

(資料)

マツタケのシロの A₀ 層除去が、マツタケ菌糸の密度と分布に及ぼす影響*

成松 眞樹・山口 宗義**

Influence of A₀-layer removal at the “shiro” of *Tricholoma matsutake* on its mycelial amount and distribution

Maki NARIMATSU, Muneyoshi YAMAGUCHI**

要 旨

マツタケの菌糸伸長に適した土壌環境の形成を目的として、シロの直上および周辺で A₀ 層を除去して、マツタケの菌糸の密度や分布、環境条件を無処理箇所と比較した。その結果、マツタケの検出個所数は処理区が無処理区より多かった。夏季の有効積算地温や pF は処理区が高い一方で、CO₂ 濃度は処理区が低かったことから、A₀ 層の除去が、マツタケ菌糸伸長期の地温の上昇や、土壌の乾燥化ならびにガス環境の改善を介してマツタケの菌糸伸長に貢献した可能性があるが、土壌の乾燥化による子実体発生の抑制も懸念される。

キーワード: 地温, ガス濃度, pF, C/N 比, シロ拡大

目 次

はじめに	22		
1. 材料と方法	22	2.5 ガス濃度の推移	27
1.1 調査地	22	2.6 C/N比	27
1.2 プロットの設定とA ₀ 層の除去	23	2.7 地温と菌糸密度の関係	28
1.3 土壌試料の採取	23	3. 考察	28
1.4 土壌からのDNAの抽出とマツタケ菌糸の定量	23	3.1 A ₀ 層の除去が地温に及ぼす影響	28
1.5 子実体発生調査	24	3.2 A ₀ 層の除去がマツタケの菌糸密度に及ぼす影響	28
1.6 環境条件の測定	24	3.3 A ₀ 層の除去が土壌の物理的・化学的環境要因を介して菌糸密度に及ぼす影響	28
1.6.1 地温の測定と解析	24	3.3.1 水分環境	28
1.6.2 土壌の圃場容水量(pF)の測定	24	3.3.2 ガス濃度	28
1.6.3 ガス濃度の測定	25	3.3.3 C/N比	29
1.6.4 土壌のC/N比の測定	25	3.4 A ₀ 層の除去が子実体発生に及ぼす影響	29
1.6.5 データ解析	25		
2. 結果	25	おわりに	29
2.1 マツタケ菌糸密度の推移と分布	25	引用文献	29
2.2 子実体の発生	26		
2.3 地温の推移	26		
2.4 圃場容水量の推移	27		

* 本研究は、農林水産技術会議委託プロジェクト「高級菌根きのこ栽培技術の開発」で実施した。

** 国立研究開発法人 森林研究・整備機構 森林総合研究所

はじめに

マツタケ (*Tricholoma matsutake*) はアカマツ (*Pinus densiflora*) 等の樹木との共生菌であり (小川1975), 菌糸は宿主の細根に外生菌根を形成する (Yamada *et al.* 1999; Lian *et al.* 2006)。菌根からは菌糸が周囲の土壤に伸長し, 菌根, 菌糸および土壤は白色の堅密な塊 (シロ) を形成する (浜田1953; 小川1975; Yamada *et al.* 1999)。シロは円弧状を呈し (小川1975; Narimatsu *et al.* 2016), 円弧は経年的に拡大する (Narimatsu *et al.* 2015)。

マツタケの子実体 (松茸) は, 経済的に重要な林産物である。2020年の岩手県の松茸生産量は19.2 tで国内1位であり, 国内生産量の60 %を占める (農林水産省2020)。また, 2012年~2016年の東京都中央卸売市場築地市場での岩手県産松茸の平均単価は39,846 円/kgで (東京都2017), 年により変動するものの, 他の農産物と比較して高額である。こうした経済的価値の高さから, 松茸は発生地域周辺の住民の重要な収入源となっている (有岡 1997)。しかし, 施設栽培技術が確立されていないため (山中2012), 市場への出荷量 (生産量) は森林からの発生量に規定され, 不安定である。

松茸の生産量の安定化には, 未発生林への菌糸, 菌根苗などの接種源の埋設 (接種) による, 新たなシロの形成が有効である (枯木・川上1985)。接種を成功させるには, 接種源から外部に菌糸が伸長する条件の最適化が必要であるが, 条件や最適化手段は未解明である (山中2012)。野外に生育するマツタケは, その生育過程で環境の影響を受けるため, 解明にはシロを接種源と仮想した野外実験が有効である。

一般に菌類の生育は周囲の環境に影響される (Carlile *et al.* 2001)。マツタケを含む土壤微生物も, 土壤の温度, 水分, 養分等の物理的・化学的環境に影響を受ける (鈴木1989)。そうした土壤の環境に影響を及ぼす要因の一つが, 地表の堆積有機物層 (A₀層) である。A₀層は空隙率が高く (稲葉1989), 炭素や窒素を含むため (河田1989), 土壤A層の理化学性を介してマツタケの生育に影響を及ぼす (小川1991)。

A₀層はマツタケの生育にも直接的な影響を及ぼす。A₀層は

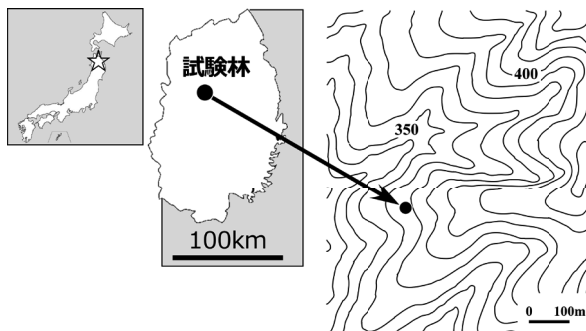


図1 調査地の位置

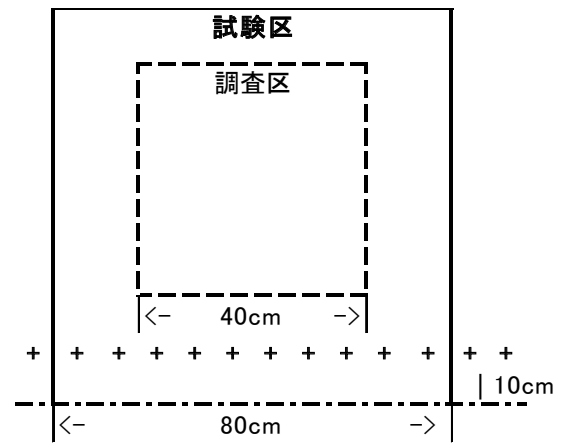


図2 調査プロットの設定

+ は2016年の子実体発生位置 (例) を, 一点鎖線は基準線を示す。シロの進行方向は図の下方から上方である。

マツタケに対する窒素の供給源となる (Vaario *et al.* 2019) 一方で, 競合的な微生物の増加や (小川1977), 孢子による感染の抑制 (Narimatsu *et al.* 2016) をもたらすため, A₀層の除去によるシロの形成や維持が試みられてきた (吉村2004, 藤田ら2021)。しかし, A₀層除去がマツタケのシロの菌糸伸長に及ぼす詳細な影響は不明である。そこで, マツタケ発生林内の既存のシロで A₀層を除去し, 菌糸密度, 子実体発生量と環境条件を無処理区と比較した。

1. 材料と方法

1.1 調査地

本研究は岩手県林業技術センターの四日市試験林 (岩手県岩手郡岩手町, 北緯39度56分, 東経141度14分) のアカマツ林で実施した (図1)。調査地内にはマツタケが分布し, 子実体の発生位置は1994年から調査されている (Narimatsu *et al.*

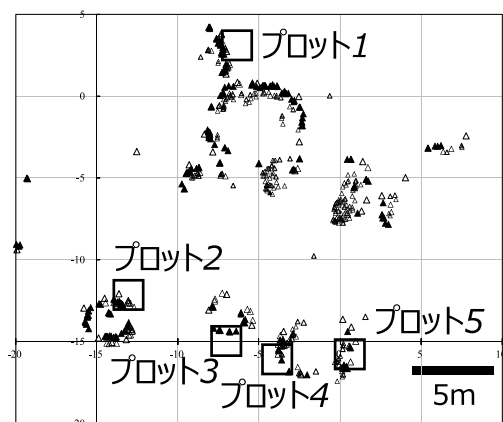


図3 調査プロットと子実体の位置

図中の▲は2010年 (直近の豊作年) の, △はそれ以外の年の子実体発生位置を示す。

2015)。斜面方位は南西、標高は約370 m、傾斜は約20°である。調査地最寄り(南東約10 km)の地域気象観測システム(アメダス)観測所(岩手県盛岡市好摩、北緯39度52分、東経141度10分、標高205 m)における年間平均気温は9.9 °C、年間平均降水量は1178 mm、最寒月平均気温は-2.6 °C(1月)、最暖月平均気温は22.9 °C(8月)である(気象庁2022)。

調査地のアカマツの樹齢は約90年、平均胸高直径は25.5 cm、平均立木密度は981 本/ha、平均胸高断面積合計は52.6 m²/haである。低木層ではマルバアオダモ(*Fraxinus sieboldiana*)が優占し、他にコナラ(*Quercus serrata*)、オオヤマザクラ(*Cerasus sargentii*)、アズキナシ(*Aria alnifolia*)などが出現する。

1.2 プロットの設定とA₀層の除去

土壌試料の採取や環境条件の測定を目的として、以下の理念に基づき、調査プロットを設定した：A₀層の除去とマツタケの菌糸伸長の関係を明らかにするためには、調査範囲にマツタケの菌糸密度が高い部分(活性菌根帯、小川1975)が含まれる必要がある。ここで、調査地におけるシロの進行速度の推定値は、7.6 cm/年である(Narimatsu *et al.* 2015)。そこで、活性菌根帯の幅を、子実体発生位置の前後10cm程度とみなし、直近の2016年の子実体発生地点を結ぶ線からシロの進行の逆方向に10 cm戻った地点に、上記の線と平行な線を引き、基準線とした(図2)。これにより、土壌試料の調査範囲(調査区、後述)にシロが伸入することが期待できる。

2017年5月に、マツタケの子実体が過去に集団的に発生した場所(シロ)を5か所選定し、それぞれプロット1~5とした(図3)。各プロットで、基準線を底辺とする1辺80 cm(水平距離)の範囲を試験区とした(図2)。各プロットの試験区には、A₀層の除去を行う処理区と、A₀層を除去しない無処理区を設けた。さらに処



図4 A₀層の除去

2016 年子実体発生地点を結ぶ線の前後 10cm は、「活性の高い部分」とみなし、L層のみを除去。それ以外はA層が露出するまで除去した。

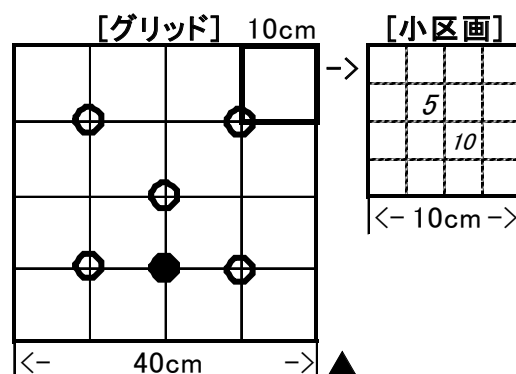


図5 試料採取位置と測定位置

実線は 10cm グリッド、点線は小区画。小区画中の数字は採取月の例。○は地温の、●は CO₂ と O₂ の、▲は圃場容水量(プロット 3 のみ)の測定位置をそれぞれ示す。

理区には、A₀層除去処理を5月に行う5月除去区と、11月に行う11月除去区を設定した。各除去区ではA₀層を除去し、A層を露出させた(図4)。ただし、活性菌根帯(2016年の子実体発生位置の前後10cm)はL層のみを除去した。除去後に堆積したリターは随時除去した。なお、処理時点のA₀層の厚さは38.2±21.6 mm(平均値±標準偏差, n=5)であった。

1.3 土壌試料の採取

菌糸の定量を目的に、土壌試料を採取した。各試験区(図2)中央部の1辺40 cm(水平距離)の範囲を調査区(図2)とした。各調査区の地表面に、目開き2.5 cmのナイロン製の網を固定し、10 cmグリッドを16個設定した(図5)。さらに各10 cmグリッドを2.5 cm四方の小区画に分割した(図5右上)。各グリッドで各調査日に1小区画から試料を採取することにより(例:図5右上の数字)、シロへの影響を抑えた。

試料(土壌)の採取は、各小区画の地表面(無処理区ではA₀層直下)から5 cmの深さまで、丸のみ(開口部10 mm、試料体積約3.5 mL、Pfeil tools, Langenthal, Swiss Confederation)を用いて行った。採取後の穴には現地で採取した同様の土壌を充填した。採取後の試料は保冷して実験室に持ち帰り、-20°Cで凍結して菌糸の定量(1.4参照)に供した。以上の採取は、2017年5月(5月除去区の処理直前、ただし11月除去区を除く)、同年10月、2018年5月、同年10月および2019年11月に行った。

1.4 土壌からのDNAの抽出とマツタケ菌糸の定量

土壌DNAの抽出はYamaguchi *et al.* (2016)の方法にしたがった。凍結乾燥された土壌試料に0.6%スキムミルクを含有した2%CTAB液650 μLを加え、65 °Cで1時間攪拌しながら溶解

後、750 μLのクロロホルム/イソアミルアルコール(24:1)で2回抽出し、上清を採取した。イソプロパノールでDNAを沈殿、乾燥後、滅菌水100 μLに溶解し、抽出試料とした。抽出試料を鋳型DNAとして、ライトサイクラー2.0(Roche, Basel, Swiss Confederation)を用いてqPCRを行い、菌糸重量を算出した。qPCRの条件および菌糸重量算出方法は、Yamaguchi *et al.* (2016)の方法にしたがった。

得られた菌糸重量を土壤試料の絶乾重量で除して菌糸密度を算出、プロット毎に平均して各調査月の代表値とし、解析に供した。また、qPCRでマツタケのDNAが増幅されたグリッドの数(出現グリッド数)をプロットごとに数え、無処理区との差や、2018年5月から2019年11月の変化率を算出した。ただし、2018年5月におけるマツタケDNA検出グリッド数が0の場合は(例えば5月除去区のプロット5、付表参照)、変化率を1.0とした。

1.5 子実体発生調査

2017年から2019年の9月と10月に、2~7日間隔で調査を行い、子実体発生本数をプロットごとに記録した。

1.6 環境条件の測定

1.6.1 地温の測定と解析

全調査区のグリッド交点の5点で地温を測定した(図5)。測定深度はA層表面から3 cm(無処理区ではA₀層直下から3 cm)、測定間隔は60分とした。測定と記録にはサーモレコーダーミニRT-32S(エスペックミック株式会社、愛知県)を用いた。センサーはRTH-3010(同)を用いた。

得られた値を処理・プロット毎に24時間で平均して、当該処理・プロットの日平均地温とした。この値を処理毎に5プロット間で平均し、当該処理の日平均地温とした。さらに、各処理で各

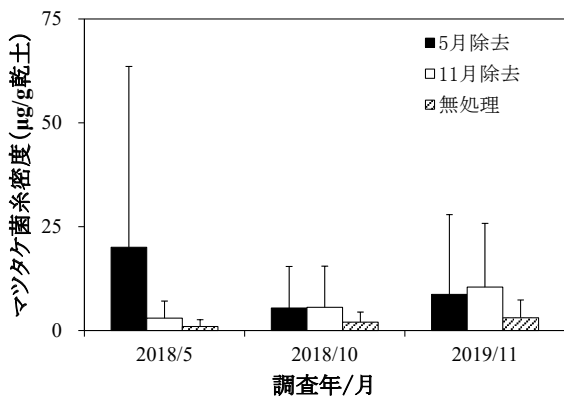
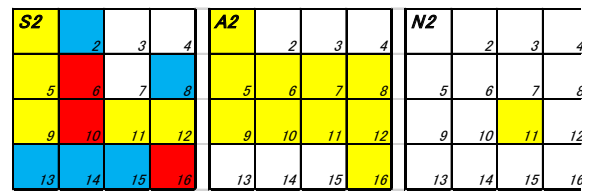


図6 マツタケ菌糸密度

各グリッドから採取した土壤試料中のマツタケの菌糸密度を、各処理・調査日で平均(n=5)。エラーバーは標準偏差。



0 <10 <100 >100 μg/g乾土

図7 マツタケ検出グリッドの分布(2019年11月) 各グリッドから採取した土壤試料中のマツタケの菌糸密度の例(各処理のプロットNo.2)。Sは5月除去区、Aは11月除去区、Nは無処理区を示す。

月ごとに日平均地温の平均値と標準偏差を求め、月標準偏差を月平均気温で除して変動係数を算出した。

処理が地温に及ぼす影響を明らかにするために、測定日毎に、5月除去区、11月除去区の日平均地温から同一プロットの無処理区の日平均地温を各々減じて、地温差を算出した。さらに、処理・プロット毎に、各測定日の日平均地温から5℃を減じて各処理・プロット・各測定日の有効地温とした。ただし、日平均地温が5℃未満の場合は、有効地温を0℃とした。有効地温を月毎に合算し、各処理・各プロット・各月の有効積算地温とした。

測定期間は2017年が6月~10月(5月除去区、無処理区)、2018年が5月~10月(5月除去区、無処理区)または6月~10月(11月除去区)、2019年が5月~10月(各処理共通)である。このうち、有効地温の算出には2018年と2019年のデータを用いた、また、前述のアメダスデータ(1.1参照)を用いて、平均気温と比較した。ただし、無処理区のプロット2の2018年5月と2018年6月は欠測があったため、当該期間における当該プロットのデータを解析から除外した。

1.6.2 土壌の圃場容水量(pF)の測定

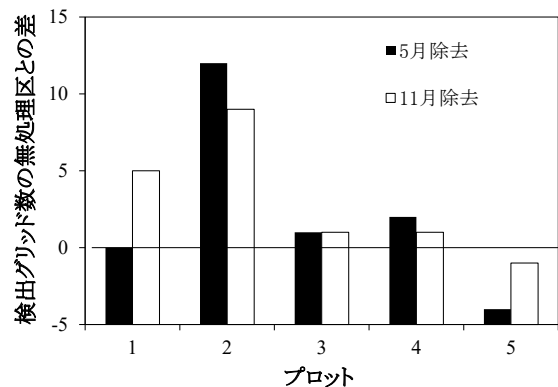


図8 マツタケ検出グリッド数の比較

2019年11月にマツタケのDNAが増幅されたグリッド数の処理区と無処理区との差を、処理、プロット毎に示す。

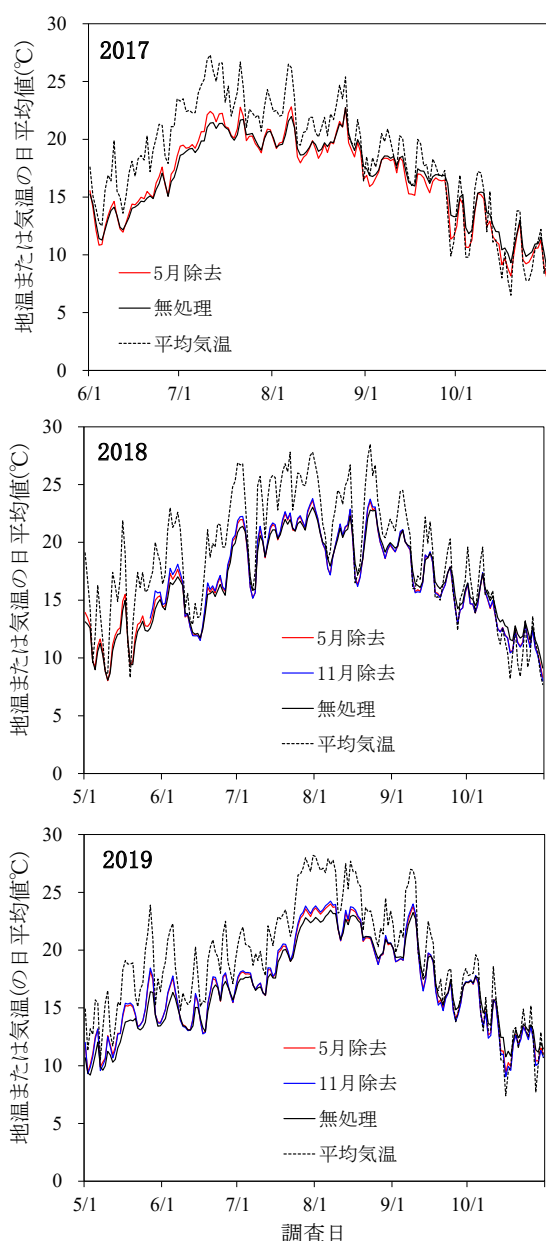


図9 地温と気温の推移

各処理の日平均地温 (n=5) を示す。平均気温は気象庁アメダスデータ(盛岡市好摩)を用いた。

土壌中の水分状態の指標値として、土壌A層のマトリックポテンシャルを測定した(図5▲)。測定には自記式テンシオメーターを用いた。センサー(SS-203A, ログ電子株式会社, 札幌市)は5月除去区と無処理区のプロット3の深さ5 cmに設置し、アルミ箱で遮光して、日射による昇温を避けた。測定は1時間毎に行い、測定値をデータロガー(D1土壌水分8A, 同前)に記録、pFに換算した。得られた値をプロットごとに24時間で平均して、当該プロットの日平均pFとした。測定期間は2018年が9月8日～11月19日、2019年が9月19日～11月19日である。また、前述のアメ

ダスデータ(1.1参照)を用いて、日積算降水量と比較した。なお、一般にpFは、その値が低いほど、菌類にとって水が利用しやすい状態であることを示す。

1.6.3 ガス濃度の測定

処理区と無処理区の各プロットで、 O_2 と CO_2 の濃度を6月～11月の各月に1回、測定した(図5)。測定高は地表面(処理区)、 A_0 層直下(無処理区)とした。また、プロット3近傍の高さ5cmで同様に測定し、大気中のガス濃度とした。測定には北川式ガス検知器を用いた。このうち検知管は CO_2 に126SFまたは126SG(光明理化学工業株式会社, 川崎市)を、 O_2 に159SA(同前)を、それぞれ用いた。また、ガス採取器はAP-20型(同前)を用いた。

1.6.4 土壌のC/N比の測定

2018年の10月に、5月除去区、11月除去区および無処理区の各プロット1か所、合計15か所から土壌を採取し、全炭素量と全窒素量を燃焼法にて測定した。測定にはスミグラフNCH-22F(株式会社住化分析センター, 大阪市)を用いた。得られた全炭素量を全窒素量で除し、C/N比を算出した。

1.6.5 データ解析

地温がマツタケの菌糸伸長に及ぼす影響を明らかにするために、各処理・各プロットにおける2018年5月から2019年11月のマツタケDNA検出グリッド数の変化率と、各処理各月・各プロットの有効積算地温の相関係数を算出した。

2. 結果

2.1 マツタケ菌糸密度の推移と分布

菌糸密度は無処理区が低い傾向を示した。2018年5月の各処理の平均菌糸密度は、5月除去区が $20.0 \pm 43.4 \mu\text{g}/\text{乾燥土壌} 1\text{g}$ 、11月除去区が $2.9 \pm 4.1 \mu\text{g}/\text{g}$ 、無処理区が $0.9 \pm 1.6 \mu\text{g}/\text{g}$ であった(図6)。また、2019年11月の各処理の平均菌糸密度は、5月除去区が $8.6 \pm 19.1 \mu\text{g}/\text{g}$ 、11月除去区が $10.4 \pm 15.3 \mu\text{g}/\text{g}$ 、無処理区が $3.0 \pm 4.3 \mu\text{g}/\text{g}$ であった。同一処理でもプロット間の差が大きく、処理間の有意差は認められなかった($p > 0.05$, t検定)。

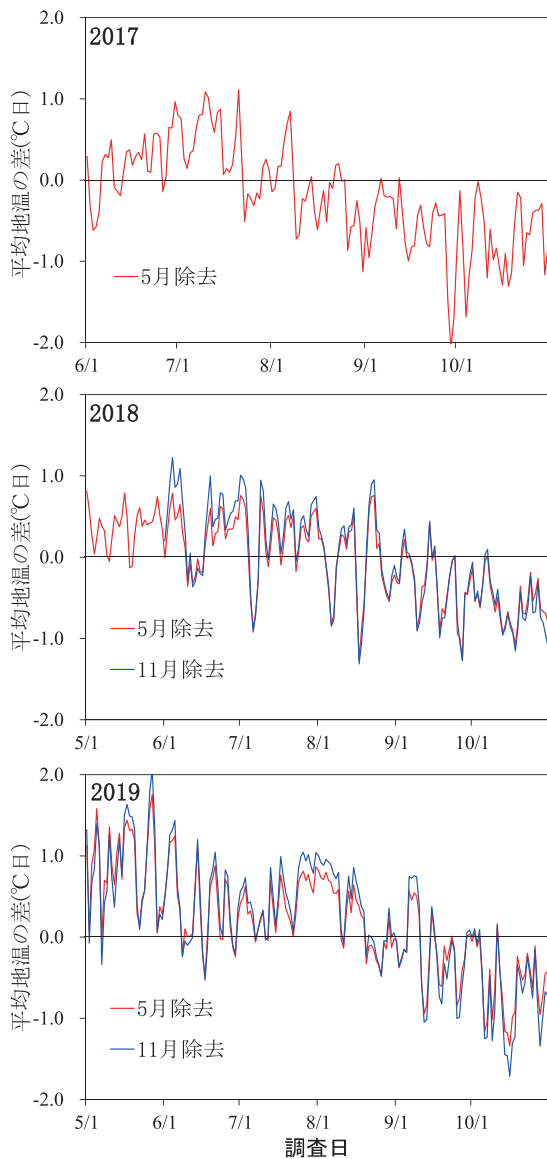


図 10 処理区と無処理区の平均地温差の推移
測定日毎に、5月除去区、11月除去区の各平均地温から無処理区の平均地温を減じた値を示す。

マツタケが検出されたグリッドの位置は、同一プロットでも調査日により異なった(図7, 付図)。一部のプロットでは(例えばA1, N1)、時間の経過に応じて、検出グリッドや菌糸密度の高いグリッドの位置が、シロの進行方向(付図の上方)に移動する様子が観察された。

マツタケの検出グリッド数は、処理区が無処理区より多かった。処理区と無処理区の検出グリッド数をプロット毎に比較した結果、2019年11月におけるマツタケ検出グリッド数は、5月除去区では5プロット中3プロットが、11月除去区では同4プロットが、それぞれ無処理区より多かった(図8)。検出グリッド数の2018年5月から2019年11月に掛けての変化率は、5月除去区と11月除

表 1 月積算有効地温の処理区と無処理区の差のプロット間平均値

月	5月除去区		11月除去区	
	平均値	標準偏差	平均値	標準偏差
5	13.7	± 11.7	33.9	± 8.1
6	6.3	± 12.2	7.3	± 9.1
7	7.1	± 16.0	11.5	± 12.4
8	-0.8	± 12.6	2.5	± 10.7
9	-9.7	± 10.5	-9.6	± 12.1
10	-18.2	± 15.1	-20.6	± 15.8

2018年と2019年の各測定日の日平均地温から5°Cを減じた値(有効地温、ただし日平均地温<5°Cの場合は0°C)の月間合計値(積算有効地温)を処理毎・プロット毎に算出。各除去区の値と同一プロットの無処理区の値の差を平均した(n=5)。

去区が2.83, 無処理区が0.75であった。

2.2 子実体の発生

2018年10月に、無処理区の5プロット中3プロットで子実体が発生した(付図の赤枠)。処理区ではいずれも子実体発生が見られなかった。

2.3 地温の推移

地温は気温より低め(図9)、かつ8月までは処理区が無処理区より高めに推移した(図10)。2018年の月平均地温は5月除去区で12.3±2.2 °C(5月)~20.8±2.2 °C(7月)、11月除去区で12.8±2.3 °C(10月)~20.9±2.1 °C(8月)、無処理区で11.8±2.0 °C(5月)~20.6±1.8 °C(8月)であり、8月が高く、5月と10月が同程度に低い傾向は、2019年も同様であった(図9)。

各月毎の有効積算地温は夏まで処理区で高かった。処理区の有効積算地温の無処理区との差は、5月除去区で-18.2 °C(10月)~13.7 °C(5月)、11月除去区で-20.6 °C(10月)~33.9 °C(5月)であり(表1)、有効積算地温が5月から7月の間に無処理区を上回る傾向が見られた。

地温の日変化は処理区が無処理区より大きく、変動係数の総平均値は5月除去区が0.33, 11月除去区が0.35であり、いずれも無処理区(0.31)より大きかった(p<0.05, t検定)。

2.4 圃場容水量の推移

pFは調査年や処理で挙動が異なった。2018年は5月除去区、無処理区ともにpFが約0.7で、調査期間中の変動は小さく、降雨に応じた変化も見られなかった(図11上)。一方、2019年は5月除去区が無処理区より大きく、降雨に応じて約2.5から0の間で変動した(図11下)。

2.5 ガス濃度の推移

CO₂濃度は、全期間を通して処理区が無処理区より低かった(図12上)。5月除去区の総平均CO₂濃度は486±81 ppm, 11月除去区の総平均CO₂濃度は499±105 ppmで、いずれも大気

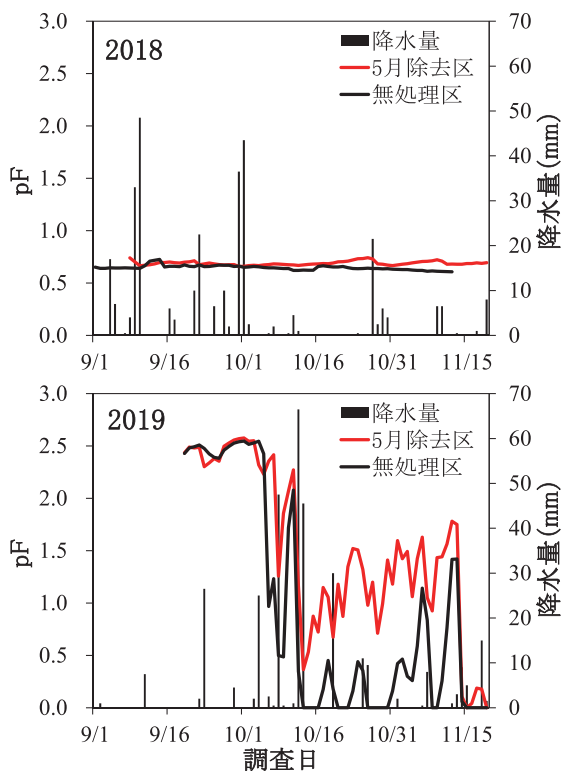


図 11 pF の推移(プロット 3)

5月除去区と無処理区のプロット3の土壌A層(深さ5cm)におけるpFと降水量(気象庁アメダスデータ, 盛岡市好摩)を示す。

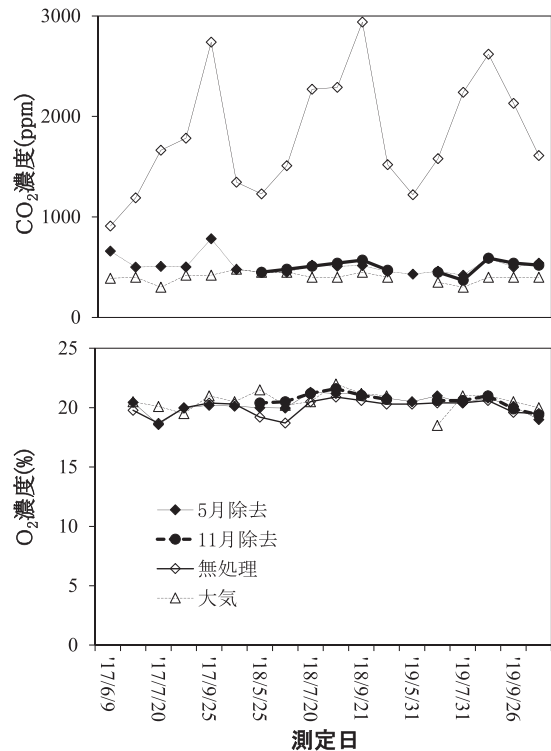


図 12 ガス濃度の推移

処理区と無処理区のプロットおよびプロット3近傍(大気)で、ガス濃度を6月~11月の各月に測定した。

400±42 ppmと同程度であったのに対し、無処理区は1930±1172 ppmと処理区より高かった($p < 0.01$, t 検定)一方、O₂濃度には処理間で差が見られず、期間を通じて約20%で推移した(図12下)。

2.6 C/N比

土壌試料の全炭素量と全窒素量は、無処理区でやや多い傾向がみられるものの、処理間で同程度であった(図13)。C/N比

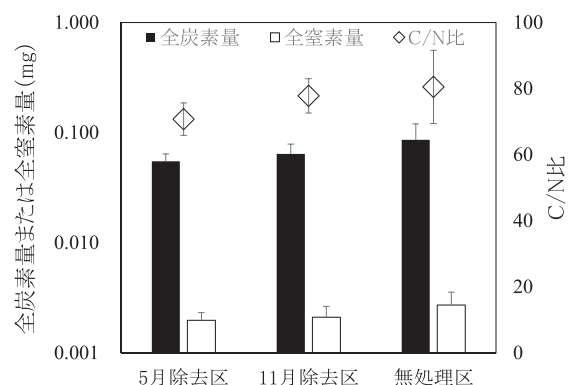


図 13 土壌試料の C/N 比の比較

2018年10月に処理区と無処理区のプロットから採取した土壌試料中の全炭素量、全窒素量およびC/N比の平均値($n=15$)と標準偏差を示す。

は5月除去区が 70.7 ± 4.9 , 11月除去区が 77.7 ± 5.1 , 無処理区が 80.4 ± 11.0 と, 無処理区がやや高い傾向が見られたものの, 差は有意ではなかった。

2.7 地温と菌糸密度の関係

地温の影響は夏季に見られた。マツタケ出現グリッド数の2018年5月から2019年11月の変化率と, 処理区の各月の有効積算地温との相関係数は, 6月~8月に高かった(図14)。ただし, 各月の相関係数の p 値はいずれも0.05以上であった。

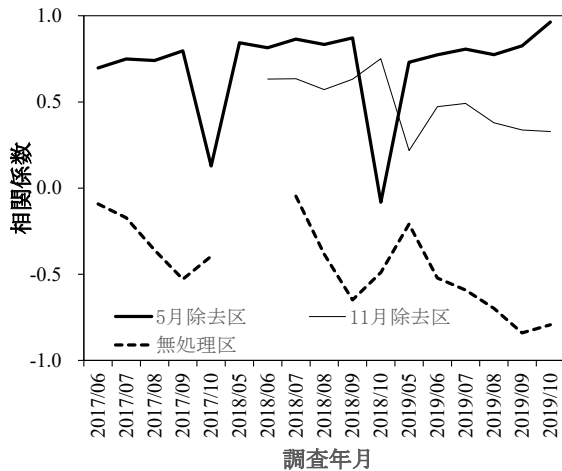


図14 マツタケ検出グリッド数の変化率と各月の有効積算地温の相関係数

各処理・各プロットにおける2018年5月から2019年11月のマツタケDNA検出グリッド数の変化率と, 各月・各プロットの有効積算地温の相関係数($n=5$)の推移を示す。(無処理区の2018年5月, 同年6月は気象データ欠測)

3. 考察

マツタケの菌糸伸長に適した土壌環境の形成手段の確立を目的として, A_0 層の遮蔽性に着目し, シロの直上および周辺で A_0 層を除去して, マツタケの菌糸密度や分布, 環境条件を無処理箇所と比較した。

3.1 A_0 層の除去が地温に及ぼす影響

処理区の地温は無処理区より高めに推移した。日本の寒冷地域のマツタケ発生林において, A_0 層の除去は地温の上昇に有効とされている(吉村2004, 長野県2016)。本研究の結果は既報の見解に支持される。

処理区と無処理区の地温や有効積算地温の差は, 夏季に高かった。森林土壌の A_0 層は, A層より空隙率や熱貫流抵抗値が高いため(稲葉1989), 大気と土壌の間の断熱層として機能する。本研究では夏季に気温が地温を上回ったため, 処理区での地温の上昇が夏季に卓越したと推察する。

処理区では, 無処理区より地温の変動が顕著であり, 既報(Kurokochi and Lian 2018)と同様であった。断熱層である A_0 層の消失により温度変化の緩衝能が損なわれ, 変動が増大したと考える。

3.2 A_0 層の除去がマツタケの菌糸密度に及ぼす影響

菌糸密度は処理区が高い傾向を示し, マツタケの検出グリッド数も無処理区より処理区が多かった。マツタケの菌糸伸長速度は温度に律速される(Narimatsu *et al.* 2015, Narimatsu *et al.* 2019)。また, 成松・山口(2018)は, シロの地温の上昇によりマツタケの菌糸の分布範囲が拡大することを, 上方開放型の簡易な温室(Open Top Chamber)を用いた野外実験で示した。今回見られたマツタケ検出グリッド数の増大, すなわち菌糸の分布範囲の拡大の理由も, A_0 層の除去により上昇した地温がマツタケの菌糸伸長を促進したことと推察する。

有効積算地温と検出グリッド数の増加率との相関係数は, 夏季に高い傾向を示した。本調査地で実施された先行研究において, マツタケの菌糸密度は4月から6月にかけて増大した(成松・山口 2018)。本研究で, 処理区での地温上昇は夏季に卓越したが(2.3参照), その時期がマツタケの菌糸伸長時期と重なったことにより, 処理区で菌糸伸長が促進された結果, A_0 層除去の効果が菌糸密度や検出グリッド数として顕れた可能性がある。

3.3 A_0 層の除去が土壌の物理的・化学的環境要因を介して菌糸密度に及ぼす影響

3.3.1 水分環境

pFの処理区と無処理区の差は2018年は不明瞭であった。2018年は測定期間中の降水頻度が高く, 土壌中の水分量が維持されたためと考える。一方, 2019年は2018年より降水頻度が低く, pFは処理区が無処理区より顕著に大きかった。マツタケの生育には乾燥した土壌が適することから(鳥越・塩見1984; 小川1991), 測定点数は少ないものの, A_0 層の除去により土壌の水分環境が菌糸伸長に適した状態になった可能性がある。

3.3.2 ガス濃度

CO_2 濃度は処理区で顕著に低下した。一般に菌類の生育は CO_2 濃度の影響を受け(Carlile *et al.* 2001), シイタケ(*Lentinula edodes*)では CO_2 濃度が60000 ppm以上(阿部2005), ヒラタケ(*Pleurotus ostreatus*)では300000 ppm以上(Zadrazil 1975)で菌糸伸長が抑制される。マツタケの菌糸伸長における至適 CO_2 濃度は不明であるが, A_0 層除去による CO_2 濃度の低下が菌糸伸長を促進した可能性がある。一方で, 本研究で観察された CO_2 濃度は最大で3000ppm程度と, シイタケやヒラタケにおける抑制

濃度 (Zadrazil 1975;阿部2005)より低く、かつヒラタケの菌糸伸長は50000~200000ppmのCO₂濃度で促進されることから(渡辺1984), A₀層除去によるCO₂濃度の低下と菌糸伸長の因果関係は不明である。

O₂濃度には処理間で差が見られなかった。測定に用いた検知管の測定精度(2%~24%)では差が検出できなかった可能性がある。O₂濃度もマツタケの菌糸伸長に影響を及ぼすことから(河越・伊藤2002), 今後の検討が必要である。

3.3.3 C/N比

C/N比は環境中の炭素, 窒素循環の指標であり, マツタケの菌糸伸長にも影響を及ぼす(川合・阿部1976)。A₀層はA層に対する窒素の供給源であるため, A₀層の除去によるC/N比の変化(Fan *et al.* 2020)が予測されたが, 本研究では処理間の差が認められなかった。伊藤ら(2019)は, 大型機械によるササの除去(地がき)跡地でC/N比を調査し, 地がきの影響は小さいと報告している。この地がきを本研究のA₀層除去と類似の処理とみなすと, 本研究の結果は既報(伊藤ら2019)と同様であった。

3.4 A₀層の除去が子実体発生に及ぼす影響

子実体発生は, 2018年に無処理区のみで見られた。シイタケの子実体発生量は菌糸量に関連し(篠田ら2005), 一般に温度変化は子実体形成の重要な契機の一つである(鈴木1979)。従って, 処理区で菌糸の密度や地温の変動係数が高かった点は, 子実体発生に有利に作用すると思われる。また, マツタケの子実体発生時期の至適pFは2.0程度とされるが(吉村2004), 2018年のA層のpFは, 処理区, 無処理区ともに0.7程度であった(2.4参照)。以上の知見は, A₀層の除去が子実体発生を促進する可能性を示唆する。一方で, マツタケの子実体はシロの表面から発生し(成松2007), シロの表面はA₀層の直下に位置するため(Yamaguchi *et al.* 2016), 既報(長野県2016)の指摘と同様に, A₀層の除去によるA層表面の乾燥が, 子実体形成を抑制した可能性がある。

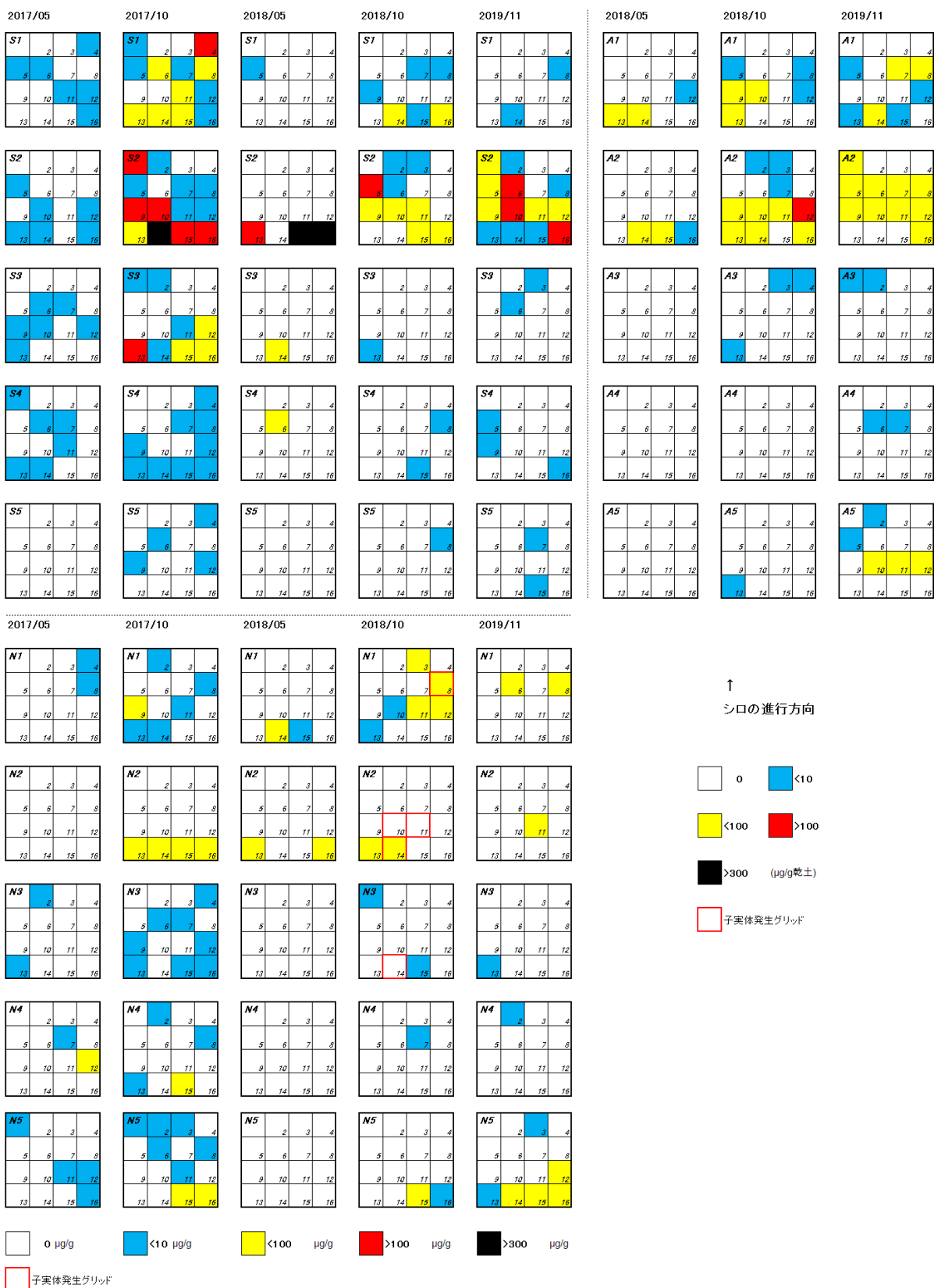
おわりに

マツタケのシロの直上および周辺でA₀層を除去して, マツタケの菌糸密度や分布, 環境条件を無処理箇所と比較した結果, マツタケの検出個所数は処理区が無処理区より多かった。夏季の有効積算地温やpFは処理区が高い一方で, CO₂濃度は処理区が低かったことから, A₀層の除去が, おそらくは夏のマツタケ菌糸伸長期の地温の上昇や, 土壤の乾燥化ならびにガス環境の改善を介してマツタケの菌糸伸長に貢献した可能性があるが, A₀層の除去による土壤の乾燥化が, 子実体発生を抑制した可能性がある。

引用文献

- 阿部正範(2005)菌床シイタケの安定生産に関する研究. 徳島県立農林水産総合技術センター森林林業研究所研究報告 4: 13-26.
- 有岡利幸(1997)松茸. 法政大学出版局. 東京
- Carlile, M., Watkinson, S. and Goodday, G. (2001) *The fungi*, Second edi. Academic Press, London, UK
- Fan, J., Luo, R., McConkey, B. and Ziadi, N. (2020) Effects of nitrogen deposition and litter layer management on soil CO₂, N₂O, and CH₄ emissions in a subtropical pine forestland. *Scientific reports* 10:8959.
- 藤田博美・小林藤雄・藤田徹・中村善剛・上家祐(2021)京丹波町試験地におけるマツタケのシロの拡大過程. 日本森林学会誌103:156-160.
- 浜田稔(1953)マツタケ. 自然8:56-64.
- 稲葉英男(1989)土壤の熱物性. 熱物性3:32-390.
- 伊藤江利子・橋本徹・相澤州平・古家直行・石橋聰(2019)地がきカンバ更新地における表層土壤の理化学性からみた地がき攪乱の残存状況. 森林総合研究所研究報告18:301-310
- 枯木熊人・川上喜章(1985)マツタケ菌感染苗によるシロの人工形成. 広島県林業試験場研究報告20:13-23.
- 河田弘(1989)森林土壌学概論. 博友社, 東京
- 河越幹男・伊藤嘉章(2002)標準気泡塔によるマツタケ菌糸の液体培養. 奈良工業高等専門学校研究紀要38:83-86.
- 川合正允・阿部重雄(1976)まつたけの培養に関する研究. 第1報. まつたけの栄養生長におよぼすC源およびN源の影響. 日本菌学会報17: 159-167.
- 気象庁(2022)アメダスデータ https://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/nml_amd_ym.php?prec_no=33&block_no=1032&year=&month=&day=&view= (2022年1月12日閲覧)
- Kurokochi, H. and Lian, C. (2018) Change in soil temperature and moisture content after removal of the A₀ layer in *Pinus densiflora* forest: A case study of a mountain where matsutake mushrooms (*Tricholoma matsutake*) grow. *Current trends in forest research* 2:4-11.
- Lian, C., Narimatsu, M., Nara, K. and Hogetsu, T. (2006) *Tricholoma matsutake* in a natural *Pinus densiflora* forest: correspondence between above- and below ground genets, association with multiple host trees and alteration of existing ectomycorrhizal communities. *New Phytologist* 171:825-836.
- 長野県特用林産振興会(2016)まつたけ増産のてびき. 改訂IV版.

- 成松眞樹(2007)アカマツ林内の環境的条件がマツタケ子実体の重量とサイズに及ぼす影響. 岩手県林業技術センター研究報告15:45–50.
- Narimatsu, M., Koiwa, T., Masaki, T., Sakamoto, Y., Ohmori, H. and Tawarayaya, K. (2015) Relationship between climate, expansion rate, and fruiting in fairy rings (“ shiro ”) of an ectomycorrhizal fungus *Tricholoma matsutake* in a *Pinus densiflora* forest. *Fungal Ecology* 15:18–28.
- 成松眞樹・山口宗義(2018)アカマツ林内のマツタケのシロへの加温が、マツタケの菌糸量、菌糸分布および子実体発生量に及ぼす影響. 岩手県林業技術センター研究報告26:11–19.
- Narimatsu, M., Koiwa, T., Sakamoto, Y., Natsume, S., Kurokochi, H., Lian, C., Nakajima, Y., Nakade, K., Yoshida, K. and Tawarayaya, K. (2016) Estimation of novel colony establishment and persistence of the ectomycorrhizal basidiomycete *Tricholoma matsutake* in a *Pinus densiflora* forest. *Fungal Ecology* 24:35–43.
- Narimatsu, M., Yamaguchi, M., Yamanaka, T., Giusi, S., Azuma, T., Tamai, Y., Fujita, T. and Kawai, M. (2019) Comparison of mycelial growth of different *Tricholoma matsutake* strains in soil medium at varying temperatures. *Asian Journal of Biotechnology and Bioresource Technology* 5:1–8.
- 農林水産省(2020)令和2年特用林産基礎資料
- 小川眞(1975)アカマツ林における菌根菌—マツタケ—の微生物生態学的研究Iマツタケのシロ. 国立林業試験場研究報告272:79–121.
- 小川眞(1977)アカマツ林における菌根菌—マツタケ—の微生物生態学的研究IV菌類社会におけるマツタケのシロ. 国立林業試験場研究報告297:59–104.
- 小川眞(1991)「マツタケ」の生物学, 補訂版. 築地書館. 東京
- 篠田茂・本間広之・松本則行・阿部一好・品田隆昭・武田綾子(2005)シイタケ菌床栽培における栽培管理技術の高度化試験—培地重量の違いが子実体の径級別収量に及ぼす影響について—. 新潟県森林研究所研究報告46:39–44.
- 鈴木彰(1979)同担子菌類の子実体原基形成に関与する環境要因. *日本菌学会報*22:253–265.
- 鈴木彰(1989)土壤微生物を制御する水, 空気, 温度, pH. (土壤微生物生態学. 堀越孝雄・二井一禎編, 朝倉書店, 東京) 20–36.
- 鳥越茂・塩見晋一(1984)マツタケシロの形成と環境. 兵庫県立林業試験場研究報告26:56–67.
- 東京都(2017)東京都中央卸売市場年報
- Vaario, L., Sah, P., Norisada, M., Narimatsu, M. and Matsushita, N. (2019) *Tricholoma matsutake* may take more nitrogen in the organic form than other ectomycorrhizal fungi for its sporocarp development: the isotopic evidence. *Mycorrhiza* 29:51–59.
- Yamada, A., Kanekawa, S. and Ohmasa, M. (1999) Ectomycorrhiza formation of *Tricholoma matsutake* on *Pinus densiflora*. *Mycoscience* 40:193–198.
- Yamaguchi, M., Narimatsu, M., Fujita, T., Kawai, M., Kobayashi, H., Ohta, A., Yamada, A., Matsushita, N., Neda, H., Shimokawa, T., Murata, H. (2016) A qPCR assay that specifically quantifies *Tricholoma matsutake* biomass in natural soil. *Mycorrhiza* 26:847–861.
- 山中高史(2012)マツタケ人工栽培技術開発に向けた研究. 森林総合研究所研究報告11:85–95.
- 吉村文彦(2004)ここまで来た! まつたけ栽培. トロント. 東京
- 渡辺和夫(1984)ヒラタケの菌糸生長に及ぼす二酸化炭素の影響. 奈良県林業試験場研究報告14:7–11.
- Zadrazil F. (1974) Influence of CO₂ concentration on the mycelium growth of three *Pleurotus* species. *European J. Appl. Microbiol.* 1:327–335.



付図 マツタケ DNA 検出グリッドの推移
 Sは5月除去区, Aは11月除去区, Nは無処理区を示す。