 0 mg/l実験区では6.5%で最大であった。ムラサキツメクサの最大平均感染率はMES+NaCl 0 mg/lの32.4%であった。なお、すべての実験区でポット間による感染率に差が認められた。

ハマニンニクの根の長さはpH 10+NaCl 2000 mg/lで最大で67.8 cmであったが、同一実験区で最小の根の長さ1.8 cmを観察した。pH 7+NaCl 0 mg/lでの46.1 cmが最大であったが、実験区間には統計的な有意差は認められなかった。ムラサキツメクサの平均根長はpH 7+NaCl 0 mg/l実験区で79.3 cmが最大であった。ムラサキツメクサの砂から分離されたVA菌根菌は3属8種 (*Acaulospora* sp. 1, *Acaulospora* sp. 2, *Glomus aggregatum*, *G. tortuosum*, *Glomus* sp. 1, *Glomus* sp. 2, *Scutellospora gregaria*, *Scutellospora* sp. 1) が同定された。

本研究で植物が生息する海浜にはVA菌根菌も共存し、汀線付近とより内陸側の海浜植物群落に分布するVA菌根菌の種構成は異なり、汀線付近のハマニンニクパッチには*Glomus*属菌が多く分布していた。また、より内陸側では土壤塩化ナトリウム濃度および土壤pHが低下し、海浜植物植生の構成種数の増加に伴いVA菌根菌3属 (*Glomus*, *Scutellospora*, *Acaulospora*) が混在し、VA菌根菌の胞子の密度が汀線付近より多いことを明らかになった。

汀線の近くに多く分布する*Glomus* sp. 2の宿主植物への感染能力の低下は土壤塩化ナトリウム濃度2000 mg/lおよび土壤pH 10の実験区ではみられず、一方、内陸側に分布するオニシバパッチの主なVA菌根菌 (*G. tortuosum*, *S. gregaria*, *Scutellospora* sp. 1) は土壤のpHの上昇より塩類の添加によって感染が大きく抑制されることが明らかになった。また、海浜の土壤環境要因 (土壤塩化ナトリウム濃度およびpH) はVA菌根菌の胞子形成、感染、散布体の活性化 (胞子発芽) などのに影響を及ぼすと推測される。

海浜のVA菌根菌には生態的分化が認められ、特に*Glomus*属菌では汀線の土壤環境に適応性の高い菌根菌と内陸側に主に分布する菌根菌が明らかになった。また、海浜のVA菌根菌の重要な分散源が胞子であり、菌根菌によって胞子の形成様式が異なることが観察された。海浜におけるVA菌根菌の生態的分化および環境適応性は帯状分布する海浜植物との共進化であるといえよう。

## 引用文献

1. Abbott, L. K. 1982. Comparative anatomy of vesicular-arbuscular mycorrhizas formed on subterranean clover. *Aust. J. Bot.* **30**: 485-499.
2. Abbott, L. K. and A. D. Robson. 1991. Factors influencing the occurrence of vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Agric., Ecosystems Environ.* **35**: 121-150.
3. 阿部淳一. 1991. 海浜植物3種に共生する菌根菌. 筑波大学農学研究科修士論文. p. 43.
4. Abe, J. P. and K. Katsuya. 1995. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in coastal dune plant communities II. Spore formation of *Glomus* spp. predominates under geographically separated patches of *Elymus mollis*. *Mycoscience* **36**: 113-116.
5. Abe, J. P., G. Masuhara and K. Katsuya. 1994. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in coastal dune plant communities I. Spore formation of *Glomus* spp. predominates under a patch of *Elymus mollis*. *Mycoscience* **35**: 233-238.
6. Allen, M. F. and E. B. Allen. 1992. Mycorrhizae and plant community development: mechanisms and patterns. In: Carroll, G. C. and D. T. Wicklow, ed. "The Fungal Community," New York: Dekker, pp. 455-479.
7. An, Z.-Q., J. W. Hendrix, D. E. Hershman and G. T. Henson. 1990. Evaluation of the "most probable number" (MPN) and wet-sieving methods for determining soil-borne populations of Endogonaceous mycorrhizal fungi. *Mycologia* **82**: 576-581.
8. Asai, T. 1934. Über das Vorkommen und die Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. *Jap. J. Bot.* **7**: 107-150.
9. Baylis, G. T. S. 1975. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy in the root systems derived from it. In: Sanders F. E., B. Mosse and P. B. Tinker, ed. "Endomycorrhizas," London: Academic Press, pp. 379-389.
10. Berch, S. M. 1988. "Compilation of the Endogonaceae," Waterloo: Mycologue Publications.

11. Berch, S. M. And R. E. Koske, 1986. *Glomus pansihalons*, a new species in the Endogonaceae, Zygomycetes. *Mycologia* **78**: 832-836.
12. Brundrett, M. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research* **21**: 171-313.
13. Ernst, W. H. O., W. E. van Duin and G. T. Oolbekking. 1984. Vesicular-arbuscular mycorrhiza in dune vegetation. *Acta Bot. Neerl.* **33**: 151-160.
14. Feldmann, F. and E. Idczak. 1992. Inoculum production of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for use in tropical nurseries. In: Norris, J. R., D. J. Read and A. K. Varma, ed. "Methods in Microbiology (Vol. 24: Techniques for the study of mycorrhiza)," London: Academic Press, pp. 359-373.
15. Fitter, A. H. 1985. Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions. *New Phytol.* **99**: 257-265.
16. Fitter, A. H. 1989. The role and ecological significance of vesicular-arbuscular mycorrhizas in temperate ecosystems. *Agric., Ecosystems Environ.* **29**: 137-151.
17. Fitter, A. H. and J. W. Merryweather. 1992. Why are some plants more mycorrhizal than others ? An ecological enquiry. In: Read, D., D. H. Lewis, A. H. Fitter and I. J. Alexander, ed. "Mycorrhizas in Ecosystems," Wallingford: C. A. B., pp. 26-36.
18. Friese, C. F. and R. E. Koske. 1991. The spatial dispersion of spores of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in sand dune: microscale patterns associated with the root architecture of American beachgrass. *Mycol. Res.* **95**: 952-957.
19. 藤井宏一. 1986. 生物統計学. 東京 : 共立, p. 439.
20. Garrett, S. D. 1950. Ecology of the root-inhabiting fungi. *Biol. Rev.* **25**: 220-254.
21. Gemma, J. N., R. E. Koske and M. Carreiro. 1989. Seasonal dynamics of selected species of V-a mycorrhizal fungi in a sand dune. *Mycol. Res.* **92**: 317-321.

22. Gerdemann, J. W. and T. H. Nicolson. 1963. Spores of mycorrhizal *Endogone* species extracted from soil by wet sieving and decanting. *Trans. Br. mycol. Soc.* **46**: 235-244.
23. Gerdemann, J. W. and J. M. Trappe. 1974. The Endogonaceae in the Pacific Northwest. *Mycologia Memoirs* No. 5, p. 76.
24. Giovannetti, M. 1985. Seasonal variations of vesicular-arbuscular mycorrhizas and endogonaceous spores in a maritime sand dune. *Trans. Br. mycol. Soc.* **84**: 679-684.
25. Giovannetti, M. and V. Gianinazzi-Pearson. 1994. Biodiversity in arbuscular mycorrhizal fungi. *Mycol. Res.* **98**: 705-715.
26. Giovannetti, M. and B. Mosse. 1980. An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.* **84**: 489-500.
27. Giovannetti, M. and T. H. Nicolson. 1983. Vesicular-arbuscular mycorrhizas in Italian sand dunes. *Trans. Br. mycol. Soc.* **80**: 552-557.
28. Green, N. E., S. O. Graham and N. C. Schenck. 1976. The influence of pH on the germination of vesicular-arbuscular mycorrhizal spores. *Mycologia* **68**: 929-934.
29. Hall, I. R. 1984. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi. In: Powell, C. L. and D. J. Bagyaraj, ed. "VA Mycorrhizae," Boca Rato: C.R.C., pp. 57-94.
30. Harley, J. L. 1989. The significance of mycorrhiza. *Mycol. Res.* **92**: 192-139.
31. Harley, J. L. and S. E. Smith. 1983. "Mycorrhizal Symbiosis," London: Academic Press, p. 483.
32. Hirrel, M. C. and J. W. Gerdemann. 1980. Improved growth of onion and bell pepper in saline soils by two vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **44**: 654-655.
33. Ishikawa, S. 1991. Ecophysiological study on the relationships between zonation of coastal dune plants and environmental gradients. Doctor of science, Thesis. University of Tsukuba, p. 112.

34. Ishikawa, S., T. Oikawa and A. Furukawa. 1991. Responses of photosynthesis, leaf conductance and growth to different salinities in three coastal dune plants. *Ecol. Res.* **6**: 217-226.
35. 石塚和雄 (編) . 1977. 群落の分布と環境 (植物生態学講座1) . 東京 : 朝倉書店, p. 364.
36. 伊藤嘉昭・山村則男・嶋田正和. 1992. 動物生態学. 東京 : 蒼樹書房, p. 507.
37. Johnson, N. C., D. Tilman and D. Wedin. 1992. Plant and Soil controls on mycorrhizal fungal communities. *Ecology* **73**: 2034-2042.
38. Juniper, S. and L. Abbott. 1993. Vesicular-arbuscular mycorrhizas and soil salinity. *Mycorrhiza* **4**: 45-57.
39. Kachi, N. and T. Hirose. 1979. Multivariate approaches to the plant communities related with edaphic factors in the dune system at Azigaura, Ibaraki Prefecture. I. Association-analysis. *Jap. J. Ecology* **29**: 17-27.
40. Kim, C.-K. and D. J. Weber. 1985. Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland salt playas. *Plant Soil* **83**: 207-214.
41. Kormanik, P. P. and A. -C. McGraw. 1982. Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. In: Schenck, N. C., ed. "Methods and Principles of Mycorrhizal Research," St. Paul: A. P. S., pp. 37-45.
42. Koske, R. E. 1975. *Endogone* spores in Australian sand dunes. *Can. J. Bot.* **53**: 668-672.
43. Koske, R. E. 1981. A preliminary study of interactions between species of vesicular-arbuscular fungi in a sand dune. *Trans. Br. mycol. Soc.* **76**: 411-416.
44. Koske, R. E. 1987. Distribution of VA mycorrhizal fungi along a latitudinal temperature gradient. *Mycologia* **79**: 55-68.

45. Koske, R. E. and J. N. Gemma. 1989a. *Glomus nanolumen* (Endogonaceae), a new species from Hawaii. *Mycologia* **81**: 935-938.
46. Koske, R. E. and J. N. Gemma. 1989b. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycol. Res.* **92**: 486-488.
47. Koske, R. E. and J. N. Gemma. 1990. VA mycorrhizae in strand vegetation of Hawaii: Evidence for long-distance codispersal of plants and fungi. *Amer. J. Bot.* **77**: 466-474.
48. Koske, R. E. and W. L. Halvorson. 1981. Ecological studies of vesicular-arbuscular mycorrhizae in a barrier sand dune. *Can. J. Bot.* **59**: 1413-1422.
49. Koske, R. E. and W. L. Halvorson. 1989. *Scutellospora arenicola* and *Glomus trimurales*, two new species in the Endogonaceae. *Mycologia* **81**: 927-933.
50. Koske, R. E. and L. L. Tews. 1987. Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi of Wisconsin sandy soils. *Mycologia* **79**: 901-905.
51. Koske, R. E. and C. Walker. 1986. Species of *Scutellospora* (Endogonaceae) with smooth-walled spores from maritime sand dunes: two new species and a redescription of the spores of *Scutellospora pellucida* and *Scutellospora calospora*. *Mycotaxon* **27**: 219-235.
52. Koske, R. E., J. N. Gemma and P. D. Olexia. 1986. *Glomus microaggregatum*, a new species in the Endogonaceae. *Mycotaxon* **26**: 125-132.
53. Koske, R. E., C. F. Friese, C. Walker and Y. Dalpé. 1986. *Glomus pustulatum*: a new species in the Endogonaceae. *Mycotaxon* **26**: 143-149.
54. Lee, P.-J. and R. E. Koske. *Gigaspora gigantea*: seasonal abundance and ageing of spores in a sand dune. *Mycol. Res.* **98**: 453-457.
55. Logan, V. S., P. J. Clarke and W. G. Allaway. 1989. Mycorrhizas and root attributes of plants of coastal sand-dunes of New South Wales. *Aust. J. Plant Physiol.* **16**: 141-146.
56. Masuhara, G. and K. Katsuya. 1994. *In situ* and *in vitro* specificity between *Rhizoctonia* spp. and *Spiranthes sinensis* (Persoon) Ames. var. *amoena* (M. Bieberstein) Hara

(Orchidaceae). *New Phytol.* **127**: 711-718.

57. Marschner, H. and V. Römheld. 1983. In *vivo* measurement of root-induced pH changes at the soil-root interface: effect of plant species and nitrogen source. *Z. Pflanzenphysiol.* **111**: 241-251.

58. Marsh, B. a'B. 1971. Measurement of length in random arrangements of lines. *J. Appl. Ecol.* **8**: 265-267.

59. 丸山幸平・三浦貞親. 1981. 海岸林の土壌-植生形への効果に関する研究. 新潟大学演習林報告14 : 43-78.

60. Merryweather, J. and A. Fitter. 1995a. Phosphorus and carbon budgets: mycorrhizal contribution in *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. under natural conditions. *New Phytol.* **129**: 619-627.

61. Merryweather, J. and A. Fitter. 1995b. Arbuscular mycorrhiza and phosphorus as controlling factors in the life history of *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. *New Phytol.* **129**: 629-636.

62. McGee, P. A. 1989. Variation in propagule numbers of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a semi-arid soil. *Mycol. Res.* **92**: 28-33.

63. McGee, P. A. and N. Baczocha. 1994. Sporocarpic Endogonales and Glomales in the scats of *Rattus* and *Perameles*. *Mycol. Res.* **98**: 246-249.

64. McGonigle, T. P. and A. H. Fitter. 1990. Ecological specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizal associations. *Mycol. Res.* **94**: 120-122.

65. Menge, J. A. and L. W. Timmer. 1982. Procedures for inoculation of plants with vesicular-arbuscular mycorrhizae in the laboratory, greenhouse, and field. In: Schenck, N. C., ed. "Methods and Principles of Mycorrhizal Research," St. Paul: A. P. S., pp. 59-68.

66. 三浦貞親・丸山幸平. 1983. 砂丘地の土壌-植生系に及ぼす海岸林の効果に関する研究. 新潟大学演習林報告16 : 9-36.



67. Mosse, B. 1953. Fructifications associated with mycorrhizal strawberry roots. *Nature* **171**: 974.
68. Mosse, B. 1956. Fructification of an *Endogone* species causing endotrophic mycorrhiza in fruit plants. *Annals of Botany* **20**: 349-362.
69. Morton, J. B. 1988. Taxonomy of VA mycorrhizal fungi: classification, nomenclature, and identification. *Mycotaxon* **32**: 267-324.
70. Morton, J. B. 1990. Species and clones of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomales, Zygomycetes): their role in macro- and microevolutionary processes. *Mycotaxon* **37**: 493-515.
71. Morton, J. B. 1993. Problems and solutions for the integration of glomalean taxonomy, systematic biology, and the study of endomycorrhizal phenomena. *Mycorrhiza* **2**: 97-109.
72. Morton, J. B. and G. L. Benny. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon* **37**: 471-491.
73. Nicolson, T. H. 1960. Mycorrhiza in the Gramineae. II. Development in different habitats, particularly sand dunes. *Trans. Br. mycol. Soc.* **43**: 132-145.
74. Nicolson, T. H. and C. Johnston. 1979. Mycorrhiza in the Gramineae. III. *Glomus fasciculatus* as the endophyte of pioneer grasses in a maritime sand dune. *Trans. Br. mycol. Soc.* **72**: 261-268.
75. 沼田真 (編) . 1977. 群落の遷移とその機構 (植物生態学講座4) . 東京 : 朝倉書店, p. 306.
76. 大井次三郎. 1992. 新日本植物誌顕花編. 東京 : 至文堂, p. 1716.
77. 長田武正. 1989. 日本イネ科植物図譜. 東京 : 平凡社, p. 759.
78. Peat, H. J. and A. H. Fitter. 1993. The distribution of arbuscular mycorrhizas in the

British flora. *New Phytol.* **125**: 845-854.

79. Peterson, R. L., A. E. Ashford and W. G. Allaway. 1985. Vesicular-arbuscular mycorrhizal associations of vascular plants on Heron Island, a Great Barrier Reef Coral Cay. *Aust. J. Bot.* **33**: 669-676.

80. Pirozynski, K. A. 1968. Geographical distribution of fungi. In: Ainsworth, G. C. and A. S. Sussman, ed. "The Fungi, an Advanced Treatise (Vol. III: The Fungal Population)," New York: Academic Press, pp. 487-504.

81. Pond, E. C., J. A. Menge and W. M. Jarrell. 1984. Improved growth of tomato in salinized soil by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi collected from saline soils. *Mycologia* **76**: 74-84.

82. Porter, W. M., A. D. Robson and L.K. Abbott. 1987. Field survey of the distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil pH. *J. Appl. Ecol.* **24**: 659-662.

83. Porter, W. M., A. D. Robson and L. K. Abbott. 1987. Factors controlling the Distribution of Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in relation to soil pH. *J. Appl. Ecol.* **24**: 663-672.

84. Poss, J. A., E. Pond, J.A. Menge and W. M. Jarrell. 1985. Effect of salinity on mycorrhizal onion and tomato in soil with and without additional phosphate. *Plant Soil* **88**: 307-319.

85. Puppi, G. and S. Riess. 1987. Role and ecology of va mycorrhizae in sand dunes. *Angew. Botanik* **61**: 115-126.

86. Rajapakse, S. and J. C. Miller. 1992. Methods for studying vesicular-arbuscular mycorrhizal root colonization and related root physical properties. In: Norris, J. R., D. J. Read and A. K. Varma, ed. "Methods in Microbiology (Vol. 24: Techniques for the study of mycorrhiza)," London: Academic Press, pp. 301-316.

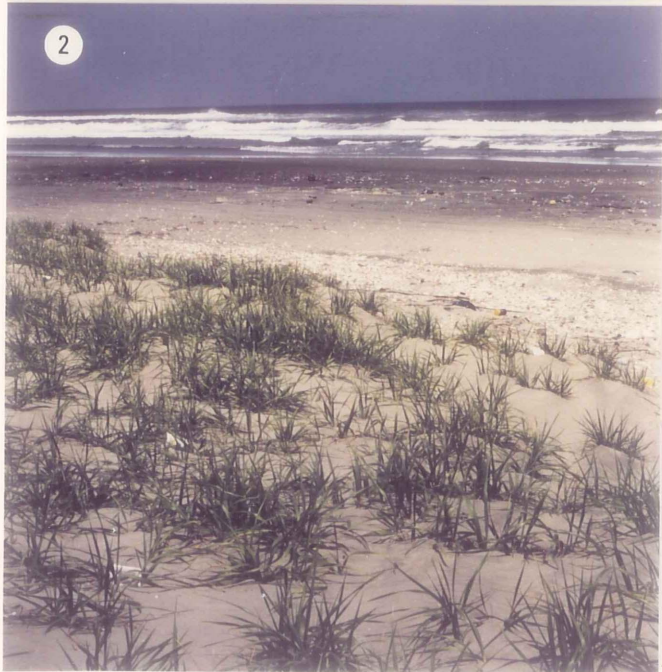
87. Robson, A. D. and L. K. Abbott. 1989. The effect of soil acidity on microbial activity in soils. In: Robson, A. D., ed. "Soil acidity and plant growth," Sydney: Academic Press, pp. 139-165.

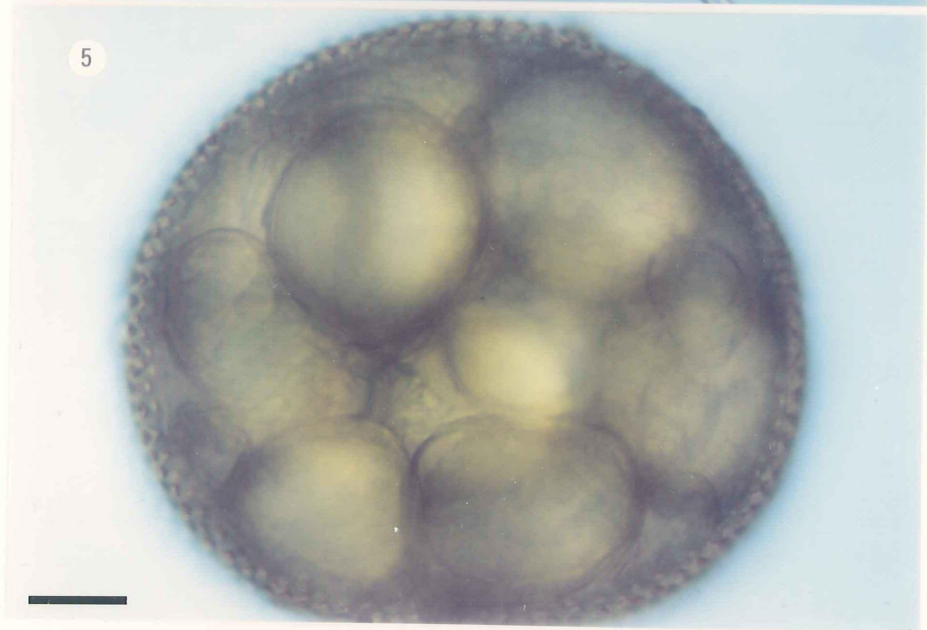
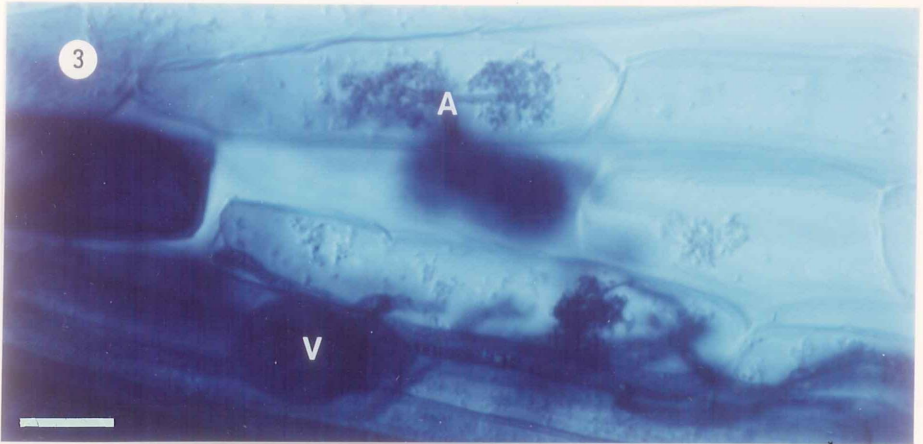
88. Rose, S. and J. M. Trappe. 1980. Three new endomycorrhizal *Glomus* spp. associated with actinorrhizal shrubs. *Mycotaxon* **10**: 413-420.
89. Rose, S. L. 1988. Above and belowground community development in a marine sand dune ecosystem. *Plant Soil* **109**: 215-226.
90. Schenck, N. C. and Y. Perez. 1990. " A Manual for Identification of Vesicular-arbuscular Mycorrhizal Fungi," Gainesville: INVAM, University of Florida, p. 286.
91. Schenck, N. C. and G. S. Smith, 1982. Additional new and unreported species of mycorrhizal fungi (Endogonaceae) from Florida. *Mycologia* **74**: 77-92.
92. Siqueira J. O., D. H. Hubbell and A. W. Mahmud. 1984. Effect of liming on spore germination, germ tube growth and root colonization by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant Soil* **76**: 115-124.
93. Stahl, P. D. and M. Christensen. 1991. Population variation in the mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*: breadth of environmental tolerance. *Mycol. Res.* **95**: 300-307.
94. Sylvia, D. M. 1986. Spatial and temporal distribution of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Uniola paniculata* in Florida foredunes. *Mycologia* **78**: 728-734.
95. Sylvia, D. M. and S. E. Williams. 1992. Vesicular-arbuscular mycorrhizae and environmental stress. In: Bethlenfalvay, G. J. and R. G. Linderman, ed." *Mycorrhizae in Sustainable Agriculture (ASA Special Publication No. 54)*," Madison: ASA, pp.101-124.
96. Trappe, J. M. 1982. Synoptic keys to the genera and species of zygomycetous mycorrhizal fungi. *Phytopathology* **72**: 1102-1108.
97. Tennant, D. 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J. Ecol.* **63**: 995-1001.
98. Tommerup, I. C. 1983. Spore dormancy in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Trans. Br. mycol. Soc.* **81**: 37-45.

99. Tommerup, I. C. 1988. The vesicular-arbuscular mycorrhizas. In: Sidhu, G. S., ed. "Genetics of Plant Pathogenic Fungi (Advance in Plant Pathology, Vol. 6)," San Diego: Academic Press, pp. 81-91.
100. Tommerup, I. C. 1992. Methods for the study of the population biology of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. In: Norris, J. R., D. J. Read and A. K. Varma, ed. "Methods in Microbiology (Vol. 24: Techniques for the study of mycorrhiza)," London: Academic Press, pp. 23-51.
101. Tommerup, I. C. and L. K. Abbott. 1981. Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death. *Soil Biol. Biochem.* **13**: 431-434.
102. Tommerup, I. C. and K. Sivasithamparam. 1990. Zygospores and asexual spores of *Gigaspora decipiens*, an arbuscular mycorrhizal fungus. *Mycol. Res.* **94**: 897-900.
103. Wang, G. M., D. P. Stribley, P. B. Tinker and C. Walker. 1993. Effects of pH on arbuscular mycorrhiza I. Field observations on the long-term liming experiments at Rothamsted and Woburn. *New Phytol.* **124**: 465-472.
104. Wang, G. M., D. P. Stribley, P. B. Tinker and C. Walker. 1984. Soil pH and vesicular-arbuscular mycorrhizas. In: Fitter A. H., ed. "Ecological Interaction in Soil," Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 219-224.
105. Warcup, J. H. 1981. The mycorrhizal relationships of Australian orchids. *New Phytol.* **87**: 371-381.
106. Warcup, J. H. 1985. Ectomycorrhiza formation by *Glomus tubiforme* . *New Phytol.* **99**: 267-272.
107. Williams, P. G. 1992. Axenic culture of arbuscular mycorrhizal fungi. In: Norris, J. R., D. J. Read and A. K. Varma, ed. "Methods in Microbiology (Vol. 24: Techniques for the study of mycorrhiza)," London: Academic Press, pp. 203-220.

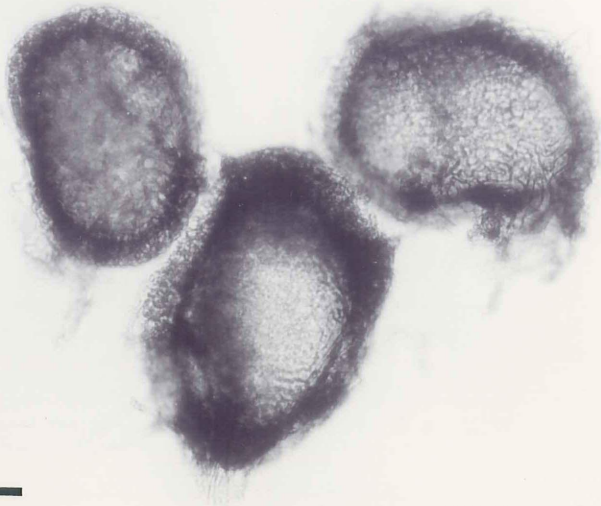
## 写真説明

- 写真 1 : ハマニンニク
- 写真 2 : “茨城” のハマニンニクパッチ I
- 写真 3 : ネギのVA菌根 (A : 樹枝状体, V : 囊状体) (scale: 30  $\mu$  m)
- 写真 4 : *Glomus aggregatum* (scale: 30  $\mu$  m)
- 写真 5 : *G. microaggregatum* (*Acaulospora* sp. 1の胞子内に胞子が形成)  
(scale: 30  $\mu$  m)
- 写真 6 : *G. tortuosum* (scale: 30  $\mu$  m)
- 写真 7 : *Scutellospora gregaria* (scale: 50  $\mu$  m)
- 写真 8 : *Glomus* sp. 1 (scale: 30  $\mu$  m)
- 写真 9 : *Glomus* sp. 2 (scale: 30  $\mu$  m)
- 写真 10 : *Glomus* sp. 3 (scale: 30  $\mu$  m)
- 写真 11 : *Glomus* sp. 4 (scale: 18  $\mu$  m)
- 写真 12 : *Glomus* sp. 5 (scale: 18  $\mu$  m)
- 写真 13 : *Glomus* sp. 6 (scale: 30  $\mu$  m)
- 写真 14 : *Scutellospora* sp. 1 (scale: 50  $\mu$  m)
- 写真 15 : *Acaulospora* sp. 1 (S : sporogenous saccule) (scale: 50  $\mu$  m)
- 写真 16 : *Acaulospora* sp. 2 (S : sporogenous saccule) (scale: 30  $\mu$  m)

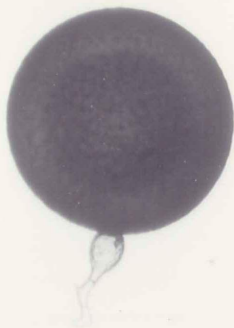




6



7



8

