

## 石灰施肥がクリ園における細根成長速度、細根形態と外生菌根形成に与える影響

田中(小田)あゆみ<sup>\*1,2)</sup>・野口享太郎<sup>3)</sup>・古澤仁美<sup>1)</sup>・木下晃彦<sup>4)</sup>・仲野翔太<sup>1,5)</sup>・小長谷啓介<sup>1)</sup>・水谷和人<sup>6)</sup>・柴田尚<sup>7)</sup>・山中高史<sup>3)</sup>

- 1) 森林総合研究所
- 2) 信州大学農学部
- 3) 森林総合研究所東北支所
- 4) 森林総合研究所九州支所
- 5) ホクト株式会社きこの総合研究所
- 6) 岐阜県森林研究所
- 7) 元山梨県森林総合研究所

**要 旨**：多雨環境下にある日本の土壌は酸性化しやすく、果樹栽培や畑作では石灰等による pH 調整が行われることが多い。樹木根の中でも養分吸収に関与する細根と、細根に共生する菌根菌は主に土壌表層に分布しており、石灰施肥による pH の変化の影響を受けやすいと考えられる。しかし、石灰施肥が細根特性と菌根形成に及ぼす影響を調査した研究例は少ない。そこで本研究では、主要な果樹であるクリを対象に、石灰施肥によって細根の量と形態、菌根形成率がどのように変化するのかを調べた。調査地は山梨県北杜市のクリ園とした。クリ成木の周囲に石灰施肥区 (40 kg CaO ha<sup>-1</sup>) と無施肥の対照区を設け、イングロースコア (プラスチック製メッシュ円筒) を埋設した。施肥と円筒の設置は 2016 年 5 月または 7 月に行った。同年 10 月に円筒内部に進展した根系を回収し、細根成長速度と細根の形態および菌根形成率を調べた。その結果、5 月処理区では施肥区の方が対照区よりも細根成長速度が高かったのに対し、7 月処理区では両者間に違いは見られなかった。根の形態の指標である微細根長比 (Very fine root ratio, VFRR) は、施肥区と対照区間で有意な差は見られなかったが、5 月処理区の方が 7 月処理区よりも高かった。菌根形成率はいずれの区においても約 4-6 割で、有意な差は見られなかった。以上から、このクリ園では春に石灰施肥を行うことで、菌根の形成率を低下させることなく、細根成長を促進させることができると考えられた。

**キーワード**：イングロースコア法、細根成長、石灰施肥、土壌 pH、比根長 (SRL)。

**Effects of liming on the fine root production, fine root morphology and ectomycorrhizal association in a chestnut orchard** : Ayumi TANAKA-ODA<sup>\*1,2)</sup>, Kyotaro NOGUCHI<sup>3)</sup>, Hitomi FURUSAWA<sup>1)</sup>, Akihiko KINOSHITA<sup>4)</sup>, Shota NAKANO<sup>1,5)</sup>, Keisuke OBASE<sup>1)</sup>, Kazuto MIZUTANI<sup>6)</sup>, Hisashi SHIBATA<sup>7)</sup> and Takashi YAMANAKA<sup>3)</sup> (<sup>1)</sup>Forestry and Forest Products Research Institute, <sup>2)</sup>Faculty of Agriculture, Shinshu University, <sup>3)</sup>Tohoku Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, <sup>4)</sup>Kyusyu Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute, <sup>5)</sup>Mushroom Research Laboratory, Hokuto Corporation, <sup>6)</sup>Gifu Prefectural Research Institute for Forests, <sup>7)</sup>Yamanashi Forest Research Institute (former affiliation))

**Abstract** : In general, soils in Japan tend to be acidified by base cation leaching due to much amounts of precipitation. Liming is often conducted to reduce soil acidity, and therefore favorable for cultivations of crops, vegetables, and fruit productions. Fine roots and mycorrhizal fungi are mainly distributed in surface soils and are likely susceptible to pH changes caused by liming, although there is still limited information on them. In this study, we examined effects of liming on fine root growth, fine root morphology and formation of ectomycorrhiza in a chestnut (*Castanea crenata*) orchard in Yamanashi Prefecture, Japan, using an ingrowth core method. We set up liming- (40 kg CaO ha<sup>-1</sup>) and control-plots in May and July 2016. Ingrowth cores were installed when the liming was conducted (May or July) and were collected in October 2016. Fine root growth rates were larger in the liming- than in control-plots set in May, while they were not significantly different between the treatments conducted in July. The

very fine root ratio (VFRR), an index of fine root morphology, was larger in plots set in May than in those set in July, whereas the effect of liming on the VFRR was not significant. On the other hand, the ratio of mycorrhizal root tips to total root tips was not significantly different in all plots (approx. 40-60% of root tips). These results suggest that liming conducted in spring can promote fine root growth, without decreasing the rate of ectomycorrhizal formation in this chestnut orchard.

**Keywords :** Ingrowth core method, Fine root growth, Liming, Soil pH, Specific root length (SRL).

## 緒言

樹木の細根（一般に直径2 mm以下の根を指す）は水や養分の吸収活性が高く、樹木の生育にとって重要な器官である。また、細根は土壌環境の変化に敏感に反応して、その成長速度や形態、ターンオーバーが変化することが知られている (Taiz et al., 2015)。日本列島は多雨環境下にあり、一般に土壌は塩基溶脱により酸性化する傾向があるため、耕作地や果樹園においては酸性矯正のための石灰施肥が行われることが多い。特にカルシウム要求量が高いウメやブドウなどの果樹では、成長促進や収量増加を目的として石灰施肥が推奨されている (農林水産省, 2014)。一方、果樹の中でも、例えばクリのように石灰分が多いと成長が悪い樹種もあるが (農山漁村文化協会, 2000)、日本国内のクリ産地を比較した研究では、むしろ石灰成分の多い土壌で生育がよい可能性が報告されており、石灰成分そのものは必要と考えられている (安藤・青木, 1977; 猪崎, 1978; 折本・小山田, 1996; 本多ら, 1952; 本多, 1953)。

石灰施肥による土壌条件の変化は、樹木の根、特に水分と養分の吸収を担う細根や菌根に直接影響を及ぼすと考えられる。石灰施肥が樹木の細根動態や菌根共生に与える影響に関する研究は、これまでヨーロッパの森林で多く行われ (Persson and Ahlström, 1990; Bakker et al., 2000)、酸性雨により土壌が酸性化した環境における石灰施肥の効果が調べられている。石灰施肥の影響は立地により異なるが、石灰施肥により細根量が減少する (Fahey et al., 2016)、わずかに増加する (Bakker et al., 2000)、共生する外生菌根菌量 (Taylor and Finlay, 2003) は変わらないが種組成が変化する、などの報告がある (Rineau and Garbaye, 2009)。その他、ヨーロッパでは石灰成分の高いアルカリ土壌を好む外生菌根性きのこであるトリュフが、ナラなどを宿主樹木として栽培されているが、これらの樹園地においても石灰施肥が行われることがある (Hall et al., 2007)。

植物の根に共生する外生菌根菌は、宿主植物から炭素を得て栄養菌糸を植物の根より広範囲に広げ、土壌養分を効率的に吸収し、宿主植物の養分吸収を助けることが知られている (Smith and Read, 2008)。これらの菌根菌が共生する部位は根端 (1次根) や3次根まで

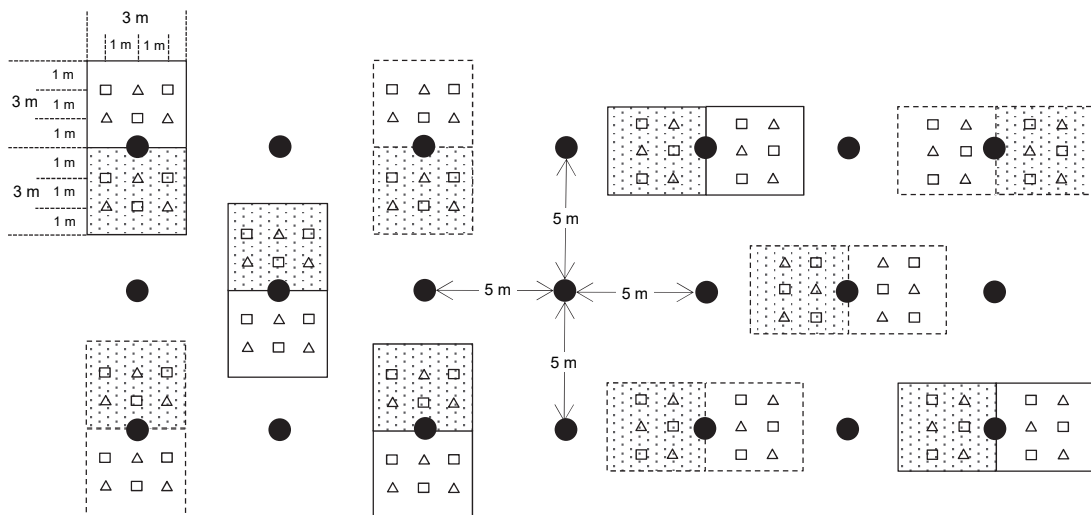
の低次根（その多くは直径の小さい微細根）であり (Guo et al., 2008)、この部位の生理的活性や養分吸収能力は、より高次の細根（直径の太い細根）よりも高い (Makita et al., 2012)。すなわち、根の細さや長さといった形態は樹木の養分吸収能力の変化に大きく関わっている。例えば比根長 (SRL) は、根の重量 (資源、コスト) に対する根の長さを示す指標で、この値が大きい根は、同じ重量 (コスト) に対して、より広範囲を探索できる長い根長と広い根表面積をもち、養水分の獲得に有利になると解釈できる (Ostonen et al., 2007)。つまり、細根量、特に微細根の増加には、樹木細根による養分吸収能力を高める効果と菌根形成の場が増加するという二つの利点がある。

一方で、菌根菌との共生関係を維持するために植物が菌根菌へ提供する炭素の量は、光合成で獲得した炭素の6～8割になるという説もある (Hobbie and Hobbie, 2006)。そのため、例えば十分に施肥をした土壌など生育に十分な養分を植物自身の根で吸収できる環境では、植物は菌根菌と共生する根の割合が低下することも報告されている (Kårén and Nylund, 1997; Blaise and Garbaye, 1983)。酸性土壌に石灰施肥を行うと土壌pHが高まり、植物の根に有害な遊離アルミニウムの影響が少なくなるほか、無機養分の溶脱が抑えられ、土壌の肥沃度が向上することが期待される。したがって、石灰施肥も樹木の菌根形成率を低下させる可能性がある。前述のように、日本国内ではウメやクリなどの果樹に対する石灰施肥の効果についての報告例はあるものの、その細根や菌根に対する影響についてはよく分かっていない。そこで本研究では、外生菌根性の樹木であるクリ (*Castanea crenata*) に石灰施肥を行い、土壌pHを高めた場合、細根成長量と細根形態、および外生菌根の形成率がどのように変化するかを明らかにすることを目的とした。また細根成長は、樹木の季節生理的な影響を強く受けるため、生育期間中の5月と7月の2回に分けて石灰施肥を行い、施肥の時期が細根成長や形態、菌根形成に及ぼす影響も調べた。

## 材料と方法

### 1. 調査地および石灰施肥

調査は2016年5月から10月に、山梨県北杜市にあ



第1図 調査プロットの概要.

写真は調査地の対象樹木の様子. 図の黒丸は樹木を, 実線は5月処理区を, 点線は7月処理区を示し, ドットは石灰施肥区を白抜きは対照区を示す. □は日向土, △は鹿沼土を充填したイングロースコアを示す.

る約30年生のクリ園内(標高約900m)で行った. 調査地のクリ園では, 平坦に近い緩斜面上の土地におおよそ5m間隔でクリが植栽されており, 樹冠はほぼ閉塞している(第1図). 日射量, 降水量などの環境条件や過去の施業履歴は, クリ園内で大きな違いはない. 毎年, 草刈りと落ち葉掻きが行われており, 林床に有機物の堆積はない. また, このクリ園では調査前の3年間に施肥は行われていないが, それ以前の施肥履歴は不明である. 調査開始時のクリの平均直径は, 地際から20cmの高さで $32.0 \pm 1.5$ cmであった(田中(小田)ら, 2017).

石灰施肥の影響について, 生育期間の初期にあたる春季と, 日射量が大きく気温の高い夏季を比較するた

め, 2016年5月(春季)と7月(夏季)に林内からクリ5個体ずつを選び, 対象木を中心に $3\text{m} \times 6\text{m}$ のプロットを設置した. 各プロットにおいて, 対象木を挟んで2分割した一方を対照区, もう一方を石灰施肥区とした(第1図). 石灰施肥区には, 1プロット当たり $9\text{kg}$  ( $10\text{ton ha}^{-1}$ , すなわち $40\text{kg CaO ha}^{-1}$ に相当)の石灰(てんろ石灰; ミネックス社)を, 調査開始時に地表面に散布した. 石灰の施用量は, 村上・後藤(2008)より面積 $1\text{m}^2$ , 深さ10cm, 容積重 $600\text{kg m}^{-3}$ の土壌pHを7.1にする場合に必要な石灰量を求めたが, 樹木への影響が強すぎる可能性も考慮してその半量を施肥した. 石灰施肥前の2016年5月18日と, 施肥後の2016年9月13日にそれぞれ土壌ダイレクトpH計(HI



99121N, HANNA, Germany) を土壤に直接挿し込み、深さ 3 cm 地点の土壤 pH を測定した。

## 2. 細根成長速度および細根形態の解析

細根成長速度および細根形態の調査には、イングロースコア法 (Oliveira et al., 2000) を用いた。2016 年 5 月または 7 月に、直径 5 cm の土壤コアサンプラーで作成した深さ 20 cm の穴の中央にプラスチック製メッシュ円筒 (イングロースコア; 直径 3.2 cm, 長さ 20 cm, メッシュサイズ 2 mm) を入れ、培養土 450 mL を充填し埋め戻した。クリ細根が侵入しやすい条件が不明であったため、培養土は、芝の目土と鹿沼土を 2 : 1 で混合した土と、日向土の 2 種類を用意し、両種の培養土に 45 g の石灰を混合した。これらの培養土は、これまで苗木試験や菌根菌の接種試験などの研究で一般的に使用されてきたものであり (Ohta and Hiura, 2016; 村田・奈良, 2017), 取扱が容易なため選択した。埋設したイングロースコアは 2016 年 10 月に回収し、地表 (0 cm) から 10 cm までの深さと、10-20 cm の深さの 2 つに切り分け、その中に含まれる細根 (直径 2 mm 以下の根) を個別に回収した。コア設置期間が短く、コア内に侵入した根はすべて新しく伸長した根と考えられたため、根の生死は区別しなかった。取り出した根は水道水で洗浄し、スキャナー (EPSON GT-X970) を用いて解像度 800 dpi で画像を撮影した後、60°C で重量が一定になるまで乾燥させて乾燥重量を測定した。深さ 10-20 cm の細根量は著しく少なく、処理区間でも差が見られなかったため、解析は 0-10 cm の深さのみを用いた。得られた細根の乾燥重量、イングロースコアの面積、埋設期間 (5 月処理区は 154 日、7 月処理区は 99 日) から細根成長速度 ( $FRP_{day}$ ;  $g\ m^{-2}\ day^{-1}$ ) を算出した。

細根形態については、スキャナーで取得した画像を細根形態解析ソフトウェア WinRHIZO Pro 2012 (Regent Instruments, Quebec, Canada) を用いて解析し、直径 0-0.2 mm および 0.2-2.0 mm の 2 段階に分けて根長を求めた。その結果から、総細根長および根の重量当たりの長さを示す比根長 (Specific Root Length (SRL):  $m\ g^{-1}$ ) と、直径 0.2 mm 以下の細根長が総細根長に占める割合である微細根長比 (Very Fine Root Ratio (VFRR):  $cm\ cm^{-1}$ ) を求めた。微細根長比は、クリ細根の先端部の直径は平均で約 0.13 mm という既報をもとに (猪崎, 1978), 総細根長における菌根共生が可能な根端部位の割合の指標とした (Tanaka-Oda et al., 2016; 田中 (小田) ら, 2017)。

外生菌根は、根端の周囲に菌鞘が形成されているため、目視で菌根形成していない細根との区別が可能である。本研究では、スキャナーで取得した細根の画像



第 2 図 スキャナーで撮影した細根。  
左：菌根が形成されているもの、  
右：菌根が形成されていない根。

を用いて、菌根形成した根端と、菌根形成していない根端の数をそれぞれ計測し、総根端数における菌根形成した根端の数の比を百分率で表し、菌根形成率 (%) とした (第 2 図)。

## 3. 統計解析

石灰施肥区と無施肥区の土壤 pH の平均値について、施肥時期ごとに t 検定をおこなった。細根成長速度、総細根長、比根長、微細根長比については、全 10 プロットの中に、処理時期 (5 月および 7 月) の異なるプロット (A) が存在し、プロット内に施肥区と対照区 (B) があり、処理区内に設置したイングロースコアに 2 種類の培養土 (C) を用いていることから、(A (B (C))) の nested ANOVA を行った。平均根端数と菌根形成率については、処理時期と施肥の有無のみを考慮した nested ANOVA を行った。すべての統計解析には R 3.3.2 (R Development Core Team, 2016) を用いた。

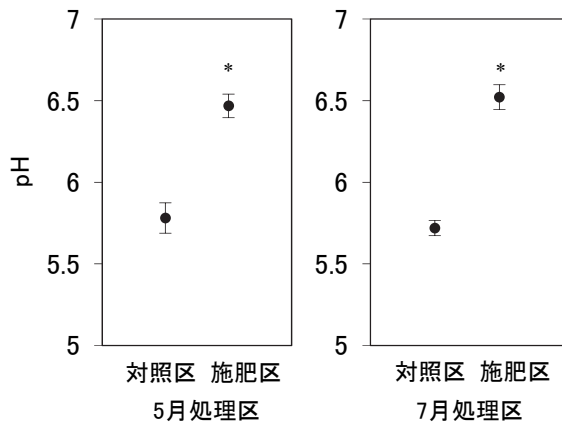
### 結果

#### 1. 石灰施肥による土壤 pH の変化

5 月対照区、7 月対照区における 9 月の土壤 pH は、それぞれ  $5.78 \pm 0.09$ ,  $5.72 \pm 0.05$  であったのに対し、5 月施肥区、7 月施肥区では、それぞれ  $6.47 \pm 0.07$ ,  $6.52 \pm 0.08$  であった。施肥区において対照区より約 0.8 高く、施肥時期が違っても測定日における土壤 pH は同程度であった (第 3 図)。施肥前の 2016 年 5 月 13 日における調査地の土壤 pH は  $5.36 \pm 0.06$  であった。

#### 2. 処理時期と石灰施肥の有無による細根成長速度と細根形態の変化

分散分析の結果、細根成長速度と総細根長については、処理時期および施肥の効果と、その相互作用が有意に認められた (第 1 表)。5 月施肥区の細根成長速度と総細根長は対照区よりも大きかったが、7 月施肥区では、対照区と比較して細根成長速度の変化は認められなかった (第 4 図)。一方、細根形態の指標は、微細根長比について処理時期の効果と培養土と施肥の交互作用が有意であったものの、比根長では、培養土と施肥の相互作用のみが有意であった (第 1 表)。



第3図 石灰施肥による土壌 pH の変化 (2016 年 9 月 13 日測定, 平均値 ± SE).  
\*印は t 検定の結果, 各処理区の平均値間に有意な差があることを表す ( $p < 0.05$ ).

### 3. 根端数と菌根形成率の関係

菌根の形成場所となる根端の数は, 細根成長量の多い 5 月施肥区で多い傾向があったものの, 処理時期や施肥の有無による有意な違いはなかった (第 2 表). 同様に, 菌根形成率は, 7 月対照区でやや高い傾向があったものの有意な違いはなく, すべての処理区で約 40 ~ 60% の根端に菌根が形成されていた (第 2 表).

### 考察

本研究の結果, 石灰施肥を春 (5 月) に行った場合には細根成長速度の増加が見られたが, 夏 (7 月) に行った場合は石灰施肥の影響は小さく (第 4 図), 石灰施肥の効果は季節生理学的に反応性の高い春に現れやすいと考えられた. 石灰施肥の効果がよく調べられている欧米の酸性化した広葉樹林では, 土壌中のカルシウム成分が増加した場合に細根量が低下する人が多い (Fahey et al., 2016). 一方で, 土壌 pH の上昇は低 pH 土壌中に吸着されていたリンの可溶化を促す効果や (Persson et al., 1989; Priha and Smolander, 1994), 根に障害を与えるアルミニウムを不溶化させる効果があり, 石灰施肥によって土壌中の利用可能な養分が一時的に増加した可能性や, 樹木細根の養分吸収能力が高まった可能性がある (Haynes and Swift, 1988; Badalucco et al., 1992; Carrino-Kyker et al., 2016). また, 本研究で使用したてんろ石灰は, カルシウムやマグネシウムなどの多量元素の他, マンガンやホウ素などの微量元素も含有しているため, 含有成分による施肥効果があった可能性もある. これらの結果, 石灰施肥は土壌中のカルシウム成分のみが増加した場合と異なり, 土壌中の利用可能な養分量を増加させ, 樹木の細根量の増加につながったと考えられる.

本研究では, 細根成長に対する施肥の効果は春季の

施肥でのみ見られたが, クリの細根成長が, 新梢が伸長する前の 4 月後半から盛んになるという報告もある (猪崎, 1978). したがって, 5 月石灰施肥区で見られた高い細根成長速度は, 春の栄養吸収根の伸長時期に, 施肥により土壌養分が増加した効果が加わったためと考えられる. 一方で, 生育期間中の夏季 (7 月) には石灰施肥の効果は認められず, クリの季節生理的に土壌環境の変化に反応が強い時期は春と考えられた (第 4 図). なお, 本研究で用いたイングロスコア法では, メッシュ円筒を埋設する過程で細根の切断が避けられない. 樹木などの多年生植物では, 根系に対する攪乱により一時的に細根の成長が促進されることが報告されている (Joslin and Wolfe, 1999). 本研究の結果は, このような根の切断による細根成長促進効果が, 根が成長する春季においてより高く, 夏季において低い可能性があることも考慮する必要がある.

イングロスコア内に伸長した細根の形態については, 処理時期による比根長の違いはなかったが, 5 月処理区で培養土の種類に関係なく微細根長比が有意に高かった (第 4 図). 一般的に, 直径の小さい細根は土壌間隙へ侵入しやすく, かつ一定重量 (コスト) に対する表面積が大きいので, 積極的に養分を獲得するのに適していると考えられている (Ostonen et al., 2007; Weemstra et al., 2016). したがって, 本研究の結果は, クリが春に枝葉を伸長する際の養分需要に応じて, 吸収効率の高い直径 0.2 mm 以下の細根を多く生産していることを示唆するものと考えられた. なお, 今回設置したイングロスコア内には粒径の異なる 2 種類の培養土を充填しており, 7 月処理区では鹿沼土の微細根長比が高い傾向があった (第 4 図). また, イングロスコア設置時の根系に対するかく乱が細根成長速度だけでなく, 細根形態の各数値に影響している可能性もある.

土壌環境の変化は, 土壌微生物の量や組成にも影響し (Andersson and Nilsson, 2001; Taylor and Finlay, 2003), 特に石灰施肥等による土壌 pH の変化は細菌群集の種組成を変化させることが知られている (Rousk et al., 2010; Rineau and Garbaye, 2009). 一方, 本研究では, 石灰施肥により新しい微細根が多く生産され, その形態や土壌環境にも変化が見られたにもかかわらず, 菌根の形成率は変化していなかった (第 2 表). この石灰施肥が外生菌根菌の種組成に影響したかどうかは不明であるが, Rineau and Garbaye (2009) は, 外生菌根が土壌 pH の変化に対して菌根菌の種組成ではなく酵素活性を変化させて反応していたことを報告している. 本研究では, 石灰施肥や土壌 pH の上昇による外観上の変化は見られなかったが, このような菌根菌の生理的な変化は生じていたかもしれない.

第1表 処理時期・施肥効果・培養土の違いが細根成長速度、総細根長、比根長、微細根長比に及ぼす効果.

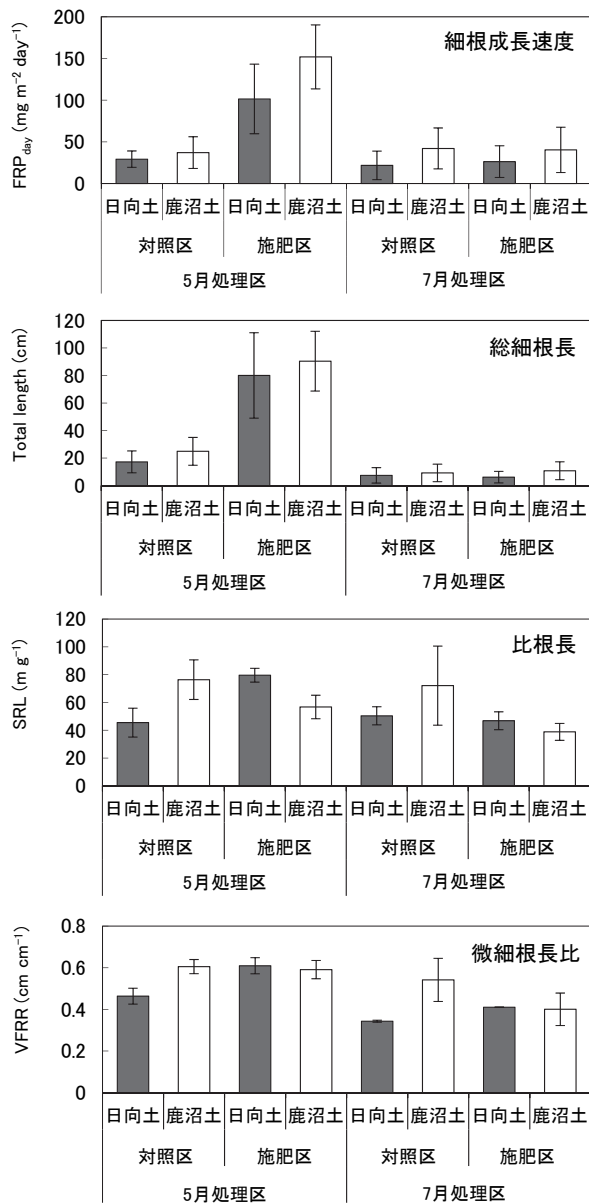
	要因	自由度	F 値	P 値
細根成長速度 (mg m <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup> )	A 処理時期の効果 (5月処理区・7月処理区)	1	5.05	<b>0.03*</b>
	B 施肥の効果 (施肥区・対照区)	1	5.08	<b>0.03*</b>
	C 培養土の効果 (鹿沼土・日向土)	1	1.21	0.28
	A × B	1	4.79	<b>0.04*</b>
	A × C	1	0.08	0.78
	B × C	1	0.18	0.67
	A × B × C	1	0.34	0.57
	誤差	32		
総細根長 (cm)	A 処理時期の効果 (5月処理区・7月処理区)	1	14.83	<b>0.00***</b>
	B 施肥の効果 (施肥区・対照区)	1	7.65	<b>0.01**</b>
	C 培養土の効果 (鹿沼土・日向土)	1	0.28	0.6
	A × B	1	7.59	<b>0.01**</b>
	A × C	1	0.06	0.8
	B × C	1	0.01	0.91
	A × B × C	1	0	1
	誤差	32		
比根長 (m g <sup>-1</sup> )	A 処理時期の効果 (5月処理区・7月処理区)	1	1.29	0.27
	B 施肥の効果 (施肥区・対照区)	1	0	1
	C 培養土の効果 (鹿沼土・日向土)	1	0.24	0.63
	A × B	1	1.35	0.26
	A × C	1	0.02	0.90
	B × C	1	5.54	<b>0.03*</b>
	A × B × C	1	0.3	0.6
	誤差	20		
微細根長比 (cm cm <sup>-1</sup> )	A 処理時期の効果 (5月処理区・7月処理区)	1	10.73	<b>0.00**</b>
	B 施肥の効果 (施肥区・対照区)	1	0.85	0.37
	C 培養土の効果 (鹿沼土・日向土)	1	3.23	0.09
	A × B	1	1.38	0.25
	A × C	1	0.14	0.71
	B × C	1	4.84	<b>0.04*</b>
	A × B × C	1	0.08	0.79
	誤差	20		

処理時期 (5月および7月) の異なるプロット (A) の中に、施肥区と対照区 (B) が存在し、処理区内に設置したイングロスコアに2種類の培養土 (C) を用いていることから、(A (B (C)) の nested ANOVA を行ない、それぞれ単独の効果と相互作用がある場合の影響を検討した。\*印は、分散分析の結果、各処理区の平均値間に有意な差があることを表す (\*, p < 0.05; \*\*, p < 0.01; \*\*\*, p < 0.001)。比根長と微細根長比のデータは、値がないコアは除外した。

今回は、土壌環境の急激な変化が地上部のクリの成長に悪影響を及ぼさないように石灰資材の選択や施肥量の調整を行ったため、その影響が見えにくくなった可能性もある。一方で、長期的な石灰施肥により菌根形成率が増加する事例や (Børja and Nilsen, 2009)、石灰施肥後4年では菌根菌種数が減少していたものの、15年目には従来と異なる構成種で多様な群集が再構築された報告がある (Taylor and Finlay, 2003)。本研究は春から秋の1生育期間のみを対象としており、今後は菌

根菌の種同定なども取り入れたより長期的な調査を行う必要がある。また、地表に撒いた石灰の影響は、施肥後5カ月で地表から5cm程度の深さまでしか及んでいなかった (データ未発表)。クリの細根は地表から10cmまでの深さに集中して分布していたものの、今後は、より深い深度まで土壌pHが上がった場合の細根動態と菌根形成についても明らかにする必要があるだろう。

前述のように、ヨーロッパでは外生菌根性きのこの



第4図 各処理区および培養土における細根成長速度、総細根長、比根長および微細根長比 (平均値 ± SE)。日向土・鹿沼土はイングロースコアに充填した培養土の違いを示す。

第2表 イングロースコア内に侵入した根の根端数と菌根形成率 (1 コアあたりの平均値 ± SE)。

処理時期	処理区	平均根端数	菌根形成率
5月処理区	施肥区	392 ± 160.5	45.8 ± 11.2
	对照区	220 ± 108.1	38.2 ± 15.9
7月処理区	施肥区	118 ± 52.3	49.2 ± 17.8
	对照区	170 ± 65.9	64.5 ± 12.6

処理時期 (5月および7月) の中に処理区 (施肥区および对照区) が存在する nested ANOVA を行ない、それぞれ単独の効果と相互作用の影響を検討したが、有意な差はなかった。

一種であるトリュフの栽培のために石灰施肥が行われることがある (Hall et al., 2007)。最近になり、日本国内でもコナラ属やクリ属などの樹木下においてトリュフが発生することが報告されており (Kinoshita et al., 2011)、本研究の調査地に隣接するクリ園でもトリュフ (*Tuber himalayense*) の発生が見られる (古澤ら, 2020; Nakamura et al., 2020)。これらに対する石灰施肥の影響についてはまだよく分かっていないが、本研究の对照区と石灰施肥区の土壌 pH は、それぞれ約 5.8 と約 6.4 であり (第3図)、これは隣接するトリュフ発生地と無発生地の深さ 0-5 cm の土壌 pH (H<sub>2</sub>O) に近い値であった (それぞれ 6.4 と 5.9; 古澤ら, 2020)。また、本研究では石灰施肥により細根の成長速度が増加したが、菌根形成率は低下せず維持されていたことから (第4図, 第2表)、今回行った石灰施肥は、現地で見られるトリュフ菌とクリの共生の促進に寄与する可能性も考えられる。

石灰は土壌の酸性化対策として広く利用されてきたが、今後は、菌根性きのこの生産など従来とは異なる樹園地の利用も考えられることから、石灰に対する樹木根系や共生菌根菌の反応をさらに明らかにしてゆくことが重要と考えられる。

謝辞

本研究は、農林水産省委託プロジェクト研究「森林資源を最適利用するための技術開発、高級菌根性きのこ栽培技術の開発」により行われました。ここに厚く感謝の意を表します。

引用文献

Andersson, S., Nilsson, S. I. 2001. Influence of pH and temperature on microbial activity, substrate availability of soil-solution bacteria and leaching of dissolved organic carbon in a mor humus. *Soil Biol. Biochem.* 33: 1181-1191.

安藤吉寿, 青木秋広 1977. 日本クリに対する窒素, リン酸及びカリの増施が生育並びに収量に及ぼす影響. *栃木農試研報* 23: 65-70.

Badalucco, L., Grego, S., Dell'Orco, S., Nannipieri, P. 1992. Effect of liming on some chemical, biochemical, and microbiological properties of acid soils under spruce (*Picea abies* L.). *Biol. Fertil. Soils* 14: 76-83.

Bakker, M., Garbaye, J., Nys, C. 2000. Effect of liming on the ectomycorrhizal status of oak. *For. Ecol. Manag.* 126: 121-131.

Blaise, T., Garbaye, J. 1983. Effects of mineral fertilization on the mycorrhization of roots in a beech forest. *Acta Oecol. Oecol. Plant* 4: 165-169.

Børja, I., Nilsen, P. 2009. Long term effect of liming and fertilization on ectomycorrhizal colonization and tree growth in old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *Plant Soil* 314: 109-119.

Carrino-Kyker, S. R., Kluber, L. A., Petersen, S. M., Coyle, K. P.



- Hewins, C. R., DeForest, J. L., Smemo, K. A., Burke, D. J. 2016. Mycorrhizal fungal communities respond to experimental elevation of soil pH and P availability in temperate hardwood forests. *FEMS Microbiol. Ecol.* 92: fiw024.
- Fahey, T. J., Heinz, A. K., Battles, J. J., Fisk, M. C., Driscoll, C. T., Blum, J. D., Johnson, C. E. 2016. Fine root biomass declined in response to restoration of soil calcium in a northern hardwood forest. *Can. J. For. Res.* 46: 738-744.
- 古澤仁美, 山中高史, 木下晃彦, 仲野翔太, 野口享太郎, 小長谷啓介 2020. 日本における2種のトリュフ(アジアクロセイヨウシヨウロおよびホンセイヨウシヨウロ)の生息地の土壌特性. 森林総合研究所研究報告. 19: 55-67.
- Guo, D., Xia, M., Wei, X., Chang, W., Liu, Y., Wang, Z. 2008. Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species. *New Phytol.* 180: 673-683.
- Hall, I. R., Brown, G. T., Zambonelli, A. 2007. *Taming the truffle: the history, lore, and science of the ultimate mushroom.* Timber Press.
- Haynes, R. J., Swift, R. S. 1988. Effects of lime and phosphate additions on changes in enzyme activities, microbial biomass and levels of extractable nitrogen, sulphur and phosphorus in an acid soil. *Biol. Fertil. Soils* 6: 153-158.
- Hobbie, J. E., Hobbie, E. A. 2006.  $^{15}\text{N}$  in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra. *Ecology* 87: 816-822.
- 本多昇 1953. 栗園及び栗林土壌の酸度及び置換性石灰含量について. 岡山大農学報 2: 19-27.
- 本多昇, 林清史, 岡崎光良, 石原三郎 1952. 栗に及ぼす石灰の影響 I. 水耕栽培に於ける石灰抵抗性に就いて(第1報). 岡山大農学報 1: 16-25.
- 猪崎政敏 1978. クリ栽培の理論と実際. 博友社.
- Joslin, J. D., Wolfe, M. H. 1999. Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 218-221.
- Kårén, O., Nylund, J. E. 1997. Effects of ammonium sulphate on the community structure and biomass of ectomycorrhizal fungi in a Norway spruce stand in southwestern Sweden. *Can. J. Bot.* 75: 1628-1642.
- Kinoshita, A., Sasaki, H., Nara, K. 2011. Phylogeny and diversity of Japanese truffles (*Tuber* spp.) inferred from sequences of four nuclear loci. *Mycologia* 103: 779-794.
- Makita, N., Kosugi, Y., Dannoura, M., Takahashi, S., Niiyama, K., Kassim, A. R., Nik, A. R. 2012. Patterns of root respiration rates and morphological traits in 13 tree species in a tropical forest. *Tree Physiol.* 32: 303-312.
- 村上圭一, 後藤逸男 2004. スグキナ根こぶ病に対する転炉スラッグの防除効果. 土肥誌 75: 233-235.
- 村田政穂, 奈良一秀 2017. 絶滅危惧種トガサワラの優占林分における土壌深度別の外生菌根菌群集. 日林誌. 99: 195-201.
- Nakamura, N., Abe, J. P., Shibata, H., Kinoshita, A., Obase, K., Worth, J. R. P., Ota, Y., Nakano, S., Yamanaka, T. 2020. Genotypic diversity of the Asiatic black truffle, *Tuber himalayense*, collected in spontaneous and highly productive truffle grounds. *Mycol. Prog.* 19: 1511-1523.
- 農林水産省 2014. 都道府県施肥基準等(福井県) [https://www.maff.go.jp/j/seisan/kankyo/hozen\\_type/h\\_sehi\\_kizyun/fuk01.html](https://www.maff.go.jp/j/seisan/kankyo/hozen_type/h_sehi_kizyun/fuk01.html)
- 農山漁村文化協会 2000. 果樹園芸大百科; 7 クリ. 農山漁村文化協会.
- Ohta, T., Hiura, T. 2016. Root exudation of low-molecular-mass-organic acids by six tree species alters the dynamics of calcium and magnesium in soil. *Can. J. Soil Sci.* 96: 199-206.
- Oliveira, R. G., Noordwijk, M. V., Gaze, S. R., Brouwer, G., Bona, S., Mosca, G., Hairiah, K. 2000. Auger sampling, ingrowth cores and pinboard methods. In Smit, A. L., Bengough, A. G., Engels, C., van Noordwijk, M., Pellerin, S. van de Geijn, S. C. eds., *Root Methods: A Handbook.* Springer Science & Business Media. pp. 175-210.
- 折本義之, 小山田勉 1996. クリ改植園と新植園の土壌理化学性の比較. 茨城農総七園研報 4: 16-22.
- Ostonen, I., Püttsepp, Ü., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Lõhmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A. F. M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M., Brunner, I. 2007. Specific root length as an indicator of environmental change. *Plant Biosyst.* 141: 426-442.
- Persson H., Ahlström K. 1990. The effects of forest liming on fertilization on fine-root growth. *Water Air Soil Pollut.* 54: 365-375.
- Persson, T., Lundkvist, H., Wiren, A., Hyvönen, R., Wessen B. 1989. Effects of acidification and liming on carbon and nitrogen mineralization and soil organisms in mor humus. *Water Air Soil Pollut.* 54: 351-364.
- Priha, Q., Smolander, A. 1994. Fumigation-extraction and substrate-induced respiration derived microbial biomass C, and respiration rate in limed soil of Scots pine sapling stand. *Biol. Fertil. Soils* 17: 301-308.
- R Development Core Team 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rineau, F., Garbaye, J. 2009. Does forest liming impact the enzymatic profiles of ectomycorrhizal communities through specialized fungal symbionts? *Mycorrhiza* 19: 493-500.
- Rousk, J., Bååth, E., Brookes, P. C., Lauber, C. L., Lozupone, C., Caporaso, J. G., Knight, R., Fierer, N. 2010. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil. *The ISME J.* 4: 1340-1351.
- Smith, S. E., Read, D. J. 2008. *Mycorrhizal symbiosis*, Third edition. Academic Press.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., Murphy, A. 2015. *Plant physiology and development*, 6th edn. Sinauer Associates Inc.
- Tanaka-Oda, A., Kenzo, T., Toriyama, J., Matsuura, Y. 2016. Variability in the growth rates and foliage  $\delta^{15}\text{N}$  values of black spruce trees across a slope gradient in the Alaskan Interior. *Can. J. For. Res.* 46: 1483-1490.
- 田中(小田)あゆみ, 野口享太郎, 古澤仁美, 木下晃彦, 小長谷啓介, 山中高史, 柴田尚 2017. トリュフの発生が見られるクリ林



- におけるクリ細根の現存量と形態. 関東森林研究 68: 49-52.
- Taylor, A. F., Finlay, R. D. 2003. Effects of liming and ash application on below ground ectomycorrhizal community structure in two Norway spruce forests. *Water Air Soil Pollut.* 3: 63-76.
- Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E. J., van Ruijven, J., Kuyper, T. W., Mohren, G. M., Sterck, F. J. 2016. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytol.* 211: 1159-1169.