

輪作におけるアーバスキュラー菌根菌の動態と作物の 生育に関する研究

唐澤 敏彦*

I. 緒 言

1. 研究の背景と目的

異なる作物を同一耕地に一定の順序で繰り返し栽培することを輪作という。輪作には、1) 土壌有機物の供給・維持、2) 窒素の天然供給力の増大、3) 土壌の物理性の改善、4) 土壌養分の吸収域の拡大、5) 土壌養分のバランスの維持、6) 土壌の浸食防止、7) 土壌伝染性病害虫の抑制、8) 雑草の抑制、9) 労働力配分の均衡化、10) 土地利用率の向上、11) 危険分散などの効果があるといわれ(大久保, 1977)、畑作物は通常、各種作物を組み合わせた輪作の中で栽培される。輪作においては、前年に栽培する作物(前作物)の種類によって翌年の作物(後作物)の生育や収量が異なることから、適切な前作物と後作物を組み合わせる栽培することが重要となる(KARLEN et al., 1994)。

これまで、この前作物の違いによる後作物の生育差(前作効果)を生む要因に関しては、異なる前作物の栽培による、1) 土壌水分の有効性の違い(KARLEN and SHARPLEY, 1994)、2) 土壌養分の有効性の違い(BURLE et al., 1997)、3) 病害虫密度の違い(FRANCIS et al., 1986)、4) アレロパシー物質の有無(LIEBMAN and DYCK, 1993)、5) 土壌の物理性の違い(有原ら, 1991)、6) 土壌の生物性の違い(KARLEN et al., 1994)などが報告されている。しかし、実際には、これらの要因では説明できない事象も多く、また、年次や場所によっても前作効果の現れ方が異なることから(北海道農業フロンティア研究会, 1991; PARE et al., 1992)、適切な輪作順序を理論的に決めることは今日の段階では困難とされている。そして、前作効果の未解明の要因と年次や場所による変動の原因を解明することが求められている。

半乾燥地帯の輪作では、長期休閑によって後作物

の生育が抑制される例が知られており、その原因として土壌中のアーバスキュラー菌根菌(AM菌)密度の低下が挙げられている(THOMPSON, 1994a)。AM菌は植物の根に共生してそのリン吸収を促進する糸状菌であり、一部の非宿主作物を除く多くの作物がその宿主とされる(SMITH and READ, 1997)。AM菌はその生存と増殖に宿主植物を必要とする絶対共生菌であり、休閑のほか非宿主作物の作付けによっても減少することから、非宿主作物の栽培も後作物の生育を低下させる可能性が考えられる(THOMPSON, 1991)。しかし、長期休閑(18ヶ月)よりも期間が短い前作物の栽培(北海道では2~6ヶ月)が、AM菌の増減を介して後作物の生育に影響することは証明されていない。

本研究においては、各種前作物の栽培が後作物の生育に及ぼす影響とその原因についてAM菌動態の面から解析し、長期休閑を含まない一般的な輪作においても、前作効果を生む一つの要因が前作物の違いによるAM菌密度の差であることを解明しようとした。また、気象条件(土壌水分ならびに地温)と土壌条件(リン肥沃度と土壌の種類)を変えて前作効果を比較し、年次や場所によって前作効果の現れ方が異なる原因の究明を試みた。さらに、非宿主作物の栽培によってAM菌密度が低下した圃場において、後作物のAM菌感染率と生育を改善するための方策を提案することを目的として、緑肥作物を用いた土着AM菌の増殖法を検討した。

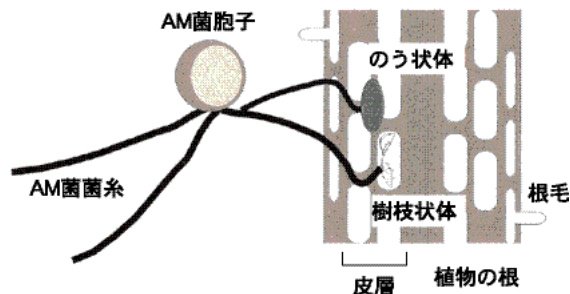
2. 既往の関連研究と本研究の展開方向

1) アーバスキュラー菌根菌の生態と機能

植物の根と特定の菌が共生関係にあることは古くから知られ、この共生関係にある菌と根を合わせて菌根と呼ぶ。そして、菌根菌は、菌根を形成する菌類の総称である。菌根菌は、アーバスキュラー菌根菌(AM菌)、外生菌根菌とその他の菌根菌(エリコイド菌根菌、アープトイド菌根菌、モントロポイド菌根菌などツツジ目のみと共生する菌根菌とラン科

に共生するオーキドイド菌根菌)に分類される(岡部, 1997)。このうち、畑作物の生育に関与すると考えられている菌根菌は、接合菌類のAM菌だけである。AM菌は、アーバスキュラー菌根と呼ばれる共生関係のみを形成し、きわめて腐生能の低い絶対共生菌に位置づけられている(SMITH and READ, 1997)。また、AM菌の宿主特異性は非常に低く、コケ植物から被子植物まで多くの植物と共生することが示されている(岡部, 1997)。そして、畑作物の多くもAM菌の宿主作物である。しかし一方、アブラナ科やアカザ科などの一部の作物はAM菌と共生しない非宿主作物であることも示されている(PLENCHETTE et al., 1983; TESTER et al., 1987; THOMPSON and WILDERMUTH, 1989; BECARD and PICHÉ, 1990)。

土壌中のAM菌の胞子は、適度な温度と水分が与えられると発芽して、菌糸を伸ばす。菌糸は、胞子に蓄えられた養分を利用して土壌中を伸長し、宿主植物の根と出会うとその中に侵入して、根の内部にのう状体や樹枝状体と呼ばれる器官を形成する(第1図)。このうち、樹枝状体(アーバスキュル)は、



第1図 AM菌と作物の根の共生関係

本菌の共生によって必ず形成されることから、本菌がアーバスキュラー菌根菌と呼ばれるようになった(SMITH and READ, 1997)。根に入ったAM菌は、根の外部、すなわち土壌中へも菌糸を伸ばすことが知られている。そして、宿主植物の生長がとまるころ、根から新しい菌糸が伸び、胞子が形成される(小川, 1991)。この胞子のほか、AM菌が感染した植物根やAM菌の菌糸が感染源となり(TOMMERUP and ABBOTT, 1981; BIERMANN and LINDERMAN, 1983)、温度や水分の条件が整った時に、作物への共生が再び始まる。

AM菌は、土壌中へ菌糸を伸長させることによっ

て、宿主植物の養分吸収域を拡大することが知られている(SMITH and READ, 1997)。すなわち、AM菌の共生によって植物の養分吸収が促進される。この効果は、土壌中で動きにくい養分で顕著に現れるとされ、これまでに、リン吸収の促進(SANDERS and TINKER, 1971; SANDERS and TINKER, 1973)がAM菌の効果としては最も良く報告されている。その他、亜鉛(EVANS and MILLER, 1988)や銅(DAFT et al., 1975)などの吸収促進についても報告がある。一方で、AM菌は宿主作物から光合成産物を受け取り、エネルギー源、炭素源として利用している。このリンをはじめとするAM菌からの無機養分と宿主作物からの光合成産物の物質交換は、樹枝状体で行われると考えられている(SMITH and READ, 1997)。

2) 前作物が後作物の生育に及ぼす影響

輪作の最小単位は前作物と後作物の組み合わせである。この前作物と後作物の組み合わせ(前後作の組み合わせ)においては、前作物の種類が後作物の生育・収量に影響を及ぼすことが古くから知られている(大久保, 1977)。北海道においても、前作物の種類が後作物の収量に及ぼす影響について調べられ、前作物の種類によって後作物の収量が大きく異なる例が示された(尾崎, 1969)。しかしながら、前作効果は年次や場所によって現れ方が異なるため(北海道農業フロンティア研究会, 1991; PARE et al., 1992)、せっかく多くの作物を用いて前後作の組み合わせ試験を行なっても、その結果がいずれの圃場や年次にも適用できるか否かについては定かではない。そこで、前作効果の主な要因を解明し、その環境条件による変動を明らかにすることが、それぞれの圃場に適した前後作の組み合わせや作付順序を決定するために重要であると考えられる。

これまで、前作効果を生む要因にとして、1) 土壌水分の有効性(KARLEN and SHARPLEY, 1994)、2) 養分の有効性(BURLE et al., 1997)、3) 病害虫密度(FRANCIS et al., 1986)、4) アレロパシー物質の有無(LIEBMAN and DYCK, 1993)、5) 土壌の物理性(有原, 1991)、6) 土壌の生物性(KARLEN et al., 1994)などが前作物の種類によって異なることが報告されている。しかしながら、これらの要因では説明のつかない事象も数多く知られている。例えば、北海道でしばしば観察されてきたテンサイを栽培した跡地でのダイズやスイートコーンの生育抑制は、上述の

要因では説明できない(西入ら, 1981)。また, 前年にダイズを栽培することによる後作トウモロコシの生育促進効果が, 窒素を多量に施肥した条件でも認められることから, 輪作へのダイズの導入効果は, 従来言われている窒素肥沃度の改善(PARE et al., 1992)のみによるものではないと考えられる。すなわち, 前作効果には, 未解明の要因が残されていることが明らかである。

一方, 半乾燥地帯の輪作では, 長期休閑後の作物生育の抑制は, 土壌中の AM 菌密度の低下で説明されている(THOMPSON, 1994a)。AM 菌は絶対共生菌であり, 長期休閑による宿主の不在によって密度が低下する。AM 菌は多くの作物と共生して, そのリン吸収を促進する共生微生物であるため(GERDEMANN, 1968), AM 菌密度の低下によって長期休閑後の作物の AM 菌感染率が低下して, そのリン吸収や生育が抑制されたと解釈された。

作物の中には, AM 菌と共生しない非宿主作物もあることが知られ, 長期休閑だけでなく非宿主作物の作付けによっても AM 菌が減少することから(BLACK and TINKER, 1979; OCAMPO et al., 1980), 非宿主作物の栽培も後作物の生育を低下させる可能性が考えられる(THOMPSON, 1991)。しかし, 実際には, AM 菌の宿主作物と非宿主作物の後で作物の収量を比較した場合, アマ(*linseed*; *Linum usitatissimum* L.)では, AM 菌密度が高く, AM 菌感染率も高かった宿主作物の後で収量が高い(THOMPSON, 1991)と報告されている一方で, オオムギ(*Hordeum vulgare* L.)の収量には前作物の影響が認められず, むしろ AM 菌感染率が低い非宿主作物跡地で高い傾向にあった(BLACK and TINKER, 1979)。すなわち, 長期休閑を含まない輪作においては, 土壌中の AM 菌密度の変化が前作効果の主要因であるかどうかは明らかにされていない。いいかえれば, 長期休閑(18 ヶ月)よりも期間が短い前作物の栽培(北海道では2~6 ヶ月)が, AM 菌の増減を介して後作物の生育に影響することは証明されていない。

3) AM 菌の效果に影響を及ぼす環境要因

これまでに, AM 菌による作物の生育促進効果は, 土壌の生物的, 物理的, 化学的な性質など各種の環境要因によって左右されることが示されてきた。

先に示した通り, AM 菌の接種による効果は, 主に作物のリン吸収の促進によるものである(GIL-

MORE, 1971; ABBOTT and ROBSON, 1977)。そこで, 土壌のリン肥沃度が, AM 菌の效果に影響を及ぼすことが予想される。実際, AM 菌の接種試験では, AM 菌の效果は土壌のリン肥沃度が低い場合に大きく, リン肥沃度の高い土壌では認められない(DAFT and NICOLSON, 1966; THOMSON et al., 1986)。そして, AM 菌の孢子発芽や菌糸伸長には土壌溶液中のリン濃度が影響しないものの(小林, 1988), AM 菌の感染は土壌のリン肥沃度の増加に伴って低下し(TAWARAYA et al., 1994a; MARTENSSON, 1994; HAMEL et al., 1996), この感染率の低下には, 土壌中のリン濃度ではなく植物根中のリン濃度が関与していることが解明されている(俵谷と斎藤, 1993; TAWARAYA et al., 1994a; TAWARAYA et al., 1994b; TAWARAYA and SAITO, 1994)。そこで, AM 菌感染率が高まりにくく, また, 作物も AM 菌に依存せずにリンを吸収できるリン肥沃度が高い条件では, AM 菌の効果が小さいと考えられる。一方, リン肥沃度が非常に低い場合には, AM 菌の接種効果が認められなかったことから(BOLAN et al., 1984), AM 菌の效果を得るためには少量のリンは必要である。また, リン肥沃度が非常に高い条件では, AM 菌の感染によって作物の生育が抑制される例も観察されている(JOHNSON, 1998)。

土壌 pH によって優占する AM 菌の種類が異なり(CLARK, 1997), AM 菌の孢子発芽(DANIELS and TRAPPE, 1980), AM 菌の感染(HABTE and SOEDARJO, 1995), AM 菌の接種による作物生育の改善効果(GRAW, 1979; HABTE and SOEDARJO, 1995)にも土壌 pH が影響を及ぼす。また, 土壌の種類によって土着 AM 菌の密度や作物の AM 菌感染率が異なり(JOHNSON et al., 1991; KHALIL et al., 1992; TALUKDAR and GERMIDA, 1993; BRUNDRETT et al., 1996; HAMEL et al., 1997), AM 菌の接種効果にも土壌間差があることが知られている(HAMEL et al., 1997; KARAGIANNIDIS and HADJISAVVA-ZINOVIADI, 1998)。一方, 有機物の施用に関しては, 作物の AM 菌感染率を高め, 土壌中の AM 菌密度を増加させる(KABIR et al., 1997; MILLER and JACKSON, 1998; MUTHUKUMAR and UDAIYAN, 2000)という報告と, 逆に感染率や密度を低下させる(TARKALSON et al., 1998; KHALIL et al., 1992)という報告がある。また, 窒素肥料の種類や施用量によっても AM 菌感染率が異なる場合がある(BROWN et al., 1981)。この他, 耕起(ENTRY et

al., 1996; KABIR et al., 1997; MCGONIGLE et al., 1999), 栽植密度(BAATH and HAYMAN, 1984), 農薬(GARCIA-ROMERA et al., 1988; GNEKOW and MARSCHNER, 1989)などの圃場管理の方法やそれによる様々な土壌条件の違いによって、土壌中の AM 菌密度や作物の AM 菌感染率、AM 菌の効果が異なることが報告されている。

気象要因の中では、温度条件も AM 菌に影響を及ぼし、低温条件では胞子の発芽(小林, 1988)、菌糸の伸長(SCHENK and SCHRODER, 1974)や植物への感染(BAON et al., 1994; SMITH and RONCADORI, 1986)が抑制される。また、AM 菌の接種効果も低地温では認められないことがある(SMITH and RONCADORI, 1986)。一方、高温条件でも胞子発芽(小林, 1988)や AM 菌感染率(VOLKMAR and WOODBURY, 1988)が低下し、その温度は AM 菌の種類や作物の種類によって異なることから、AM 菌の種類や作物種ごとに感染や生育促進に好適な温度があると考えられる。また、土壌水分についても、AM 菌感染(OSONUBI, 1994; RUIZ-LOZANO and AZCON, 1995)や AM 菌の接種による生育促進効果(ELLIS et al., 1985; SYLVIA et al., 1993)に影響を及ぼすことが明らかにされている。そこで、先に示した土壌条件や圃場管理法とともに気象条件も AM 菌の動態や作物への効果に影響を及ぼすと考えられる。

4) 緑肥作物の導入の意義

植物体を腐らせずに、そのまま土壌中にすき込んで分解させ、直接または間接に作物に養分を供給することを目的として栽培する作物を緑肥という。これまで、緑肥作物としては、マメ科のレンゲ、クローバ、ルーピン、カウピー、エンドウ、ソラマメ、青刈りダイズ、ベッチ類や、非マメ科作物の青刈りエンバク、青刈りライムギ、青刈りトウモロコシ、ナタネなどが利用されてきた。緑肥中の肥料成分は、種類や刈り取り時期などによって異なるが、全窒素 0.4 ~ 0.6%, 全リン酸 0.1 ~ 0.3%, 全カリウム 0.2 ~ 0.5% 程度であり、開花時期の前後は窒素に富んでいるので、刈り取りの適期とされる(山添, 1987)。緑肥作物の導入効果は、主に、有機物の還元による土壌の理化学性の改善に起因することが報告されており(渡辺, 1989; 香西と川根, 1995)、特に窒素肥沃度を高めるのに効果的であるとされる(LADHA et al., 2000; SAINJU et al., 2000; TIAN et al., 2000)。そ

して、北海道においても、緑肥窒素の無機化過程について研究が進められ、緑肥の窒素源としての評価がなされてきた(今野と菊池, 1992; 今野と菊池, 1996; 今野ら, 1996)。

緑肥は導入方法によって、1 年間、収穫を目的とする主作物を休んで栽培する休閑緑肥のほかに、栽培期間が短い作物の収穫後に栽培する後作緑肥や主作物の畦間に緑肥を栽培する間作緑肥に分類される(橋爪, 1995)。そこで、輪作体系に合わせて導入方法や作物種を選ぶことにより、緑肥作物を多くの場面で利用できると考えられる。

先に示した通り、緑肥導入の主な目的は、後作物に養分を供給することである。しかしながら、近年では、有機物の還元による土壌の理化学性の改善効果の他にも、緑肥作物のもつ様々な効果が明らかにされつつある。これまでに、野菜の栽培跡地への緑肥導入による硝酸態窒素の地下水への流亡の軽減(JACKSON, 2000)のほか、緑肥作物の導入による病害(ABAWI and WIDMER, 2000)や線虫害(ABAWI and WIDMER, 2000; 橋爪, 1995)の軽減について解明されつつある。

5) 本研究の展開方向

まず、「前作物の種類が後作物の生育に及ぼす影響」においては、前作効果を生む要因のうち、未解明の要因を明らかにするために、前作物の種類が後作トウモロコシの生育と収量に及ぼす影響を検討する。そして、トウモロコシでみられる前作効果に対する AM 菌動態の関与の有無を明らかにする。また、トウモロコシ以外の各種の後作物を用いて前作効果を検定し、後作物の種類による前作効果の違いについて解析する。

「前作効果に影響を及ぼす環境要因の解明」では、前作効果が年次や場所によって変動する原因を明らかにするために、本章で解明された AM 菌がかわる前作効果に対する環境要因の影響について解析する。北海道の気象条件の中では、降水量と温度が、畑作物の生育を規定する重要な要因とされていることから、まず、土壌水分と地温を変えて前作効果を検定し、前作効果の現れ方に対するこれらの要因の影響を解明する。また、AM 菌の効果は土壌条件によっても異なることから、この前作効果が認められる土壌条件を明らかにするために、土壌のリン肥沃度と土壌の種類の影響を解析する。

そして、「緑肥導入による後作物のAM菌感染・生育の改善」では、AM菌の非宿主作物を栽培して、土壤中のAM菌密度が低下した場合に、翌年に栽培する後作物の生育を改善する方策を構築するために、従来、土壌の理化学性の改善に用いられてきた緑肥作物がAM菌を増殖する能力を評価し、AM菌密度の改善という新たな目的での緑肥の利用法を開発する。これにより、非宿主作物の栽培跡地における後作物の生育改善法を提案し、緑肥を導入した効果的な作付体系の構築の可能性を明らかにする。

最後に、「総合論議」では、AM菌を生かした理想的な輪作体系の構築に関して、前作効果を生む要因と環境条件の影響ならびに緑肥作物の導入の意義を踏まえて総合的に検討する。

・ 前作物の種類が後作物の生育に及ぼす影響

輪作においては、同じ作物の組み合わせでも、栽培する順番（作付順序）が異なれば、各作物の生育や収量が同じになるとは限らない。効率よく輪作順序を決定するためには、前作効果を生む要因の中で未解明なものを明らかにすることが必要とされていることから、各種前作物の栽培が後作トウモロコシの生育に及ぼす影響とその原因を解明することを目的とする。また、トウモロコシ以外の各種後作物への前作物の影響についても検討する。

1. 各種作物の栽培が後作トウモロコシの生育に及ぼす影響

1) はじめに

多くの畑作物が栽培されている北海道においては、作物の多収を安定的に実現するためには、輪作が必要であると考えられてきた。輪作においては、前作物の種類によって後作物の生育・収量が異なることから、前作効果の主な要因を明らかにして、適切な前作物と後作物を組み合わせで輪作を行なうことが重要となる。本研究では、前作物の種類がトウモロコシの生育・収量に及ぼす影響とその原因を解明するために、北海道で栽培される各種の畑作物を収穫した跡地にトウモロコシを栽培し、その生育ならびに収量を調べた。

2) 実験方法

(1) 前作物の栽培

前年に栽培する作物の種類が、後作トウモロコシに及ぼす影響を明らかにするために、1990-1991年、1991-1992年の2回にわたり、圃場試験を行なった。試験は、北海道農業試験場（現北海道農業研究センター）の下層台地多湿黒ボク土圃場にて行なった。試験に先立ち、圃場にはエンバク（*Avena sativa* L.）を均一に栽培した。2回の試験の各1年目には、トウモロコシの前作物として、ヒマワリ（*Helianthus annuus* L.）「DO 707」、トウモロコシ（*Zea mays* L.）「オカホマレ」、ダイズ（*Glycine max* Merr.）「キタホマレ」、パレイショ（*Solanum tuberosum* L.）「男爵薯」、春まきコムギ（*Triticum aestivum* L.）「ハルコタカ」、ナタネ（*Brassica napus* L.）「タイセツナタネ」ならびにテンサイ（*Beta vulgaris* L.）「モノホマレ」を栽培した。なお、1991年に前作物を栽培した2回目の試験では、ナタネのかわりにキャベツ（*Brassica oleracea* L.）「札幌大球」を栽培した。また、両試験とも前作物を栽培しない無作付け区を設けた。試験は各5×5mの区画で、3反復にて行なった。

1990年は5月14、15日に、1991年には5月10、11日に各前作物を播種した。1990年には、各前作物を栽培する区ならびに無作付け区に一律に、ha当たり100 kg N、100 kg K₂O、100 kg P₂O₅となるように尿素、硫酸カリウム、過リン酸石灰を施肥した。一方、1991年には、ha当たり150 kg N（尿素）、150 kg K₂O（硫酸カリウム）となるように各前作物への施肥を行ない、それぞれの前作物ごとに過リン酸石灰を施用する区（200 kg P₂O₅ ha⁻¹）ならびに無施用の区を設けた。各作物とも、収穫期に地上部をすべて圃場外に持ち出した。また、パレイショとテンサイについては、地下部も収穫して圃場外に持ち出した。なお、本試験では、前作物の種類によらず施肥量を一定とし、その収穫残さを圃場外に持ち出したことから、土壌中の養分含量の影響が現れにくい条件で前作効果を調査したと考えられる。

(2) 後作トウモロコシの栽培

1991、1992年とも、各前作物の栽培跡地は後作トウモロコシの播種時期まで耕起しなかった。1991年には5月10日、1992年には5月11日にトウモロコシ「オカホマレ」を播種した。トウモロコシには、ha当たり150 kg N（尿素）、150 kg K₂O（硫酸カリ

ウム)の施肥を一律に行ない、各作物跡地ごとに $200 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \text{ ha}^{-1}$ の過リン酸石灰施用区とリン酸無施用区を設けた。なお、1991-1992年の試験では、前作物に $200 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \text{ ha}^{-1}$ のリン酸を施用した区ではトウモロコシにも $200 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \text{ ha}^{-1}$ のリン酸を施用し、前作物にリン酸を施用しなかった区ではトウモロコシもリン酸無施用で栽培した。両年とも、トウモロコシの栽植密度は $63,000 \text{ 本 ha}^{-1}$ とした。5葉期のトウモロコシの生育を調べるために、1991年には播種55日、1992年には播種58日目の作物体を採取した。また、収穫期には子実収量を調査した。

(3) 土壌ならびに作物体の分析

各前作物を収穫した後、表層(0~15 cm深)の土壌を採取し、各作物跡地土壌の有効態リンをトルオーグ法により決定した(Truog, 1930)。また、1991年にはトウモロコシを播種する前に、各作物跡地土壌の貫入抵抗を、0~60 cmの範囲で深さごとに測定した。

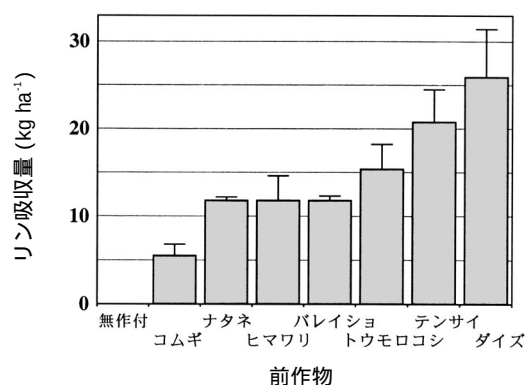
収穫時期の各前作物と播種55日または58日目のトウモロコシの地上部を70℃で通風乾燥し、乾物重を測定した。植物試料は、粉碎した後、過酸化水素水を加えた濃硫酸中で分解した(水野と南, 1980)。分解液中のリン濃度は、バナドモリブデン酸法により比色定量した(MURPHY and RILEY, 1962)。

(4) AM菌感染率の測定

1992年には、播種58日目に、トウモロコシの株元から20 cm立方の範囲に含まれる根を採取し、流水中で丁寧に洗った。根は、約1 cm長に切り、100に加熱した 100 g L^{-1} のKOH溶液にて処理した。45分後、根を水洗し、 500 mg L^{-1} のトリパンブルーを加えたラクトグリセロール溶液中で100、30分間、染色した(Phillips and Hayman, 1970)。染色した根のAM菌感染率は、格子交点法により決定した(Gioannetti and Mosse, 1980)。なお、格子交点法とは、格子付きシャーレに染色根を均一に並べ、実体顕微鏡でシャーレ上の格子線と根が交差した点における感染の有無を100点以上について調べ、総交点数に占める感染している交点数から感染率を算出する方法である。

3) 結果

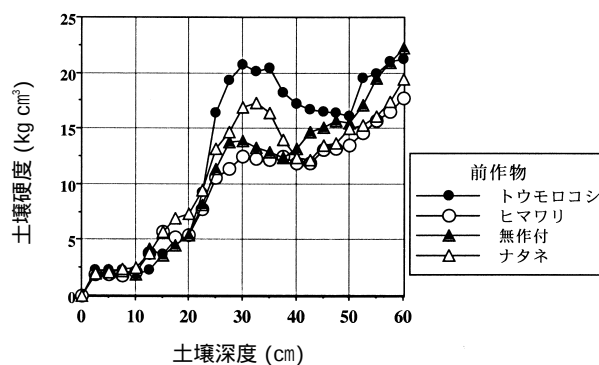
1990年、前作物のリン吸収量は、作物の種類に



第2図 前作物のリン吸収量(前作物によるリンの持ち出し量)(1990)
エラーバーは標準誤差を示す。

よって大きく異なった(第2図)。ダイズやテンサイのリン吸収量が 20 kg P ha^{-1} 以上であったのに対し、コムギ栽培区や無作付け区では、前作物のリン吸収量は 10 kg P ha^{-1} 以下であった。しかしながら、各前作物を収穫した跡地土壌の有効態リン(トルオーグ法)には、差が認められなかった($52.8 \pm 2.01 \text{ mg P kg}^{-1}$)。

1991年のトウモロコシ播種時における貫入抵抗値は、前年にトウモロコシを栽培した区の25~45 cm深でやや大きい傾向が認められた。しかしなが



第3図 各前作物跡地(後作トウモロコシの播種時)における土壌深度別の土壌硬度(1991)

ら、ほとんどの前作物は、土壌硬度に大きな影響を及ぼさなかった(第3図)。

後作トウモロコシの生育は、前作物の種類によって大きく異なった(写真1)。トウモロコシの5葉期における地上部乾物重は、ヒマワリ、トウモロコシ、ダイズならびにバレイショ後で優れ、ナタネ、無作付け、テンサイと春まきコムギ後で劣った(第4図)。この前作物の違いによる生育差は、 $200 \text{ kg P}_2\text{O}_5 \text{ ha}^{-1}$

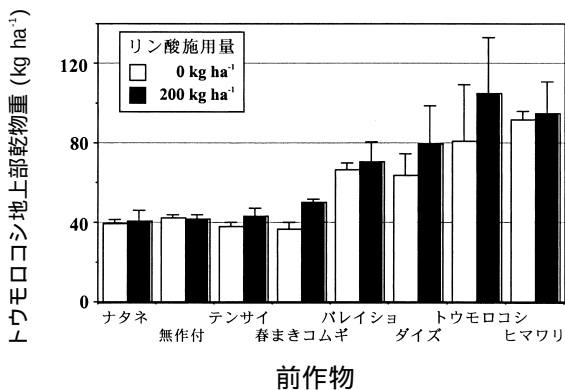


ナタネ後



ヒマワリ後

写真1 ナタネ後とヒマワリ後のトウモロコシの生育（播種64日後）



第4図 前作物が後作トウモロコシの播種55日目（5葉期）の地上部乾物重に及ぼす影響（1991）
エラーバーは標準誤差を示す。

のリン酸を施肥した区でも認められた。また、ナタネ、無作付け、テンサイ跡地に栽培したトウモロコシには、生育初期にリン欠乏症状が認められ、この症状はリン酸施用区でも認められた。

1991年（第5図）ならびに1992年（第6図）のトウモロコシの子実収量もまた、前作物の種類によって大きく異なっていた。トウモロコシの子実収量は、ヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、パレイシヨ、春まきコムギ後で高く、ナタネまたはキャベツ、テ

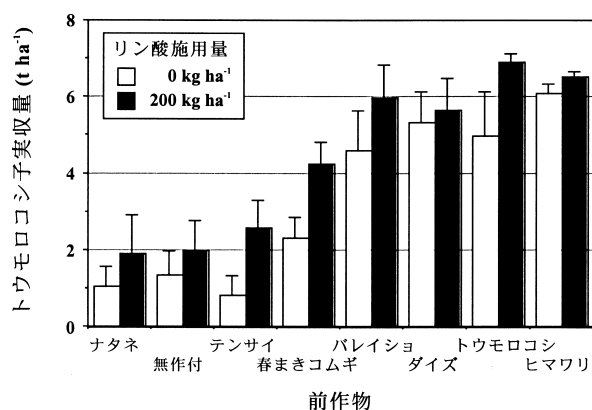
ンサイ、無作付け跡地で低かった。

播種55日目までのトウモロコシのリン吸収量は、前作物の種類やリン酸施用量によって50から760 g ha⁻¹の範囲で大きく異なった（第7図）。5葉期トウモロコシの地上部乾物重（播種55日目）は、そのリン吸収量と高い相関関係にあった（第7図）。また、5葉期のトウモロコシのリン吸収量は、トウモロコシの子実収量とも高く相関していた（第8図）。

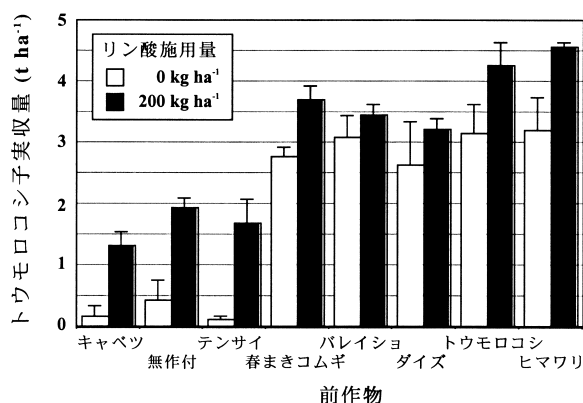
1992年、播種58日目のトウモロコシ根のAM菌感染率は、前作物の種類によって大きく異なり、2%から100%の範囲に広く分布していた（写真2、第9図）。また、リン酸の施用はAM菌感染率には大きな影響を及ぼさなかった。トウモロコシの生育は、5葉期のトウモロコシ根のAM菌感染率と強く相関していた（第9図）。

4) 考察

1991年、1992年とも、後作トウモロコシの生育（写真1、第4図）ならびに子実収量（第5、6図）は、前作物の種類によって大きく異なっていた。土壌の物理性の変化が、ソルガム跡地よりキマメ跡地でソルガムの生育が優る前作効果の一因であることが報告されている（有原ら、1991）が、本試験においては、跡地土壌の硬度とトウモロコシの生育・収量には一定の関係が認められなかった（第3図）。



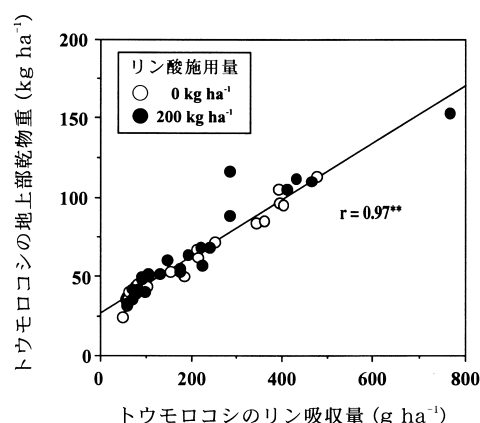
第5図 前作物が後作トウモロコシの子実収量に及ぼす影響 (1991)
エラーバーは標準誤差を示す。



第6図 前作物が後作トウモロコシの子実収量に及ぼす影響 (1992)
エラーバーは標準誤差を示す。

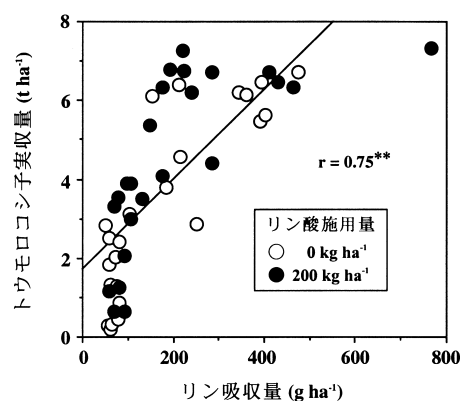
ナタネやテンサイの栽培および無作付けによる後作トウモロコシの生育低下は、リン酸を施肥した条件でも認められた。しかし、トウモロコシの収量差はリン酸の施用によって縮小する傾向にあった。また、無作付け跡地ならびにナタネ、キャベツ、テンサイ跡地のトウモロコシには、リン欠乏症状が認められた。さらに、5葉期におけるトウモロコシのリン吸収量は前作物の種類によって大きく異なり、その生育や子実収量と正に相関していた(第7, 8図)。これより、トウモロコシの生育・収量は、土壌のリン肥沃度あるいはトウモロコシのリン吸収能力の違いを介して、前作物の影響を受けていることが示唆された。

前作物が土壌中の養分の有効性に及ぼす影響に関



第7図 播種55日目(5葉期)におけるトウモロコシのリン吸収量と地上部乾物重との関係 (1991)

** 1%水準で有意。



第8図 トウモロコシのリン吸収量(播種55日後)と子実収量(収穫期)との関係(1991)

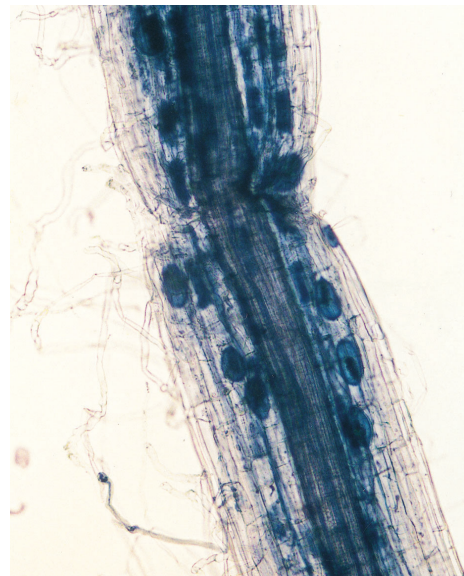
** 1%水準で有意。

しては、多くの報告があるが(CARTER et al., 1991; CARTER and BERG, 1991; BURLE et al., 1997), 前作物が土壌のリン肥沃度に及ぼす影響については、ほとんど報告されていない(BULLOCK, 1992)。本試験で、前作物によって吸収されて圃場外に持ち出されたリンの量は、作物の種類によって大きく異なった(第2図)。しかしながら、前作物のリン吸収量は、後作トウモロコシのリン吸収量や生育とは無関係であった。また、トウモロコシ播種時における土壌の有効態リンには、前作物の影響が認められなかった。これより、後作トウモロコシのリン吸収量の差は、土壌のリン肥沃度の違いによるものではないと考えられた。

AM菌の感染に伴うリン吸収ならびに生育の促進

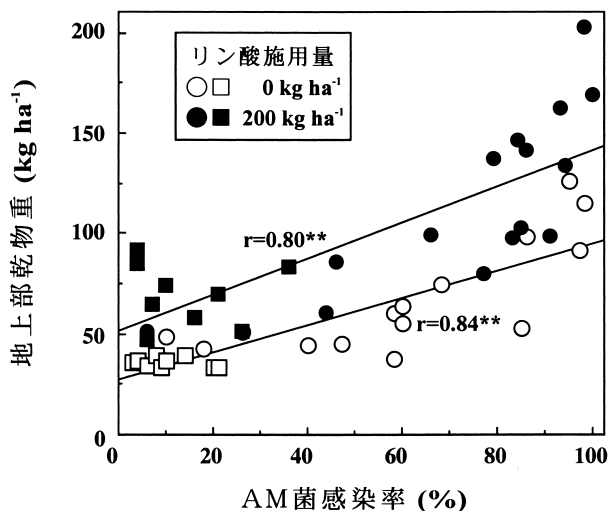


キャベツ後のトムモロコシ



ヒマワリ後のトムモロコシ

写真2 キャベツ後とヒマワリ後のトムモロコシの根



第9図 播種58日目(5葉期)におけるトムモロコシのAM菌感染率と地上部乾物重との関係(1992) □, ■ は非宿主作物後, ○, ● は宿主作物後 ** 1%水準で有意。

は、多くの植物で報告されている (GERDEMANN, 1968; MOSSE, 1973; SMITH and GIANINAZZI-PEARSON, 1988; THOMPSON, 1991)。本試験では、トムモロコシのAM菌感染率は、前作物の種類によって大きく異なり、トムモロコシの生育やリン吸収量と高い正の相関関係にあった(第9図)。そこで、本試験でみられた前作効果は、AM菌感染率の違いに基づくリン吸収量の差に起因している可能性が示された。

半乾燥地帯の輪作では、約18ヶ月間の長期休閑

によって後作物の生育が抑制される例が知られており、その原因として土壌中のAM菌密度の低下が挙げられている (THOMPSON, 1994a)。この長期休閑の例では、宿主の不在によるAM菌の減少が後作物のAM菌感染率を低下させ、そのリン吸収と生育を抑制したと解釈されている。また、畑作物の中にはAM菌と共生する宿主と共生しない非宿主があり、非宿主作物の栽培によっても絶対共生菌であるAM菌の密度が低下する (BLACK and TINKER, 1979; OCAMPO et al., 1980; THOMPSON, 1991)。本試験で用いた前作物の中で、ナタネ、キャベツ、テンサイがAM菌の非宿主作物であり (PLENCHETTE et al., 1983; TESTER et al., 1987; THOMPSON and WILDERMUTH, 1989; BECARD and PICHE, 1990)、その跡地ではトムモロコシのAM菌感染率や生育が劣っていた。これまでに、オオムギのAM菌感染率が、AM菌の宿主であるオオムギ後で高く、非宿主であるケール(緑葉カンラン)後で低いなど、非宿主作物の跡地でオオムギ、バレイショ、ヒマワリ、ササゲ、アマのAM菌感染率が低い例が報告されている (BLACK and TINKER, 1977; THOMPSON, 1987; HARINIKUMAR and BAGYARAJ, 1988; THOMPSON, 1991)。しかし、長期休閑に比べて期間の短い前作物の栽培が、AM菌の増減を介して後作物の生育や収量にまで影響を及ぼす例は、あまり示されていない。本試験においては、宿主作物後のトムモロコシではAM菌感染率だけで

はなく生育や収量が高く、非宿主作物後では生育や収量も劣ったことから、長期休閑を含まない一般的な輪作においても、前作効果を生む要因が、後作物の AM 菌感染率の差である可能性が示された。

5) 要約

1990 年から 1992 年にかけて、無作付けならびにヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、バレイショ、春まきコムギ、テンサイ、ナタネ、キャベツの栽培が、後作トウモロコシの生育・収量に及ぼす影響を調べた。

トウモロコシの子実収量は、AM 菌の宿主であるヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、バレイショ、春まきコムギを栽培した跡地で優れ、非宿主のナタネ、キャベツ、テンサイと無作付けの跡地で劣った。また、トウモロコシの AM 菌感染率も非宿主作物後に比べて宿主作物後で高く、トウモロコシの生育と高い相関関係にあったことから、宿主作物の栽培が後作トウモロコシの AM 菌感染率を高め、リン吸収の改善を介して、その生育・収量を促進したものと思われる。以上より、前作物の種類によって後作トウモロコシの生育・収量は異なり、その前作効果は、前作物の違いによるトウモロコシの AM 菌感染率の差に起因していることが示唆された。

2. 後作トウモロコシの生育差と AM 菌の動態との関係 1) はじめに

これまでに、前作物の違いによる後作物の生育差には、土壤中の AM 菌密度の差による後作物の AM 菌感染率の違いが関与している可能性が考えられてきた (VIVEKANANDAN and FIXEN, 1991)。その理由として、1) 非宿主作物や裸地の跡地に比べて宿主作物の跡地土壤中、AM 菌の孢子密度が高く (BLACK and TINKER, 1977; THOMPSON, 1994b; KARASAWA et al., 2000a; KARASAWA et al., 2001)、2) 非宿主作物よりも宿主作物を栽培した跡地で、作物根の AM 菌感染率が高く (GAVITO and MILLER, 1998a; ARIHARA and KARASAWA, 2000; KARASAWA et al., 2000a; MILLER, 2000; KARASAWA et al., 2001)、3) 前作物が土壌の有効態リンに影響しないにもかかわらず (THOMPSON, 1994a; KARASAWA et al., 2001)、非宿主作物後に比べて宿主作物後に栽培した作物のリン含有率ならびにリン吸収量が有意に高く (GAVITO and MILLER, 1998b; ARIHARA and KARASAWA, 2000)、4) 滅菌土壌では、トウモロコシの生育に前作物の影響が認められない (KARASAWA

et al., 2001) ことなどが挙げられる。

しかしながら、前作物は、土壌中の養水分の有効性や病害虫密度の変化、アレロパシー物質の放出などを通して、後作物の生育・収量に影響を及ぼすことも知られている (KARLEN et al., 1994)。そこで、土壌中の AM 菌密度だけではなく、土壌の理化学性、有害生物の密度やアレロパシー物質の含量などにも、前作物が影響を与えていることは明らかである。これより、前作効果を生む主要因が土壌中の AM 菌密度の違いであることについては、これまでの結果だけでは証明されているとはいえない。

そこで、本試験においては、異なる前作物の栽培によるトウモロコシの生育差が、主に宿主作物と非宿主作物跡地の AM 菌密度の違いに起因していることを証明するために、非宿主作物の栽培による後作トウモロコシの生育低下が、宿主作物跡地から単離した AM 菌胞子を接種することによって軽減できるか否かを検討した。

2) 実験方法

(1) 土壌

土壌は、1999 年 4 月に、北海道農業試験場の下層台地多湿黒ボク土圃場 (作土層) より採取した。本圃場は、トウモロコシの生育・収量が前作物の種類によって著しく異なった圃場であり (ARIHARA and KARASAWA, 2000)、前年にエンバクを栽培した跡地であった。本土壌の理化学性については、第 1 表に記した。土壌を風乾したのち、5 mm のふるいにかけて、3.5 L のプラスチックポットに 3.3 kg ずつ充填した。

(2) 前作物の栽培

各ポットに窒素 1 g 相当の硝酸カリウムを施用し、4 月から 7 月にかけてヒマワリ「りん蔵」あるいはシロガラシ (*Brassica alba* Boiss)「キカラシ」を栽培した (この期間の平均気温は 13.5℃)。ヒマワリは播種 76 日後、シロガラシは播種 72 日後に収穫し、跡地土壌を 5 ~ 10℃ に 25 日間保存した。これは、形成直後の AM 菌胞子が休眠状態であり、それを打破するためである (TOMMERUP, 1983; GEMMA and KOSKE, 1988; GAZEY et al., 1993)。各前作物の根は収穫せず、保存中には土壌もかく乱しなかった。

(3) AM 菌の接種源と AM 菌処理

保存後、各跡地土壌を 5 mm のふるいにかけてヒマワリとシロガラシの根を取り除いた。ヒマワリを栽培した跡地の土壌 3 kg からウェットシービング法と改良型ショ糖密度勾配遠心法（西尾，1987）によって AM 菌胞子を単離し、約 50 ml の蒸留水の中に集めた。単離した AM 菌の胞子は、シロガラシ跡地土壌に接種するまで、4℃ で保存した（3 日以内）。3 kg の土壌から集めた AM 菌の接種源は、乾物重にして 1.7 g であった。

後作トウモロコシの栽培に際して、以下の 4 処理（MD_{NI}, MD_{ISF}, MD_{SI}, SF_{NI}）を設けた。MD_{NI} 区, SF_{NI} 区においては AM 菌を接種せず、50 ml の蒸留水に集めた AM 菌の胞子の代わりに、50 ml の蒸留水を混合した。MD_{ISF} 区では、3 kg のヒマワリ跡地土壌から単離した接種源を、3 kg のシロガラシ跡地土壌に加え、完全に混合した。MD_{SI} 区においては、3 kg のヒマワリ跡地土壌から単離した接種源を、オートクレーブ滅菌してからシロガラシ跡地土壌 3 kg によく混合した。

（４）後作トウモロコシの栽培

上記の AM 菌処理を施した土壌を 3 kg ずつ 3.5 L のポットにつめた。各ポットには、窒素 1 g 相当の硝酸カリウムを施用した。各ポットにトウモロコシ「パイオニア 3790」を 4 粒ずつ播種し、発芽後、ポットあたり 1 本になるように間引いた。このトウモロコシを 1999 年 8 月から 10 月にかけてガラス室で栽培し（この期間の平均の外気温は 16.9℃）、播種 50 日目に収穫した。各処理は、4 反復で行った。

（５）土壌分析

ヒマワリ、シロガラシを栽培する前ならびに栽培後の土壌の性質は、北海道の標準土壌診断法により測定した（北海道立中央農業試験場，1981）。

（６）植物体の分析

後作トウモロコシの地上部（播種 50 日目）は、70℃ で通風乾燥した後、秤量した。濃硫酸と過酸化水素にて試料を分解し、分解液中のリンと窒素の濃度を前述のパナドモリブデン酸法とフローインジェクション法（PASQUINI and CARDOSO DE FARIA, 1987）により定量した。

第 1 表 前作物であるヒマワリならびにシロガラシ栽培が土壌の化学性に及ぼす影響

土壌の化学性	土壌		
	前作物 栽培前	ヒマワリ 栽培後	シロガラシ 栽培後
pH (H ₂ O)	5.0a [¶]	4.6a	4.5a
全炭素 (g kg ⁻¹)	48.0a	42.3b	44.2ab
全窒素 (g kg ⁻¹)	3.3a	3.5a	3.6a
アンモニア態窒素 (mg kg ⁻¹)	14.3b	20.4a	18.8a
硝酸態窒素 (mg kg ⁻¹)	19c	231b	303a
有効態窒素 (mg kg ⁻¹)†	38.0b	47.0a	41.5ab
有効態リン (mg P kg ⁻¹)‡	12.0b	11.9b	12.6a
交換性カリウム (cmol(+) kg ⁻¹)	0.42b	0.92a	0.22b
交換性マグネシウム (cmol(+) kg ⁻¹)	0.61a	0.55a	0.62a
交換性カルシウム (cmol(+) kg ⁻¹)	2.95a	2.53a	1.28b
陽イオン交換容量 (cmol(+) kg ⁻¹)	27.1a	28.1a	31.1a
塩基飽和度 (%)	14.7b	17.8a	6.8c
カルシウム飽和度 (%)	10.9a	9.0b	4.1c
0.1 N HCl 可溶性銅 (mg kg ⁻¹)	0.30a	0.28a	0.30a
0.1 N HCl 可溶性亜鉛 (mg kg ⁻¹)	2.09a	2.44a	2.47a
0.1 N HCl 可溶性マンガン (mg kg ⁻¹)	40.7a	36.9a	44.5a
熱水抽出性ホウ素 (mg kg ⁻¹)§	0.91a	0.85a	0.88a

† オートクレーブによって抽出された熱水抽出性窒素。

‡ トルオーグ法による。

§ 沸騰水中で抽出された熱水抽出性ホウ素。

¶ それぞれの項目において、異なるアルファベット間には 5% 水準において有意差があることを示す。

(7) 土壌中の AM 菌の孢子数と作物根の AM 菌感染率

ヒマワリあるいはシロガラシを栽培する前ならびに栽培した後と、トウモロコシの栽培後に、前述のウェットシーピング法と改良型ショ糖密度勾配遠心法によって AM 菌孢子を集め、孢子数を計測した。各土壌において優占する AM 菌の種類を、形態ならびに細胞壁の構造から同定した (WALKER, 1983)。

播種 76 日後のヒマワリ、播種 72 日後のシロガラシと播種 50 日後のトウモロコシの根を採取し、各作物の根をトリパンブルーで染色した後、前述の格子交点法により AM 菌感染率を求めた。

3) 結果

(1) シロガラシとヒマワリの栽培が土壌の化学性と AM 菌密度に及ぼす影響

交換性カリウム、交換性カルシウム、塩基飽和度、カルシウム飽和度などの土壌の化学性は、前作物によって大きな影響を受け、ヒマワリ栽培跡地土壌の交換性カリウム、カルシウムや塩基飽和度、カルシウム飽和度は、シロガラシ跡地に比べて高かった (第 1 表)。また、シロガラシ跡地土壌の有効態リンは、ヒマワリ跡地よりも高かった。

前作ヒマワリの AM 菌感染率は 48.9% であり、シロガラシには AM 菌の感染が見られなかった。

ヒマワリやシロガラシを栽培する前に本土壌で優占したのは、3 種類のグロムス (*Glomus* spp.)、1 種類のアカウロスポラ (*Acaulospora* sp.)、1 種類のスクテロスポラ (*Scutellospora* sp.) の AM 菌孢子であっ

た (第 2 表)。ヒマワリならびにシロガラシの跡地土壌でも、栽培前と同一種の AM 菌が優占しており、すべての種類の AM 菌とも、シロガラシ後よりもヒマワリ後で孢子密度が高かった (第 2 表)。その中でも、透明で小さなグロムスの孢子がヒマワリ栽培によって際立って増加し、ヒマワリ跡地で最も優占していた (第 2 表)。

(2) 後作トウモロコシの生育と養分吸収

後作トウモロコシの地上部乾物重とリン吸収量は、前作物の種類によって大きく異なった。ヒマワリ跡地 (SF_{Ni}) に栽培したトウモロコシの地上部乾物重とリン吸収量は、シロガラシ跡地に比べて著しく高く、シロガラシ後トウモロコシの地上部乾物重は、ヒマワリ後トウモロコシのわずか 17% であった (第 10 図)。ヒマワリ跡地土壌から単離した AM 菌孢子をシロガラシ跡地土壌へ接種すると (MD_{ISF})、シロガラシ跡地土壌に栽培したトウモロコシでも地上部乾物重 (SF_{Ni} 区の 49%) とリン吸収量が増加し、ヒマワリ跡地のトウモロコシ (SF_{Ni}) との差が縮小した。しかし、 MD_{ISF} 区におけるトウモロコシの地上部乾物重とリン吸収量は、 SF_{Ni} 区に比べると有意に低かった。滅菌した AM 菌を接種 (MD_{Si}) しても、トウモロコシの生育とリン吸収は改善されなかった。

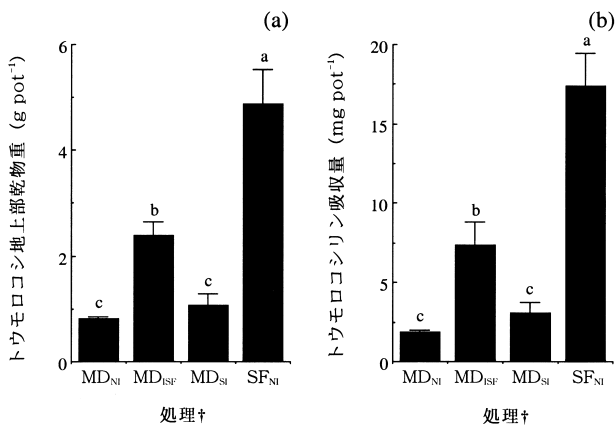
トウモロコシの地上部リン含有率も処理によって大きく異なり、シロガラシ後 (MD_{Ni}) よりもヒマワリ後のトウモロコシ (SF_{Ni}) でリン含有率が高かった (第 11a 図)。ヒマワリ跡地から単離した AM 菌の接種によって (MD_{ISF} 区)、シロガラシ跡地土壌に栽

第 2 表 前作のヒマワリ・シロガラシを栽培する前後の土壌中の AM 菌孢子

AM 菌の孢子	平均サイズ (μm)	形	水中 での色	孢子密度 (個 kg^{-1})		
				前作物 栽培前	ヒマワリ 栽培後	シロガラシ 栽培後
透明で小さなグロムス	77	球	透明	424 b	1590 a	169 b
褐色で小さなグロムス	74	球	褐色	88 a	195 a	131 a
白色のグロムス	108	球	白	44 ab	54 a	10 b
透明なアカウロスポラ	109×96†	ほぼ球	透明-白	71 ab	131 a	36 b
緑がかったスクテロスポラ	180×130	球-楕円	黄緑	44 a	28 a	13 a
その他				22 a	59 a	38 a
合計				693 b	2050 a	397 b

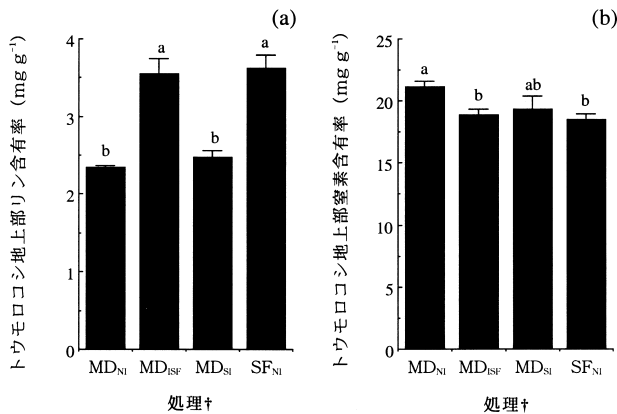
† 長径×短径。

それぞれの種類の AM 菌孢子において、異なるアルファベット間には 5% 水準において有意差があることを示す。



第 10 図 ヒマワリ（宿主）跡地から単離した AM 菌[‡]のシロガラシ（非宿主）跡地土壌への接種がトウモロコシの生育（a）とリン吸収量（b）に及ぼす影響

† MD_{Ni}: シロガラシ跡地土壌に栽培したトウモロコシ, MD_{ISF}: シロガラシ跡地土壌に、ヒマワリ跡地の胞子を接種して栽培したトウモロコシ, MD_{Si}: シロガラシ跡地土壌に、滅菌した AM 菌胞子を接種して栽培したトウモロコシ, SF_{Ni}: ヒマワリ跡地土壌に栽培したトウモロコシ. エラーバーは標準誤差. 異なるアルファベット間には、5%水準において有意差があることを示す.



第 11 図 各 AM 菌処理区におけるトウモロコシの地上部リン含有率（a）と窒素含有率（b）

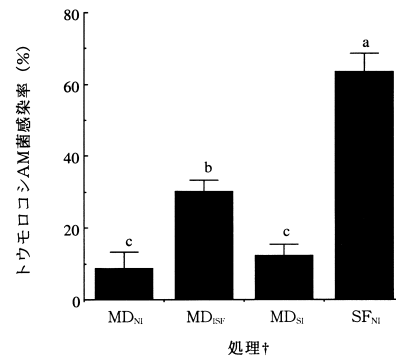
† 処理名は、第 10 図を参照. エラーバーは標準誤差. 異なるアルファベット間には、5%水準において有意差があることを示す.

培したトウモロコシでもリン含有率が増加し、シロガラシ後とヒマワリ後のトウモロコシに認められた地上部リン含有率の差がみられなくなった。滅菌した AM 菌の接種は、トウモロコシのリン含有率には影響せず、MD_{Si} 区のトウモロコシのリン含有率は、MD_{Ni} 区と同等であった（第 11a 図）。一方、MD_{Ni} 区

の窒素含有率は、MD_{ISF} あるいは SF_{Ni} 区より有意に高かったが、リン含有率に比べると、窒素含有率には大きな処理間差がなかった（第 11b 図）。

（3）後作トウモロコシの AM 菌感染率

後作トウモロコシの AM 菌感染率も、前作物によって異なった。ヒマワリ後のトウモロコシ（SF_{Ni}）根の AM 菌感染率は、シロガラシ後（MD_{Ni}）よりも有意に高く（第 12 図）、MD_{Ni} 区の AM 菌感染率は、ヒマワリ跡地のわずか 14% だった。ヒマワリ跡地土壌から単離した AM 菌胞子をシロガラシ跡地土壌へ接種することによって（MD_{ISF}）、トウモロコシ根の AM 菌感染率が著しく増加した（SF_{Ni} 区の 47%）。MD_{ISF} 区の AM 菌感染率は MD_{Ni} 区よりも著しく高かったが、SF_{Ni} 区よりは有意に低かった。滅菌した AM 菌の接種（MD_{Si}）は、トウモロコシ根の AM 菌



第 12 図 各 AM 菌処理区におけるトウモロコシの AM 菌感染率

† 処理名は、第 10 図を参照. エラーバーは標準誤差. 異なるアルファベット間には、5%水準において有意差があることを示す.

感染率を増加させなかった（第 12 図）。

（4）後作トウモロコシを栽培した跡地土壌の AM 菌

後作トウモロコシを栽培した後、跡地土壌で優占する AM 菌の胞子数を種類ごとに計測した（第 3 表）。各処理区とも、トウモロコシの跡地土壌では、ヒマワリやシロガラシを栽培する前、あるいは栽培後の土壌と同一種の AM 菌が優占していた（第 2, 3 表）。AM 菌胞子は MD_{Ni} 区、MD_{Si} 区よりも SF_{Ni} 区、MD_{ISF} 区で多かった（第 3 表）。透明で小さなグロムス、透明なアカウロスポラと緑がかったスクテロスポラの胞子密度は、トウモロコシ根の AM 菌感染率と類似の傾向を示し、SF_{Ni} 区で高く、MD_{ISF} 区がこれに次

ぎ, MD_{NI} 区や MD_{SI} 区で低かった。透明で小さなグロムスは, SF_{NI} と MD_{ISF} 区のトウモロコシ跡地における優占種であった (第3表)。

4) 考察

前作物の種類によって後作物の生育が異なる場合があり (KARLEN et al., 1994), その原因として, 土壌中の AM 菌密度の違いが考えられた (GAVITO and MILLER, 1998a; ARIHARA and KARASAWA, 2000; KARASAWA et al., 2000a)。しかしながら, 前作物の違いによる後作物の生育差には, AM 菌以外の様々な要因が関与することが報告されている (FRANCIS et al., 1986; LIEBMAN and DYCK, 1993; KARLEN and SHARPLEY, 1994; BURLE et al., 1997)。本試験においても, 土壌の化学性は前作物の種類によって異なり, ヒマワリ跡地土壌の交換性カリウム, カルシウム, 塩基飽和度やカルシウム飽和度は, シロガラシ跡地土壌に比べて著しく高かった (第1表)。そこで, シロガラシ跡地におけるトウモロコシの生育低下が, 養分の有効性の低下や病害虫密度の上昇ではなく, AM 菌の減少に起因していることを証明するために, AM 菌の非宿主であるシロガラシの跡地土壌へ宿主作物の栽培によって増殖した AM 菌を接種して, トウモロコシに対する効果を調べた。

トウモロコシの地上部乾物重, リン吸収量ならびにリン含有率は, 前作物によって異なり, ヒマワリ後のトウモロコシ (SF_{NI}) の生育, リン吸収量とリン含有率は, シロガラシ後 (MD_{NI}) に比べて, 有意に高かった (第10, 11図)。さらに, SF_{NI} 区では, 土壌中のすべての種類の AM 菌密度が MD_{NI} 区より

も高く, トウモロコシの AM 菌感染率も MD_{NI} 区よりも高かった (第2表, 第12図)。これは, 前報と同様の結果である (ARIHARA et al., 2000; KARASAWA et al., 2000a; KARASAWA et al., 2001)。ヒマワリ跡地土壌から単離した胞子をシロガラシ跡地土壌に接種すると (MD_{ISF}), 接種量が少ないために (3 kg の土壌に 1.7 g の接種源), 土壌の理化学性には影響がないにもかかわらず, シロガラシ跡地土壌でもトウモロコシの生育とリン吸収が改善された (第10, 11図)。そして, この AM 菌接種によって, シロガラシ跡地土壌とヒマワリ跡地土壌で認められたトウモロコシの生育とリン吸収量, リン含有率の差が縮小した (第10, 11図)。また, MD_{ISF} 区ならびに SF_{NI} 区のトウモロコシ跡地で優占する AM 菌がヒマワリ跡地土壌の AM 菌と同種であったことから (第2, 3表), MD_{ISF} 区と SF_{NI} 区におけるトウモロコシの AM 菌感染率 (第12図) は, ヒマワリ栽培により増殖した AM 菌によって改善されていたと考えられた。これより, 後作トウモロコシの生育差が, 異なる前作物の栽培による AM 菌密度の違いに起因することが示された。

本試験では, MD_{ISF} 区の胞子密度が SF_{NI} 区と同等であるにもかかわらず, MD_{ISF} 区に栽培したトウモロコシの生育と AM 菌感染率は SF_{NI} 区に及ばなかった。この原因には, (1) AM 菌が感染したヒマワリ根や AM 菌の菌糸など MD_{ISF} 区へ接種していない感染源が, SF_{NI} 区でトウモロコシの AM 菌感染率を高めた可能性 (TOMMERUP and ABBOTT, 1981; BIERMANN and LINDERMAN, 1983) と, (2) 接種源の単離過程であるショ糖密度勾配遠心の時に接種源の活性

第3表 後作トウモロコシを栽培した跡地におけるAM菌の胞子密度 (個 kg⁻¹)

AM菌の胞子	処理†			
	MD _{NI}	MD _{ISF}	MD _{SI}	SF _{NI}
透明で小さなグロムス	185 c	2710 b	289 c	5630 a
褐色で小さなグロムス	153 b	560 a	187 b	353 ab
白色のグロムス	20 ab	7 ab	0 b	33 a
透明なアカウロスポラ	28 c	285 b	44 c	593 a
緑がかったスクテロスポラ	13 b	73 a	7 b	113 a
その他	13 a	7 a	7 a	13 a
合計	413 c	3640 b	533 c	6740 a

†処理名は第10図を参照。

それぞれの種類のAM菌胞子において, 異なるアルファベット間には5%水準において有意差があることを示す。

が低下した可能性（西尾，1987）が考えられた。そして，AM 菌の接種による（MD_{ISF} 区）トウモロコシ生育の促進（SF_{NI} 区の 17% であった MD_{NI} 区の地上部乾物重は，AM 菌を接種した MD_{ISF} 区で SF_{NI} 区の 49% になるまで増加）が，AM 菌感染率の増加程度（MD_{NI} と MD_{ISF} 区の AM 菌感染率は，SF_{NI} 区の 14% と 47%）と非常によく対応していることから，トウモロコシの生育差は，前作物の違いによる AM 菌密度の差とそれによるトウモロコシの AM 菌感染率の違いで説明できる。本研究により，シロガラシ跡地におけるトウモロコシの生育低下の主な要因が AM 菌密度の低下であることが示されたことから，シロガラシ以外の非宿主作物を栽培した時にも後作物の生育が同様に反応することが予測できるとともに，土着 AM 菌を生かす輪作体系の構築が重要であることが明らかになった。

5) 要約

トウモロコシの AM 菌感染率と生育の相関から，前作効果の原因が後作物の AM 菌感染率の違いである可能性が示唆されてきた。しかし，異なる前作物の栽培により，土壌の理化学性や AM 菌以外の生物性にも差が生じていることは明らかである。そこで，非宿主作物の栽培による後作トウモロコシの生育低下が，主に AM 菌の減少に起因していることを証明するために，非宿主作物跡地への AM 菌接種試験を行った。

シロガラシ（非宿主）後のトウモロコシ生育（MD_{NI}）は，ヒマワリ（宿主）後（SF_{NI}）に比べて劣った。しかし，ヒマワリ跡地から単離した AM 菌をシロガラシ跡地土壌に加えたところ（MD_{ISF}），トウモロコシの生育，リン吸収と AM 菌感染率が向上し，ヒマワリ跡地とシロガラシ跡地の差が縮小した。また，滅菌した AM 菌（MD_{SI}）には効果がなかった。さらに，MD_{ISF} 区のトウモロコシ跡地で優占する AM 菌がヒマワリ跡地土壌と同じ種類であったことから，MD_{ISF} 区におけるトウモロコシの AM 菌感染率の改善がヒマワリ栽培によって増殖した AM 菌に起因することが示唆された。以上の結果から，トウモロコシで認められた前作効果は，主に前作物の違いによる跡地土壌中の AM 菌密度の差で説明できることが示された。

3. 各種後作物の生育に及ぼす前作物の影響

1) はじめに

これまでに，後作トウモロコシの生育・収量が前作物の種類によって大きく異なり，その主な原因が後作トウモロコシの AM 菌感染率の違いであることを示した（ARIHARA and KARASAWA, 2000; KARASAWA et al., 2001; KARASAWA et al., 2002）。この前作効果は，AM 菌の宿主特異性が低く，ヒマワリなどの栽培で増殖した AM 菌が，別の作物種である後作トウモロコシにも感染して，そのリン吸収を促進することによって引き起こされていた（KARASAWA et al., 2001; KARASAWA et al., 2002）。また，AM 菌の接種や感染による生育やリン吸収の促進は，トウモロコシだけでなく，多くの作物において報告されている（GERDEMANN, 1968; MOSSE, 1973; SMITH and GIANINAZZI-PEARSON, 1988; THOMPSON, 1991）。そこで，トウモロコシで認められた AM 菌がかかわる前作効果は，他の多くの後作物にも認められる可能性が考えられる。一方，作物の中には AM 菌がほとんど感染しない非宿主作物もある。また，土壌の滅菌によるリン吸収の低下が小さいとの実験結果から，感染しても AM 菌にリン吸収を依存しない宿主作物があることも考えられている（THOMPSON, 1991）。そこで，トウモロコシの生育やリン吸収において認められた前作効果が，後作物の種類によって異なる可能性も考えられる。適切な輪作順序を明らかにするためには，輪作に含まれる作物ごとに前作物の影響を把握することが必要である。本研究においては，北海道の畑作地帯で栽培される各種作物の生育・収量が，前作物の種類によってどのように異なるのかを AM 菌の動態の面から解析することを目的とした。

2) 実験方法

(1) 試験 1

各種作物の栽培が，後作ダイズ，バレイショ，キャベツの生育・収量に及ぼす影響を明らかにするために，1999-2000 年にわたって圃場試験を行なった。試験は，北海道農業試験場の下層台地多湿黒ボク土圃場において，各 5.25 × 4.5 m の区画で，4 反復にて行なった。

試験 1 年目の 1999 年には，前作物として，AM 菌の宿主作物であるトウモロコシ「パイオニア 3790」，アズキ（*Vigna angularis* L.）「エリモショウズ」と非宿主作物であるキャベツ「アーリーボール」，テンサ

イ「モノエース」を栽培する区を設けた。トウモロコシの播種とテンサイの定植は5月17日に、アズキの播種とキャベツの定植は5月18日に行なった。各前作物の栽培区には、それぞれ ha 当たり、150 kg N, 100 kg P_2O_5 , 150 kg K_2O となるように、高度化成肥料 S282 を一律に施肥した。各作物とも、収穫期に地上部をすべて圃場外に持ち出し、テンサイについては地下部も収穫して圃場外に持ち出した。各作物跡地は、後作物の播種時期まで耕起しなかった。

2000 年には、各前作物の跡地に後作物としてダイズ「トヨムスメ」、バレイショ「男爵薯」、キャベツ「アーリーボール」を栽培した。ダイズの播種、バレイショの植え付け、キャベツの定植は、5月19日に行なった。各後作物への施肥は、北海道の施肥標準（北海道農政部、1996）に従い、ダイズに対しては ha 当たり 40 kg N, 150 kg P_2O_5 , 90 kg K_2O 、バレイショに対しては ha 当たり 80 kg N, 180 kg P_2O_5 , 120 kg K_2O 、キャベツには ha 当たり 200 kg N, 130 kg P_2O_5 , 200 kg K_2O となるように高度化成肥料 S 502（ダイズ）、S 882（バレイショ）、S 282（キャベツ）を施用した。栽植密度は、ダイズで 133,000 本 ha^{-1} 、バレイショで 44,000 本 ha^{-1} 、キャベツで 33,000 本 ha^{-1} であった。各後作物の生育、リン吸収量、AM 菌感染率を調べるために、播種（定植）後 50 日目にダイズ、バレイショ、キャベツの地上部と地下部を採取した。また、それぞれの作物の収穫期には、前作物の跡地ごとに収量を調査した。

播種（定植）後 50 日目に採取した各後作物の地上部を 70℃ で通風乾燥し、乾物重を測定した。また、播種（定植）後 50 日目に採取した各後作物の根をトリパンブルーで染色し、前述の格子交点法により AM 菌感染率を決定した。

（2）試験 2

異なる前作物の栽培が、各種の後作物に及ぼす影響を明らかにするために、1991-2000 年の 9 回にわたり、様々な前作物と後作物を組み合わせで栽培する前後作の組み合わせ試験を行なった。試験は、北海道農業試験場の下層台地多湿黒ボク土圃場にて行なった。

前作物として栽培した作物は年次によって異なった（第 4 表）。9 回の前作物の栽培にあたり、同一年次には、無作付けを含む各種前作物に対して同量の施肥を行なった。施肥量は年次によって異なり、ha

当たりの施肥量（kg）は N- P_2O_5 - K_2O で 150-200-150（1991-1994、尿素-過リン酸石灰-硫酸カリウムを施用）、150-130-150（1995、尿素-過リン酸石灰-硫酸カリウムを施用）、100-100-100（1996、尿素-過リン酸石灰-硫酸カリウムを施用）、150-100-150（1997-1999、高度化成肥料 S282 を施用）であった。各前作物とも、収穫期に地上部をすべて圃場外に持ち出した。また、バレイショ、ダイコンとテンサイについては、地下部も収穫して圃場外に持ち出した。各作物を収穫した跡地土壌は、後作物の播種時期まで耕起しなかった。

後作物として栽培した作物も年次によって異なった（第 4 表）。また、2000 年を除き、各後作物に対しても、同一年次には同量の施肥を行なった。各試験年次における施肥量は、ha 当たりの N- P_2O_5 - K_2O （kg）で 150-200-150（1992-1994、尿素-過リン酸石灰-硫酸カリウムを施用）、150-130-150（1995、尿素-過リン酸石灰-硫酸カリウムを施用）、100-100-100（1996、尿素-過リン酸石灰-硫酸カリウムを施用）、150-250-150（1997、尿素-過リン酸石灰-硫酸カリウムを施用）、150-100-150（1998-1999、高度化成肥料 S282 を施用）であった。2000 年には、北海道施肥標準（北海道農政部、1996）にしたがって作物ごとに施肥量を変え、ダイズが 40-150-90（高度化成肥料 S502）、バレイショが 80-180-120（高度化成肥料 S882）、キャベツが 200-130-200（高度化成肥料 S282）となるように施肥（それぞれ N- P_2O_5 - K_2O kg ha^{-1} ）した。各作物の収穫期にそれぞれの収量を前作物ごとに調査した。

各後作物の収量を AM 菌の非宿主作物後と宿主作物後とで比較し、前年に宿主作物を栽培した場合の増収の程度（前作効果）を下記の式により求め、後作物の種類によって 2～5 回の試験の平均値を算出した。

前作効果(前年の宿主作物栽培による増収の程度)

$$= (A - B) / B \times 100$$

A：各種の宿主作物跡地における後作物の収量

B：各種の非宿主作物跡地における後作物の収量

3）結果

（1）試験 1

後作ダイズ（写真 3、第 13 図）とバレイショ（第 14 図）の生育は前作物の種類によって異なり、キャベツ、テンサイの後で劣り、アズキ、トウモロコシ

第4表 1991-2000の前後作組合せ試験に用いた前作物ならびに後作物の種類

試験年次†	前作物（宿主）	前作物（非宿主）	後作物
1991-1992	ヒマワリ、バレイショ、コムギ	ダイコン、テンサイ、無作付け	ヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、バレイショ、ダイコン、テンサイ
1992-1993	ヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、バレイショ	ダイコン、テンサイ	ヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、バレイショ、ダイコン
1993-1994	ヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、バレイショ	ダイコン、無作付け	ヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、アズキ、インゲン、バレイショ、コムギ、ソバ、ダイコン、テンサイ
1994-1995	ヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、アズキ、コムギ、インゲン、バレイショ	ソバ、ダイコン、シロガラシ、テンサイ、無作付け	ヒマワリ、アズキ、バレイショ、ソバ
1995-1996	ヒマワリ、アズキ、バレイショ	ソバ	ヒマワリ、アズキ、コムギ、ソバ
1996-1997	ヒマワリ、アズキ、コムギ	ソバ	トウモロコシ、ダイズ、キャベツ
1997-1998	トウモロコシ、アズキ	ソバ、キャベツ	インゲン、コムギ、テンサイ、キャベツ
1998-1999	インゲン、コムギ	テンサイ、キャベツ	トウモロコシ、アズキ
1999-2000	アズキ、トウモロコシ	テンサイ、キャベツ	ダイズ、バレイショ、キャベツ

† 前作物を栽培した年－後作物を栽培した年。

ヒマワリ「DO 707」；バレイショ「男爵薯」；コムギ「ハルユタカ」；トウモロコシ「オカホマレ」（1992-1994）、「バイオニア3790」（1997以降）；ダイズ「キタホマレ」（1992-1997）、「トヨムスメ」（2000）；アズキ「エリモショウズ」；インゲン「大正金時」；ダイコン「T340」；テンサイ「モノホマレ」（1991-1998）、「モノエース」（1999）；ソバ「キタワセソバ」；シロガラシ「カラシ」；キャベツ「アーリーボール」。

後で優った。一方、後作キャベツの定植後50日目の地上部乾物重には、前作物の影響は認められなかった（第15図）。

播種50日目のダイズならびにバレイショの根のAM菌感染率は、前作物の種類によって大きく異なった。ダイズ、バレイショのAM菌感染率は、生育が優ったアズキ、トウモロコシ跡地で高く、生育の劣るキャベツ、テンサイ跡地で低かった（第16、17図）。定植後50日目のキャベツ根のAM菌感染率はダイズやバレイショに比べて著しく低く、いずれ

の作物跡地でもほとんど認められなかった（第18図）。

後作ダイズの子実収量も前作物の種類によって異なり、キャベツ、テンサイ後に比べてアズキ、トウモロコシ後で高かった。また、この前作物の違いによるダイズの収量差は、播種50日目の生育差に比べると小さかった（第19図）。後作バレイショの塊茎収量とキャベツの収量には、前作物の影響が認められなかった（第20、21図）。

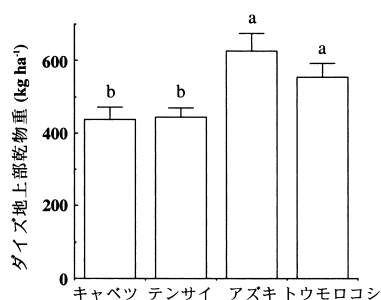


非宿主作物の跡地



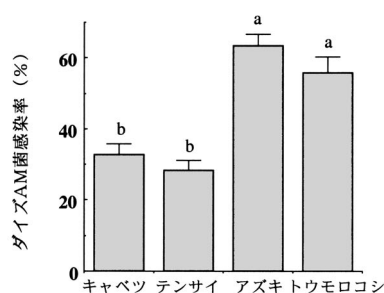
宿主作物の跡地

写真3 前作物の種類によるダイズの生育の違い(播種64日後)



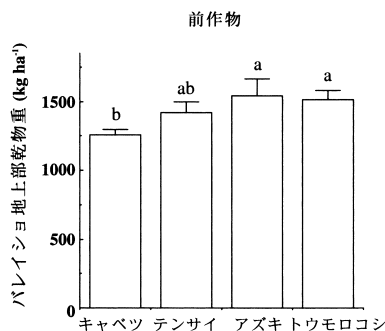
第13図 前作物が後作ダイズの生育に及ぼす影響(播種後50日目)

エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベット間には5%水準において有意差があることを示す。



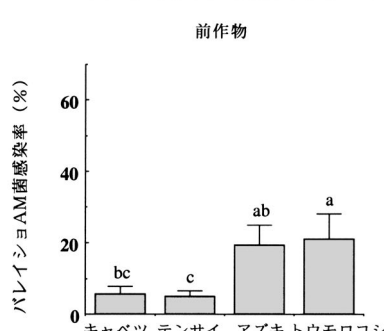
第16図 前作物が後作ダイズのAM感染率に及ぼす影響(播種後50日目)

エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベット間には5%水準において有意差があることを示す。



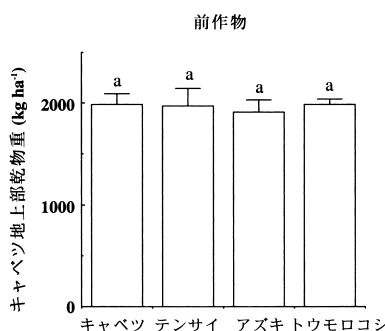
第14図 前作物が後作ダイズの生育に及ぼす影響(植付け後50日目)

エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベット間には5%水準において有意差があることを示す。



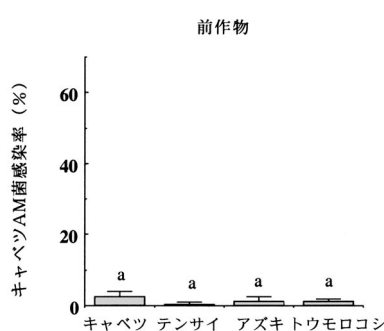
第17図 前作物が後作ダイズのAM感染率に及ぼす影響(植付け後50日目)

エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベット間には5%水準において有意差があることを示す。



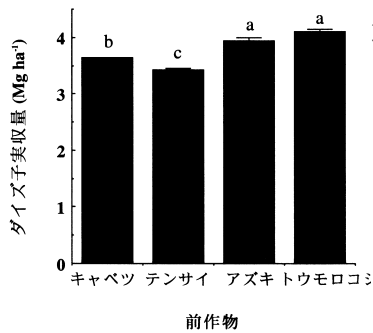
第15図 前作物が後作キャベツの生育に及ぼす影響(定植後50日目)

エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベット間には5%水準において有意差があることを示す。

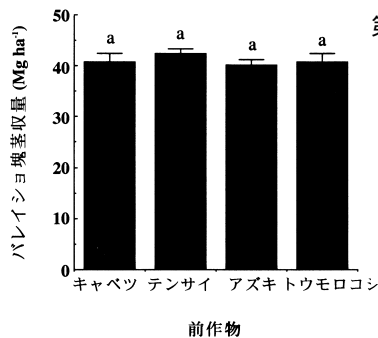


第18図 前作物が後作キャベツのAM感染率に及ぼす影響(定植後50日目)

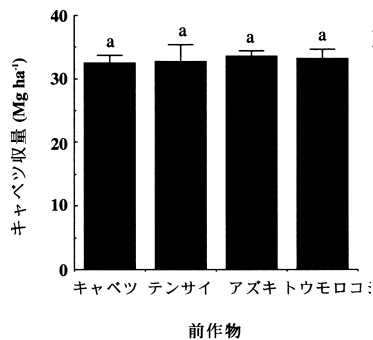
エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベット間には5%水準において有意差があることを示す。



第 19 図 前作物が後作ダイズの子実収量に及ぼす影響
エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベット間には 5% 水準において有意差があることを示す。



第 20 図 前作物が後作ダイズの子実収量に及ぼす影響
エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベット間には 5% 水準において有意差があることを示す。



第 21 図 前作物が後作キャベツの収量に及ぼす影響
エラーバーは標準誤差を示す。異なるアルファベット間には 5% 水準において有意差があることを示す。

(2) 試験 2

試験年次によって使用する圃場が異なったことから、土壌の有効態リンは年次によって異なった。9 回の前後作の組み合わせ試験で使用した圃場の有効態リン (トルオーグ法) レベルは、52~109 mg P kg⁻¹ の範囲であった。

1991 年から 2000 年にかけての 9 回にわたる前後作の組み合わせ試験を総括すると、前作効果は後作物の種類によって異なっていた (第 5 表)。後作物がダイコン、キャベツ、ソバ、テンサイ (AM 菌非宿主作物) の場合には、前年の宿主作物栽培による増収効果がほとんど認められなかった。一方、宿主作物の中では、インゲンマメやアズキに前作効果が最も強く認められた。インゲンマメやアズキの収量は、前年に宿主作物を栽培することによって、非宿主作物の跡地よりも 30% 程度増加した。また、後作ダイズ、ヒマワリには 20% 程度の、後作トウモロコシに

第 5 表 後作物の種類と前作効果の関係

後作物	前作効果 †	試験年次 ‡
インゲン	31.7	94, 98
アズキ	27.4	94, 95, 96, 99
ダイズ	20.3	92, 93, 94, 97, 00
ヒマワリ	22.3	92, 93, 94, 95, 96
トウモロコシ	11.5	92, 93, 94, 97, 99
春まきコムギ	5.8	94, 96, 98
バレイショ	5.8	92, 93, 94, 95, 00
ダイコン	3.5	92, 93, 94
キャベツ	2.8	97, 98, 00
ソバ	1.6	94, 95, 96
テンサイ	0.2	92, 94, 98

† 前作効果 (前年の宿主作物栽培による増収効果)
= (A - B) / B × 100

A: 各種の宿主作物跡地における後作物の収量
B: 各種の非宿主作物跡地における後作物の収量
試験年次に示した 2~5 年間の結果の平均値。

‡ 後作物の栽培年次。年次によって土壌条件ならびに前作物の種類が異なる。このため、前作効果の値は目安である。

は 10% 程度の宿主作物の栽培による増収効果が認められた。宿主作物の中でも、春まきコムギとバレイショが後作物となった場合には増収程度が小さく、非宿主作物跡地と宿主作物跡地での収量差は 6% 程度であった。

4) 考察

後作トウモロコシの生育ならびに収量は前作物の種類によって異なり、その主な原因にトウモロコシの AM 菌感染率の違いが考えられることを既に示した。また、AM 菌の宿主範囲は広く、AM 菌の感染によって多くの作物のリン吸収や生育が促進されると報告されていることから、トウモロコシで認められた AM 菌を介する前作効果は、他の多くの後作物にも認められる可能性が考えられる。

試験 1 では、ダイズとバレイショの生育が非宿主作物跡地に比べて宿主作物跡地で優ったのに対して (第 13, 14 図)、キャベツの生育は前作物の影響を受けなかった (第 15 図)。ダイズ、バレイショの播種 50 日後の AM 菌感染率が、非宿主作物のキャベツ、テンサイ後よりも宿主作物のアズキ、トウモロコシ後で高かったことから (第 16, 17 図)、ダイズ、バレイショの生育差は、その AM 菌感染率の違いによるものと考えられた。すなわち、トウモロコシで認

められた前作効果が、ダイズやバレイショでもみられることが明らかとなった。一方、キャベツの AM 菌感染率はいずれの作物跡地でも低かったことから (第 18 図)、非宿主作物であるキャベツの AM 菌感染率は前作物の種類によらず非常に低く、これにより、キャベツの生育にはトウモロコシでみられるような前作効果が現れないと判断した。生育に前作効果が現れなかったキャベツでは、収量にも差が認められなかった (第 21 図)。

以上の結果から、後作物として AM 菌の非宿主作物を栽培した場合には、トウモロコシで認められる前作効果が認められない一方、後作物が宿主作物の場合には、その生育が前作物の種類によって異なることが予想される。しかし、試験 1 では、ダイズとバレイショの生育にみられた前作効果が、ダイズでは収穫期の子実収量にまで認められた (第 19 図) のに対して、バレイショの塊茎収量には前作効果がみられなかった (第 20 図)。また、宿主作物の中にもリン吸収を AM 菌に強く依存する作物と AM 菌への依存度の低い作物があることが示されている (PLENCHETTE et al., 1983)。そこで、後作物が宿主作物の場合にも、その種類によって前作効果の程度に差がある可能性が考えられる。そこで、各種後作物の収量に及ぼす前作物の影響を示した (第 5 表)。

試験 2 に用いた後作物の中で、インゲンマメ、アズキ、ダイズ、ヒマワリ、トウモロコシ、春まきコムギ、バレイショが AM 菌の宿主作物である。本試験の結果から、後作物が宿主作物であっても、前年の宿主作物の栽培による増収程度には差があることが明らかとなった。宿主作物の栽培による増収はマメ類で大きく、ヒマワリ、トウモロコシがこれに次ぎ、春まきコムギやバレイショではほとんど収量に差が認められなかった (第 5 表)。これは、マメ類、トウモロコシのリン吸収は AM 菌への依存度が高く、バレイショでは依存度が低く、ムギ類ではリン吸収を AM 菌に依存しないことを示した PLENCHETTE et al. (1983) の結果とほぼ一致する。AM 菌による作物のリン吸収促進は、主に、作物のリン吸収域の拡大による (HAYMAN, 1983; SMITH and READ, 1997) ことが示されており、その効果は根の表面積が小さく、作物自体のリン吸収域が小さい作物で顕著であると報告されている (PLENCHETTE et al., 1983; BRUNDRETT, 1991)。本試験でも、細根の少ないマメ類、ヒマワリで前作物の影響が大きく、細根の多いコム

ギで前作物の影響が小さかった。以上の結果から、宿主作物が後作物になった場合にも前作効果の現れ方が異なり、その程度は後作物の AM 菌依存度と関連があると考えられた。先に示したアマ (linseed) の収量が AM 菌感染率の高い宿主作物後で高かったのに対し (THOMPSON, 1991)、オオムギの収量は宿主作物跡地で高くない (BLACK and TINKER, 1979) という相反する結果も、オオムギには細根が多く、AM 菌に対するリン吸収の依存度が低いことによって引き起こされていたと解釈できる。そこで、輪作順序を決める場合、AM 菌への依存度が高い AM 菌の宿主作物を栽培する時ほど、前年に宿主作物を導入する効果が高いと考えられる。

5) 要約

後作トウモロコシで認められた前作効果が、トウモロコシ以外の作物にもみられるか否かを明らかにするために、各種の後作物を用いて前後作の組み合わせ試験を行なった。

AM 菌の非宿主であるキャベツの生育は、前作物の影響を受けなかった。これは、キャベツの AM 菌感染率が、いずれの作物跡地でも低いことに起因すると判断した。ダイコン、ソバ、テンサイ (非宿主) の収量にも宿主作物跡地と非宿主作物跡地の間に差が認められなかったことから、AM 菌の非宿主作物には、前作効果が現れにくいことが示された。

一方、バレイショ、ダイズ (宿主作物) の生育は、トウモロコシと同様に AM 菌の非宿主であるキャベツ、テンサイ跡地よりも宿主のアズキ、トウモロコシ跡地で優った。バレイショ、ダイズの AM 菌感染率が非宿主より宿主作物の後で高かったことから、それらの生育差も、トウモロコシと同様に前作物の違いによる AM 菌感染率の差に起因すると判断した。後作物が宿主作物の場合、前作効果の程度には作物間差があり、インゲンマメ、アズキなどへの影響が大きく、春まきコムギとバレイショには前年の宿主作物栽培による増収効果がほとんどみられなかった。

・ 前作効果に影響を及ぼす環境要因の解明

北海道農業試験場の黒ボク土圃場におけるトウモロコシの生育は、AM 菌を増殖させる働きをもつ

AM 菌の宿主作物の跡地で優り、AM 菌密度を低下させる非宿主作物の跡地では劣った。この前作効果は、後作物が AM 菌の非宿主作物である場合には認められないものの、多くの宿主作物では、前年に宿主作物を栽培することによってその生育が改善される可能性が示された。

これまでに示した結果はすべて、北海道農業試験場の黒ボク土において得られたものである。しかし、前作効果は年次や場所によって現れ方が異なることがある。本章では、年次や地域による前作効果の変動を明らかにするために、土壌水分、地温、土壌のリン肥沃度ならびに土壌の種類の影響を検討した。

1. 土壌水分の影響

1) はじめに

- 1 で示した通り、北海道農業試験場の黒ボク土圃場では、2 カ年にわたり AM 菌密度の差によって生ずる前作効果が認められた。しかしながら、北海道では気象の変動が非常に激しいために、前作効果の年次による変動を明らかにする必要があり、そのためには気象要因が前作効果に及ぼす影響を検討しなければならない。様々な気象要因の中で、北海道の畑作物の生産性に最も大きな影響を及ぼす要因は温度であるが、これに次いで降水量（土壌水分）が畑作物の生育・収量を大きく左右している（菊池、1999）。

作物のリン吸収は土壌の水分条件に影響され、乾燥条件では作物の根を介したリン吸収が減少することが知られている（MEDERSKI and WILSON, 1960; OLSEN et al., 1961; MACKAY and BARBER, 1985）。一方、コムギ（ELLIS et al., 1985）、トウモロコシ（SYLVIA et al., 1993）では、AM 菌の接種によって乾燥ストレスが軽減される例が示された。さらに、AM 菌の感染は、水分ストレスに影響されない（ALLEN et al., 1989; SIMPSON and DAFT, 1990; BRYLA and DUNIWAY, 1997）という報告がある一方、水分ストレスによって AM 菌の感染率が減少する（OSONUBI, 1994; RUIZ-LOZANO and AZCON, 1995）という報告もある。これにより、土壌水分が AM 菌の関与する前作効果に影響を及ぼす可能性も考えられる。しかしながら、これまでに土壌水分と AM 菌の感染の関係を調べた報告では、北海道の乾燥条件よりもかなり強い水分ストレス（-1,000 kPa 以下）の影響が論議されている。そこで、本節では、北海道の畑作地帯でも起こりう

る水分ストレスが、AM 菌の感染や前作効果に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。

北海道農業試験場の黒ボク土圃場で行なった前後作の組合せ試験の中で、降水量が平年並～平年値以下であった 1990-1992 年の試験結果については、章ですでに示した。本節では、まずはじめに、平年に比べて多雨に経過した 1993 年における前後作の組合せ試験の結果を、1992 年までの結果と比較した。次に、各種作物の跡地土壌をポットにつめて土壌水分を変えてトウモロコシを栽培し、前作物の種類が後作トウモロコシの AM 菌感染率、リン吸収量ならびに生育に及ぼす影響を、土壌水分条件ごとに検討した。さらに、土壌水分条件によって前作効果の現れ方が異なった場合、それがトウモロコシの根を介したリン吸収効率の違いによるものであるのか、それともトウモロコシ根への AM 菌感染の違いに起因するのかについて解析した。

2) 実験方法

(1) 試験 1

各種作物の栽培が、後作トウモロコシに及ぼす影響の年次間差を明らかにするために、1990-1991 年、1991-1992 年に引き続き、1992-1993 年にも圃場試験を行なった。1 年目（1992 年）には、トウモロコシの前作物として、ヒマワリ「DO 707」、トウモロコシ「オカホマレ」、ダイズ「キタホマレ」、バレイショ「男爵薯」、春まきコムギ「ハルユタカ」、ダイコン（*Raphanus sativus* L.）「T340」、テンサイ「モノホマレ」を栽培する区、ならびに無作付け区を設けた。試験は各 5 × 5 m の区画で、3 反復にて行なった。各前作物栽培区ならびに無作付け区には、それぞれ ha 当たり、150 kg N、150 kg K₂O となるように尿素と硫酸カリウムを施肥し、過リン酸石灰を施用する区（200 kg P₂O₅ ha⁻¹）ならびに無施用の区を設けた。各作物とも、収穫期に地上部をすべて圃場外に持ち出した。また、バレイショ、ダイコンとテンサイについては、地下部も収穫し、圃場外に持ち出した。

各作物を収穫した跡地土壌は、後作トウモロコシの播種時期まで耕起しなかった。1993 年播種のトウモロコシに対しては、ha 当たり 150 kg N、150 kg K₂O となるように尿素と硫酸カリウムを施肥した。各作物跡地のうち、前作物にリン酸を施用した区には 200 kg P₂O₅ ha⁻¹ の過リン酸石灰を再び施用し、前作物にリン酸を施用しなかった区では、引き続きリ

ン酸を無施用とした。後作トウモロコシの栽植密度は 63,000 本 ha⁻¹ とした。収穫期には、後作トウモロコシの子実収量を前作物ごとに調査した。

(2) 試験 2

1993 年に北海道農業試験場の黒ボク土圃場に、前作物としてヒマワリ「DO 707」、トウモロコシ「オカホマレ」、ダイズ「キタホマレ」、インゲンマメ (*Phaseolus vulgaris* L.)「大正金時」、アズキ「エリモショウズ」、バレイショ「男爵薯」、春まきコムギ「ハルユタカ」、シロガラシ「キカラシ」、ダイコン「T340」、テンサイ「モノホマレ」ならびにソバ (*Fagopyrum esculentum* Moench)「キタワセソバ」を栽培する区と無作付けにする区を設けた。各区とも、ha 当たり 150 kg N, 150 kg K₂O となるように尿素と硫酸カリウムを施肥した。各作物とも、収穫期に地上部をすべて圃場外に持ち出した。また、バレイショ、ダイコンとテンサイについては、地下部も収穫して圃場外に持ち出した。

1994 年 4 月に、各作物の栽培跡地と無作付け跡地から土壌を採取して、風乾した。5 mm のふるいを通した後、各土壌を 4 kg ずつポットにつめ、1.0 g N pot⁻¹ になるように硝酸カリウムを施用した。各ポットには、4 粒のトウモロコシ「オカホマレ」種子を播種し、発芽した後、2 本に間引いた。播種 10 日目までは、各ポットに同量の灌水を行い、11 日目から 47 日目までは -10 kPa (圃場容水量、湿潤: W), -50 kPa (毛管連絡切断点、中庸: M), <-63 kPa (毛管連絡切断点よりも乾燥した条件、乾燥: D) の 3 段階になるよう、灌水量を変えて土壌水分を調節した。土壌水分はテンシオメーターで測定した。各処理は 4 反復で行ない、トウモロコシは、播種 47 日目に収穫した。

後作トウモロコシの地上部 (播種 47 日後) を 70 で乾燥し、秤量した。試料はケルダール分解し、分解液中のリンと窒素の濃度は前述の方法により決定した。

トウモロコシの栽培に先立ち、各作物跡地における AM 菌の孢子密度を前述の方法によって測定した。また、土壌の有効態リンはトルオーグ法で測定した。

播種 47 日後のトウモロコシの根を採取し、トリパンブルーで染色した後、AM 菌感染率の測定に供した。

(3) 試験 3

北海道農業試験場の黒ボク土圃場よりエンバク跡地土壌を採取し、土着 AM 菌を滅菌するために、1 日間隔で 2 回、100、60 分間のオートクレーブ処理をした。なお、本土壌の有効態リンは 95.1 mg P kg⁻¹ (トルオーグ法) であった。まず、ポットの底部に 2 kg の滅菌土壌を充填した。本試験では、出光興産 (株) より購入したドクターキンコンを AM 菌の接種源として用い、1 kg の滅菌土壌に本接種源を 0, 10, 50 g 加えて、よく混合した。接種源を混合した 1 kg の土壌を、先に充填した 2 kg の滅菌土壌の上に重ねてつめた。なお、0, 10 g の AM 菌を接種する区においては、あらかじめオートクレーブした 50 あるいは 40 g の接種源を同時に混合した。これは、AM 菌資材からの AM 菌以外 (リンなど) の持ち込みによる影響を小さくするためである。各ポットには、硝酸カリウムを 1 g N pot⁻¹ になるように施用し、4 粒のトウモロコシ「オカホマレ」種子を播種して発芽後、2 本に間引いた。

播種 10 日目までは、各ポットに同量の灌水を行い、11 日目から 75 日目までは -10 kPa (圃場容水量、湿潤: W), -50 kPa (毛管連絡切断点、中庸: M), <-63 kPa (毛管連絡切断点よりも乾燥した条件、乾燥: D) の 3 段階に、灌水量を変えて土壌水分を調節した。各処理は 4 反復で行ない、トウモロコシは、播種 75 日目に収穫した。

トウモロコシの地上部 (播種 75 日後) を 70 で乾燥し、秤量した。トウモロコシのリン含有率は、前述の方法により決定した。

播種 75 日後に採取したトウモロコシの根を用いて、前述の方法で AM 菌感染率を求めた。

3) 結果

(1) 試験 1

1991-1993 年に栽培した後作トウモロコシの生育初期 (6 月) の気象条件を第 6 表に示した。平均気

第 6 表 1991-1993 年の 6 月の気象条件

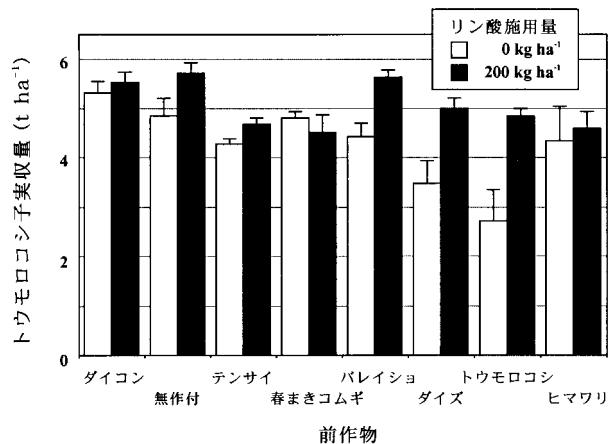
年	平均気温 (°C)	日射量 (MJ m ⁻²)	降水量 (mm)	平均地温 (°C)
1991	17.8	590.9	15.0	18.4
1992	15.4	550.2	32.0	18.3
1993	14.6	494.6	81.5	17.4

温は、1991 年はやや高く、1992、1993 年は平年並であった。日射量は、1991、1992 年が平年並、1993 年はやや低かった。降水量は、1991 年は平年より低く、1992 年も平年よりやや低かった。これに対して、1993 年 6 月の降水量は 81.5 mm で、1992 年、1991 年のほか、平年値の 52.5 mm と比較しても高かった。地温は 3 カ年とも平年並であった。

1991、1992 年とは異なって 1993 年の後作トウモロコシの子実収量は、リン酸無施用区のダイズ、トウモロコシ跡地でやや劣った。ただし、1991、1992 年に比べて 1993 年には、前作物の種類は後作トウモロコシの生育や収量に大きな影響を及ぼさなかった。すなわち、AM 菌の非宿主作物であるダイコン、テンサイの栽培跡地ならびに無作付け跡地のトウモロコシの子実収量は、ヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、バレイショ、春まきコムギといった宿主作物跡地のトウモロコシ収量とほぼ同等であった（第 22 図）。また、リン酸施用の有無も、1991 年に比べ、トウモロコシの子実収量には大きな影響を及ぼさなかった。

（2）試験 2

土壌の有効態リンは、無作付け、ソバ、ヒマワリ、シロガラシ、インゲンマメ、ダイコン跡地に比べて、アズキ跡地で有意に高かった。また、バレイショ跡地の有効態リンも、無作付け、ソバ、ヒマワリ跡地に比べて高かった（第 7 表）。しかしながら、それ以外には、前作物の違いによる有効態リンの差は認められなかった。また、土壌の有効態リンは、前作



第 22 図 前作物が後作トウモロコシの子実収量に及ぼす影響（1993）

エラーバーは標準誤差を示す。

物が AM 菌の宿主作物（バレイショ、ダイズ、コムギ、インゲンマメ、アズキ、トウモロコシ、ヒマワリ）であるか否かによって一定の傾向をもたなかった。

土壌中の AM 菌胞子密度は、前作物の種類によって異なった（第 7 表）。ヒマワリ、トウモロコシ、アズキ、インゲンマメなどの宿主作物を栽培した跡地土壌では、ソバ、シロガラシ、ダイコン等の非宿主作物の栽培跡地あるいは無作付け跡地の土壌に比べて AM 菌の胞子密度が高かった。なお、バレイショは宿主作物であるが、跡地土壌中の AM 菌の胞子密度は、非宿主作物跡地なみに低かった。

後作トウモロコシの地上部乾物重は、前作物の種類ならびに土壌水分条件によって大きく異なった。ヒマワリ跡地土壌に栽培したトウモロコシの地上部

第 7 表 各作物跡地土壌の有効態リンと AM 菌の胞子密度

前作物	有効態リン (mg kg ⁻¹)	胞子数 (個 kg soil ⁻¹)
ソバ	71.2c	800bc
無作付	72.9c	900bc
テンサイ	—†	—
シロガラシ	73.8bc	800bc
ダイコン	76.9bc	780c
バレイショ	82.1ab	750c
ダイズ	79.0abc	1500ab
コムギ	—	—
インゲン	76.9bc	1900a
アズキ	86.9a	1700a
トウモロコシ	79.0abc	1700a
ヒマワリ	72.9c	1600a

† 分析しなかった。

異なるアルファベット間には 5% 水準において有意差があることを示す。

乾物重は、D 区で 11.8 g pot⁻¹、M 区で 23.2 g pot⁻¹、W 区で 29.9 g pot⁻¹ であった。各土壌水分条件のヒマワリ後トウモロコシの地上部乾物重を 100 として、前作効果を土壌水分条件ごとに比較すると（第 23 図）、いずれの土壌水分条件においても、ヒマワリ、トウモロコシ、アズキ、インゲンマメ、春まきコムギならびにダイズ跡地のトウモロコシの地上部乾物重は、ソバ、無作付け、テンサイ、シロガラシ、ダイコン、バレイショ後に比べて高かった。この前作効果は、湿潤な土壌に比べて、乾燥した土壌条件において顕著に認められた。例えば、乾燥条件（D 区）

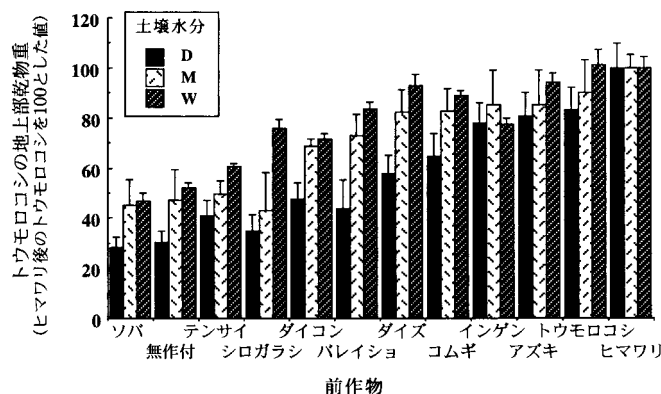
のバレイショ後トウモロコシの地上部乾物重は 5.1 g pot^{-1} で、ヒマワリ後のわずか 44% であったのに対し、湿潤な W 区のバレイショ後トウモロコシの地上部乾物重は 24.9 g pot^{-1} で、ヒマワリ後の 83% であった。

後作トウモロコシの AM 菌感染率もまた、前作物の種類によって大きく異なった。ヒマワリ、トウモロコシ、アズキ、インゲンマメ、春まきコムギ、ダイズ後のトウモロコシには、多くの AM 菌感染が認められたのに対して、ソバ、無作付け、テンサイ、シロガラシ、ダイコン、バレイショ後のトウモロコシでは AM 菌感染率が低かった(第 24 図)。また、前作物の違いによるトウモロコシの AM 菌感染率の差

異は、乾燥条件で顕著であった。そして、土壌水分条件の改善にともなって、トウモロコシの AM 菌感染率は、非宿主作物跡地でも増加した。

トウモロコシのリン吸収量も、前作物だけではなく土壌水分条件の影響を受け、前作物の種類や土壌水分条件によって 3.96 から $78.6 \text{ mg P pot}^{-1}$ の範囲で大きく異なった。各土壌水分条件において、トウモロコシの地上部乾物重は、リン吸収量と正に相関していた。また、トウモロコシ根の AM 菌感染率とリン吸収量には高い正の相関があることが示された(第 25 図)。

ヒマワリ、トウモロコシ、アズキ、インゲンマメ、ダイズ跡地の AM 菌密度が高い条件下(AM 菌胞子数

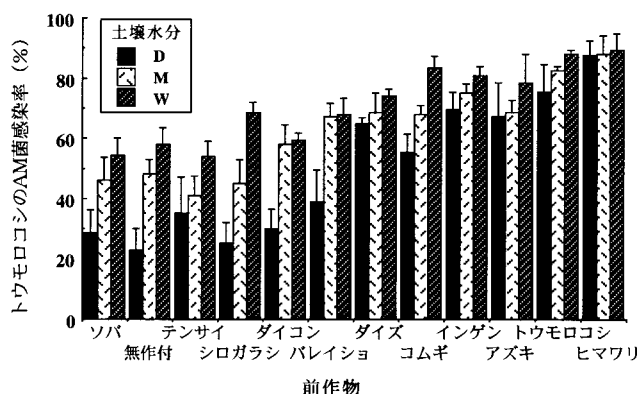


第 23 図 前作物が後作トウモロコシの生育に及ぼす影響と土壌水分の関係 (播種 47 日後)

注) トウモロコシの地上部乾物重は、各土壌水分条件下でヒマワリ後のトウモロコシを 100 とした値。ヒマワリ後のトウモロコシの地上部乾物重は、D 区で 11.8 g pot^{-1} 、M 区で 23.2 g pot^{-1} 、W 区で 29.9 g pot^{-1} であった。

D: $< -63 \text{ kPa}$ (乾燥); M: -50 kPa (中庸); W: -10 kPa (湿潤)。

エラーバーは標準誤差を示す。

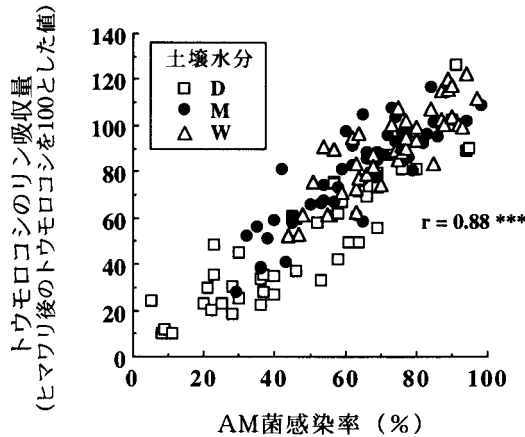


第 24 図 前作物が後作トウモロコシの AM 感染率に及ぼす影響と土壌水分の関係 (播種 47 日後)

D: $< -63 \text{ kPa}$ (乾燥); M: -50 kPa (中庸); W: -10 kPa (湿潤)。

エラーバーは標準誤差を示す。

1500 kg⁻¹以上)では, トウモロコシ根の AM 菌感染率の平均値は, D 区で 73.0%, W 区で 82.2% であった。一方, AM 菌密度の低いソバ, 無作付け, シロガラシ, ダイコン, パレイショ跡地では (AM 菌胞子数 900 kg⁻¹以下), D 区の AM 菌感染率は 29.2% と著しく低

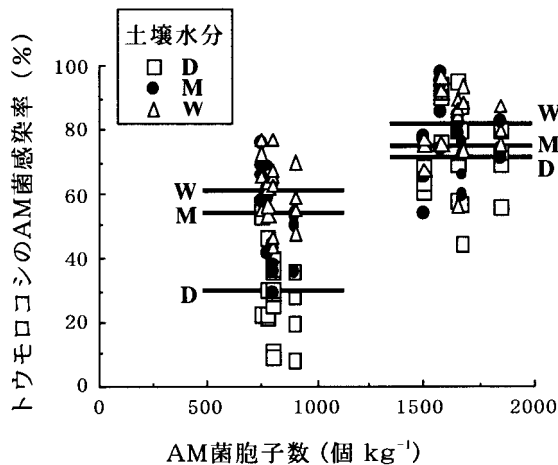


第 25 図 後作トウモロコシの AM 菌感染率とリン吸収量の関係 (播種 47 日後)

注) トウモロコシのリン吸収量は, 各土壌水分条件下でヒマワリ後のトウモロコシを 100 とした値。

D: <-63 kPa (乾燥); M: -50 kPa (中庸); W: -10 kPa (湿潤)。

**1% 水準で有意。



第 26 図 AM 菌胞子数と後作トウモロコシの AM 菌感染率の関係 (播種 47 日後)

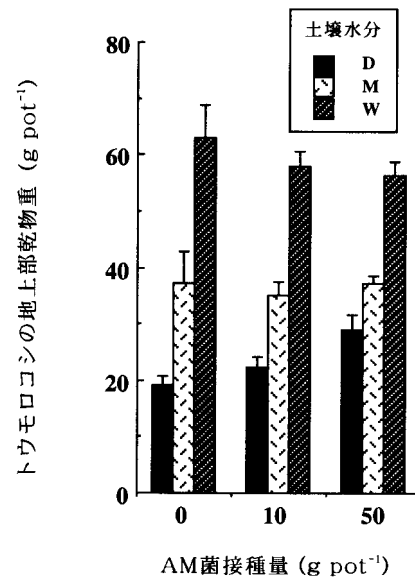
D: <-63 kPa (乾燥); M: -50 kPa (中庸); W: -10 kPa (湿潤)。

各横棒は, AM 菌密度が高い条件 (胞子数 1500 個 kg⁻¹以上) と低い条件 (胞子数 900 個 kg⁻¹以下) において, D 区, M 区, W 区の平均値を示す。

かったが, W 区へと水分条件が改善されることによって, AM 菌感染率も 61.6% と大きく改善された (第 26 図)。

(3) 試験 3

本試験における土壌水分条件では, 土壌水分が高いほどトウモロコシの生育が優った。AM 菌の接種量とトウモロコシ生育との関係は, 土壌水分条件によって異なり, 乾燥条件の D 区では, AM 菌の接種



第 27 図 異なる土壌水分条件下におけるトウモロコシへの AM 菌の接種効果 (播種 75 日後)

D: <-63 kPa (乾燥); M: -50 kPa (中庸); W: -10 kPa (湿潤)。

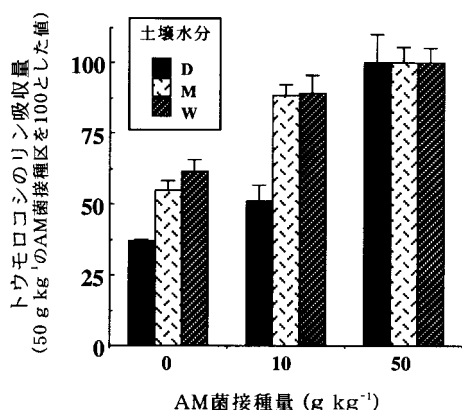
エラーバーは標準誤差を示す。

量に応じてトウモロコシの地上部乾物重が増加したものの (第 27 図), M, W 区の湿潤な条件では, トウモロコシの生育に AM 菌の接種効果がみられなかった。

トウモロコシのリン吸収量にも土壌水分の影響が顕著に現れ, 50 g の AM 菌を接種した区では, トウモロコシのリン吸収量は 89.1 (D 区), 94.4 (M 区), 128.6 (W 区) mg pot⁻¹ であった。各水分条件における 50 g 接種区のリン吸収量を 100 として, トウモロコシのリン吸収に及ぼす接種 AM 菌密度の影響を調べたところ, いずれの水分条件においても, トウモロコシのリン吸収量は AM 菌の接種量に伴い増加した。しかしながら, この AM 菌接種によるリン吸収量の増加程度は乾燥条件で顕著であり, M 区, W 区

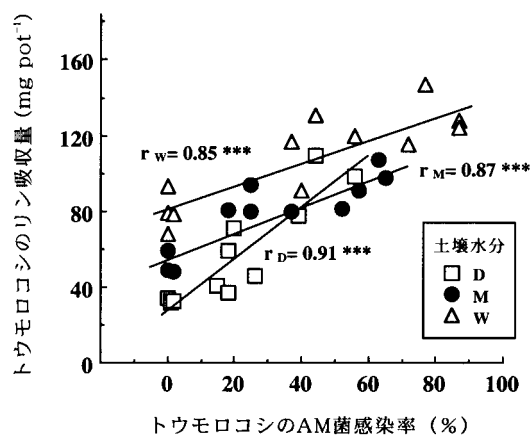
では小さかった(第28図)。

乾燥条件(D区)では、トウモロコシのリン吸収量が地上部乾物重と正に相関していたのに対して、湿潤条件(M, W区)では、トウモロコシのリン吸収量の増加にともなう生育の改善がみられなかった(第29図)。一方、トウモロコシのリン吸収量は、いずれの水分条件でも、AM菌感染率と正に相関していた。しかしながら、AM菌感染率の向上に伴うトウモロコシのリン吸収量の増加は、乾燥条件で顕



第28図 AM菌の接種量と土壌水分がトウモロコシのリン吸収量に及ぼす影響
(播種75日後)

D: <-63 kPa (乾燥); M: -50 kPa (中庸);
W: -10 kPa (湿潤).
エラーバーは標準誤差を示す。

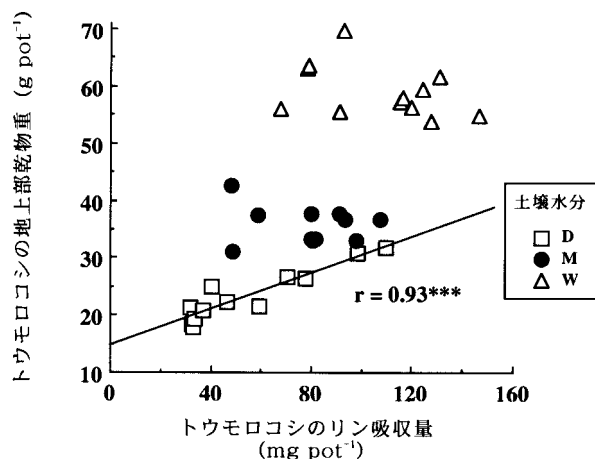


第30図 トウモロコシのAM菌感染率とリン吸収量の関係
(播種75日後)

D: <-63 kPa (乾燥); M: -50 kPa (中庸);
W: -10 kPa (湿潤).
***0.1%水準で有意。

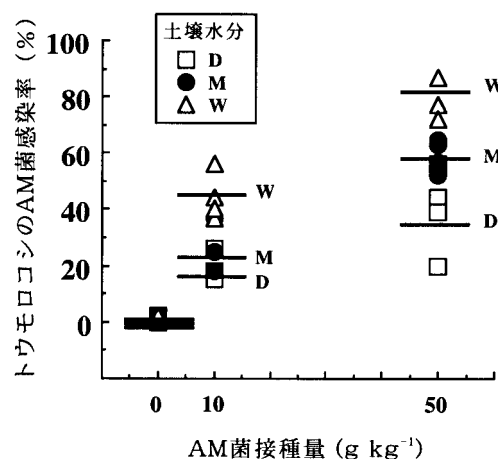
著であった(第30図)。

50 gの接種源を加えた場合、乾燥条件(D区)における平均値が40.0%であったAM菌感染率が、湿潤条件のW区では80.7%になった。10 g接種区では、D区で19.2%だった感染率がW区では44.3%へと高まった。一方、無接種区では、いずれの水分条件においてもAM菌の感染が認められなかった(第31図)。



第29図 トウモロコシのリン吸収と地上部乾物重の関係(播種75日後)

D: <-63 kPa (乾燥); M: -50 kPa (中庸);
W: -10 kPa (湿潤).
**1%水準で有意。



第31図 AM菌接種量とトウモロコシのAM菌感染率の関係(播種75日後)

D: <-63 kPa (乾燥); M: -50 kPa (中庸);
W: -10 kPa (湿潤).
各横棒は、AM菌接種量ごとに、D区、M区、W区の平均値を示す。

4) 考察

1991, 1992 年に栽培したトウモロコシの AM 菌感染率は、前年に栽培した作物の種類によって大きく異なり(第 9 図), その原因は、前作物が AM 菌の宿主であるか否かによる AM 菌密度の差であることが示された。そして、このトウモロコシの AM 菌感染率の差によって、1991, 1992 年の後作トウモロコシの子実収量は、AM 菌の宿主作物後で高く、非宿主作物後で低かった(第 5, 6 図)。しかしながら、この前作効果には年次間差があり、1993 年には宿主作物後と非宿主作物後に栽培したトウモロコシの子実収量には差がみられなかった(第 22 図)。北海道は気象変動が激しいため、気象要因と前作効果の現れ方との関係について整理する必要がある。

1993 年と 1991, 1992 年の気象条件を比較した場合、AM 菌の感染が始まるトウモロコシの生育初期(6 月)の降水量に大きな違いが認められた。梅雨のない北海道では、通常、6 月の降水量が少なく、1991, 1992 年の 6 月の降水量は平年値よりもさらに少なかった。しかし、前作効果がみられなかった 1993 年には、トウモロコシの生育初期から降雨が多く、6 月の降水量も平年値を大きく上回っていた(第 6 表)。そこで、土壌水分の条件によって、AM 菌密度の差によって生ずる前作効果の現れ方が異なる可能性が考えられる。

そこで、試験 2 では土壌水分を変えて前作効果を調べた。パレイショを除く宿主作物の跡地では AM 菌胞子の密度(第 7 表)とトウモロコシの AM 菌感染率(第 24 図)、地上部乾物重(第 23 図)が高く、トウモロコシのリン吸収量と AM 菌感染率が高く相関していた(第 25 図)。これより、本試験で認められた前作効果も、前作物の違いによる AM 菌密度の差に起因するものと判断した。なお、AM 菌の宿主作物であるパレイショ跡地で胞子密度が低かったのは、パレイショの AM 菌感染率が低いことに起因するものと思われる(THOMPSON, 1991)。

前作物の違いによるトウモロコシの生育差は土壌水分条件によって異なり(第 23 図)、乾燥条件で顕著に認められた。AM 菌の胞子密度が高い宿主作物跡地土壌では、乾燥条件(D)で 73.0% だった感染率が湿潤条件(W)では 82.2% へとわずかに増加する一方で、AM 菌の胞子密度が低い土壌では、乾燥条件(D)でわずか 29.2% だった感染率が水分条件の改善(W)により 61.6% へと大幅に増加した(第

26 図)。そして、湿潤条件では前作物の違いによる AM 菌感染率の差が小さくなった。これより、土壌水分の増加に伴って前作効果が縮小する原因の一つは、AM 菌感染率の差の縮小であると考えられた。

AM 菌の胞子発芽は、土壌水分が圃場容水量がそれ以上で促進され、圃場容水量以下では、乾燥に伴い低下する(DANIELS and TRAPPE, 1980)。また、一度、胞子が発芽すると、AM 菌(*Acaulospora laevis*)菌系の乾燥に対する耐性が急速に低下すると考えられている(JASPER et al., 1993)。そこで、土壌水分が高まるにつれて、AM 菌の胞子発芽が促進され、また発芽した菌系の生存率も高まることにより、非宿主作物の跡地で AM 菌密度が低い土壌でも、AM 菌がトウモロコシの根に効率良く感染したと考えられる。なお、AM 菌感染率と土壌水分の関係については、乾燥ストレスによって感染率が影響を受けない(NELSEN and SAFIR, 1982; SYLVIA et al., 1993)という報告と、乾燥ストレスによって感染率が低下する(HETRICK et al., 1984; BUSSE and ELLIS, 1985; OSO-NUBI, 1994)という報告があるが、試験 2 の結果をふまえて考えると、前者は AM 菌密度の高い条件で、後者は AM 菌密度の低い条件で試験した可能性が考えられる。

一方、土壌水分の増加によって、AM 菌感染率だけでなく、トウモロコシの根を介したリン吸収も改善されることが知られている(MEDERSKI and WILSON, 1960; OLSEN et al., 1961)。そして、その原因には、根の生育促進や土壌から根の表面へのリンの拡散速度の向上が挙げられている(OLSEN et al., 1965; MATHAB et al., 1971; HIRA and SINGH, 1977)。そこで、試験 2 において、土壌水分の増加に伴って非宿主作物跡地でもトウモロコシの生育とリン吸収が改善し、宿主作物跡地との差が縮小した原因には、水分ストレスの軽減による AM 菌感染効率の向上の他に、根の伸長やリンの拡散速度の増加も考えられる。試験 3 では、土壌水分の増加に伴う非宿主作物後のトウモロコシの生育改善が、AM 菌感染率の改善によるものか、根の伸長やリンの拡散速度の増加によるものかを明らかにするために、AM 菌が感染していないトウモロコシと感染しているトウモロコシで、土壌水分が生育とリン吸収に及ぼす影響を比較した。

試験 3 では、AM 菌の接種効果は乾燥条件で顕著に現れ、土壌水分の増加とともに AM 菌密度の違いによるトウモロコシの生育とリン吸収量の差は縮小

した(第 27, 28 図)。また, 土壌水分の増加に伴って AM 菌感染率も高まった(第 31 図)。そして, 各土壌水分条件で AM 菌感染率がリン吸収量と相関関係を有していた(第 30 図)。これは, AM 菌感染率が乾燥ストレスで低下することを示した報告(OSONUBI, 1994; RUIZ-LOZANO and AZCON, 1995)や試験 2 の結果と一致する。しかしながら, AM 菌感染の認められない無接種区のトウモロコシでも(第 31 図), 水分ストレスの軽減によってリン吸収量が増加した(第 28 図), 土壌中の AM 菌密度の影響が縮小した(第 27 図)。これより, トウモロコシへの前作効果が, 土壌水分の増加に伴い認められなくなる原因には, AM 菌の感染効率の改善による AM 菌感染率の差の縮小の他に, 根の伸長やリンの拡散速度の増加によって AM 菌感染率が低いトウモロコシでも根を介したリン吸収量が増大することが考えられた。

5) 要約

土壌水分条件が前作効果に及ぼす影響を検討した。北海道農業試験場の黒ボク土圃場における前後作試験の結果を, 降水量の異なる年次間で比較すると, 6 月の降水量が平年値以下であった 1991, 1992 年に比べて, 平年値を大きく上回った 1993 年には, 後作トウモロコシの生育差が小さいことが明らかになった。

そこで, 土壌水分の影響を明らかにするために, 土壌水分を調節した各種作物の跡地土壌でトウモロコシの AM 菌感染率と生育を調査した。後作トウモロコシで認められた前作効果は乾燥条件では顕著であったが, 土壌水分の増加にともない縮小した。また, AM 菌の孢子密度が低い非宿主作物跡地の土壌でも, 土壌水分の増加とともに AM 菌感染率が高まって宿主作物跡地との差が縮小した。以上の結果から, 土壌水分の増加に伴う AM 菌感染率の差の縮小が, 湿潤条件で前作効果が小さい原因の一つと判断した。

次に, 土壌水分を調節したポットで, トウモロコシへの AM 菌の接種効果を検討した。トウモロコシの生育, リン吸収に対する AM 菌の接種効果は乾燥条件で顕著であり, 土壌水分が増加すると認められなくなった。AM 菌の感染が認められない無接種区のトウモロコシでも, 土壌水分の増加に伴って生育とリン吸収が改善し, 接種区との差が縮小したことから, 土壌水分の増加による根の伸長やリンの拡散

の増加も, 土壌水分が高い条件においてトウモロコシ生育が土壌中の AM 菌密度の影響を受けなくなる一因と考えられた。以上より, 乾燥条件では AM 菌の感染効率が低く, 作物の根を介したリン吸収も減少することから, 畑作物の生育初期に降水が少ない北海道では, 宿主作物の栽培による後作物の生育改善効果が大きいと考えられる。

2. 地温の影響

1) はじめに

様々な気象要因の中で, 北海道における農業生産性に最も大きな影響を及ぼす要因は温度であり(菊池, 1999), 作物のリン吸収は, 他の養分と比べて, 低温時に顕著に低下する(藤原と岸本, 1988)。そこで, 低温条件においても, AM 菌の感染を高めることによって作物のリン吸収を促進できれば, 北海道においてたびたび見舞われる低温の影響を軽減できる可能性がある。しかしながら, これまでに前作効果と地温の関係を調べた例はなく, 宿主作物の栽培によって増殖した土着 AM 菌が, 低温条件でも後作物の生育を改善するか否かは確認されていない。

温度は AM 菌の動態にも影響し, 低温条件では孢子発芽(小林, 1988), 菌糸の伸長(SCHENCK and SCHRODER, 1974)や作物への感染(1994; SMITH and RONCADORI, 1986; VOLKMAR and WOODBURY, 1988; BAON et al.,)が抑制されると報告されている。さらに, 接種 AM 菌の効果も地温によって異なり, AM 菌による作物生育の改善効果が低地温条件下で認められない例も報告されている(SMITH and RONCADORI, 1986)。このように, 作物のリン吸収や AM 菌の感染や効果が温度によって異なることから, 温度条件によって前作効果の現れ方が異なる可能性がある。そこで, 本節では, 前作効果の年次や地域による変動に温度条件が関与しているか否かを明らかにするために, 低地温を含む異なる地温レベルにおいて, 前作物が後作トウモロコシの生育, リン吸収量, AM 菌感染率に及ぼす影響を検討し, 地温と前作効果との関係を考察した。

2) 実験方法

(1) 土壌

本研究には, 1999 年 4 月に北海道農業試験場圃場(下層台地多湿黒ボク土)の作土層より採取した土壌を供試した。本圃場は, 前年にエンバクを栽培し

た跡地である。土壌は、風乾したのちに 5 mm のふるいを通し、3.3 kg ずつポットに充填した。

(2) 前作物の栽培

窒素 1 g pot⁻¹ 相当の硝酸カリウムを施用したポットに、ヒマワリ「りん蔵」(AM 菌宿主)あるいはシロガラシ「キカラシ」(非宿主)を播種し、4 月から 7 月にかけてガラス室(地温の制御なし)で栽培した。ヒマワリは播種 76 日後、シロガラシは播種 72 日後に収穫した。各前作物の収穫跡地土壌は 25 日間、5~10℃ に保存した。これは、形成された直後の AM 菌の胞子は休眠状態であり、それを打破するためである。各前作物の根は収穫せず、保存期間中は土壌をかく乱しなかった。

(3) 後作トウモロコシの栽培

各前作物の栽培跡地土壌を 5 mm のふるいにかけてヒマワリ、シロガラシの根を取り除き、再び 3.1 kg (風乾土) ずつポットに詰めた。そして、各ポットに窒素 1 g 相当の硝酸カリウムを施用して、トウモロコシ「パイオニア 3790」を播種した。トウモロコシは、1999 年 8 月から 10 月にかけて北海道農業試験場のクリオトロン内の根圏土壌生態実験室(地温と気温を別々に制御しながら植物を栽培するための施設)で栽培した。トウモロコシの栽培時には、地温を 15℃、20℃、25℃ の 3 段階に調節した。なお、地温 25℃ 区の場合のみ夜間の地温を下げ、20℃ とした。また、いずれの区においても、地上部の温度(気温)を、昼温が 25℃、夜温が 20℃ になるように調節した。各区とも、播種 52 日後にトウモロコシを収穫した。試験は 4 反復で行った。

(4) 植物体の分析

後作トウモロコシの地上部は、70℃ で通風乾燥し、秤量した。植物試料は、ケルダール分解し、分解液中のリンと窒素を前述の方法により定量した。また、分解液中のカリウム、カルシウム、マグネシウム、鉄、亜鉛、マンガンは、誘導結合型プラズマ発光分析法(ICP)により定量した。

トウモロコシの根(播種 52 日後)を MURAKAMI et al. (1999) にしたがって採取し、流水にて丁寧に洗浄した。このトウモロコシ根のポット当たりの全根長を格子交点法によって決定した。根長の測定を終えた根試料は、生重を測定した後に一部をはかり

取り、70℃ で通風乾燥した。この乾物重を秤量した後、トウモロコシの地上部と同様の方法により分解し、分解液中に含まれる各種の元素を定量した。また、残りの根試料については乾燥せず、AM 菌感染率の調査に供試した。

(5) AM 菌感染率の測定

前作ヒマワリ(播種 76 日後)、前作シロガラシ(播種 72 日後)と後作トウモロコシ(播種 52 日後)の根を前述のトリパンプルー染色 - 格子交点法による AM 菌感染率の測定に供した。

3) 結果

トウモロコシの窒素、リン、カリウム、カルシウム、マグネシウム、鉄、亜鉛、マンガンの吸収量は、地温の低下とともに減少した。また、その減少程度は、養分の種類によって異なった。シロガラシ跡地に栽培したトウモロコシでは、地温 25℃ 区を 100 とした場合、地温 15℃ 区の地上部乾物重は 15.8 であり、窒素、カリウム、マグネシウム、鉄、亜鉛、マンガン吸収量もこれとほぼ同等の 13.1~18.6 であった(第 32 図)。これより、25℃ から 15℃ への地温の低下により、窒素、カリウム、マグネシウム、鉄、亜鉛、マンガンの吸収は生育と同様にその約 85% が抑制されることが示された。また、25℃ 区を 100 とした時の 20℃ 区の地上部乾物重は 36.1 であり、20℃

区のカリウム、マグネシウム、鉄、亜鉛、マンガン吸収量もほぼ同等であった(32.9 ~ 39.4)。つまり、地温が 25℃ から 20℃ に低下することによって、これらの養分の吸収は生育と同様に約 65% が抑制された(第 32 図)。一方、カルシウムについては、地温の低下による吸収抑制の程度が小さく、15℃ 区で 25℃ 区の 40%、20℃ 区では 25℃ 区の 60% のカルシウムが吸収された。逆に、トウモロコシのリン吸収は、他の元素の吸収に比べて地温の影響を強く受け、25℃ 区に比べると、15℃ 区では 95%、20℃ 区でも 80% 以上のリン吸収が抑制された(第 32 図)。

トウモロコシの地上部乾物重は、地温ならびに前作物の種類によって大きく異なった(第 33 図)。トウモロコシの生育は地温の低下に伴って抑制され、ヒマワリ、シロガラシ跡地ともに地温 25℃ で栽培したトウモロコシの地上部乾物重は 15℃ 区の 6.3 倍であった。また、いずれの地温でも前作効果が認められ、シロガラシ後よりもヒマワリ後でトウモロコ

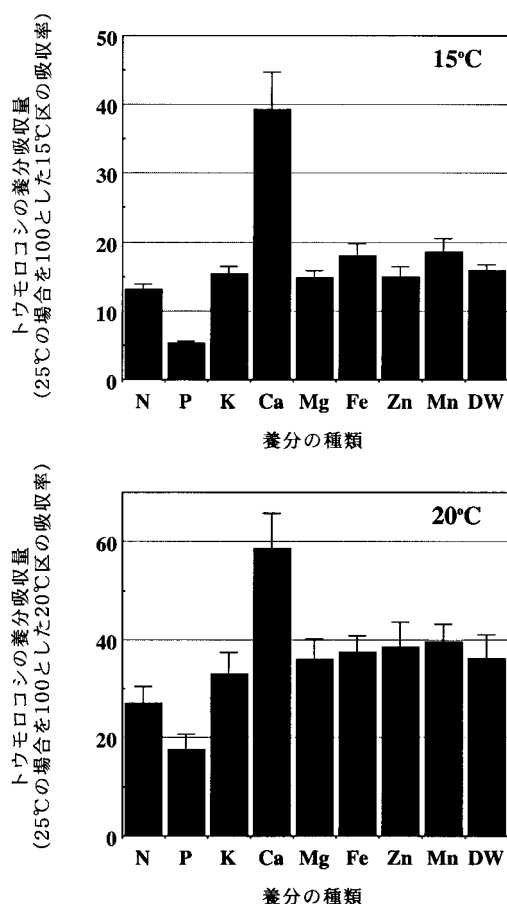
シの生育が優った。ヒマワリ後のトウモロコシの地上部乾物重は、シロガラシ後に比べて、地温 15 で 5.1 倍、20 で 6.5 倍、25 で 5.0 倍であった（第 33 図）。

地温の低下に伴ってトウモロコシの地下部乾物重も減少した。また、いずれの地温においても、シロガラシ後よりもヒマワリ後でトウモロコシの地下部乾物重が大きかった（第 33 図）。ヒマワリ跡地に栽培したトウモロコシの地上部と地下部の乾物重の比（T/R 比）は、地温によらず一定であったが、シロガラシ後のトウモロコシでは、地温低下とともに T/R 比が減少した（第 33 図）。また、トウモロコシの根長も低地温で短くなったが、各地温ともシロガラシ後よりもヒマワリ後で大きかった（第 34 図）。後作トウモロコシのリン吸収量も地温の低下とともに減少した。また、いずれの地温においても、シロガラシ後よりもヒマワリ後のトウモロコシが多くの

リンを吸収した（第 35 図）。

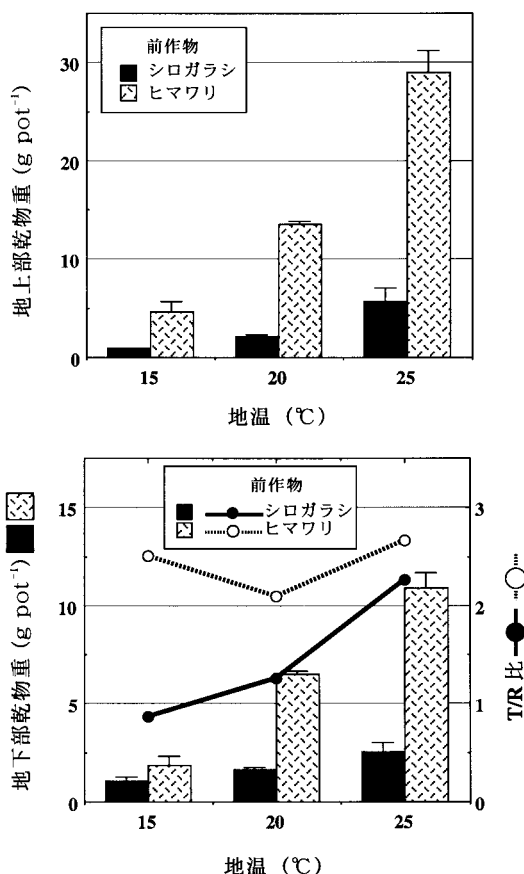
単位根長当たりのトウモロコシのリン吸収量は、地温 25 に比べて 15、20 で劣った（第 36 図）。また、地温 25 では、根長当たりのリン吸収量には前作物の影響がみられなかったが、地温が低い条件ではシロガラシ後よりもヒマワリ後でトウモロコシの根長当たりのリン吸収量が優っていた。また、根重当たりのリン吸収量にも 25 区では前作の影響がみられなかったが、低地温ではシロガラシ後よりもヒマワリ後のトウモロコシで根重当たりのリン吸収量が高かった（第 36 図）。

後作トウモロコシの AM 菌感染率も地温の影響を受け、地温が下がるほど感染率も低かった（第 37 図）。また、いずれの地温においても AM 菌の感染が認められ、各地温ともシロガラシ跡地よりもヒマワリ跡地に栽培したトウモロコシで AM 菌感染率が高かった（第 37 図）。



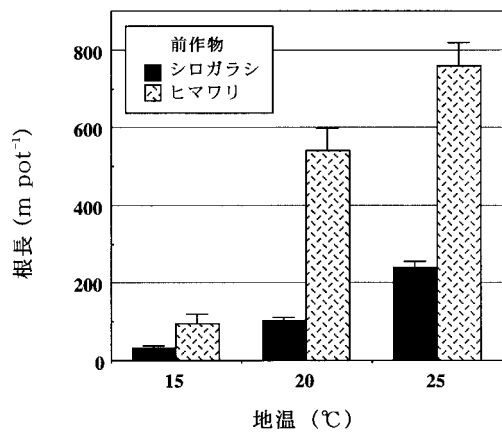
第 32 図 トウモロコシの養分吸収に及ぼす地温の影響。

DW は、地上部乾物重を示す。
エラーバーは標準誤差を示す。

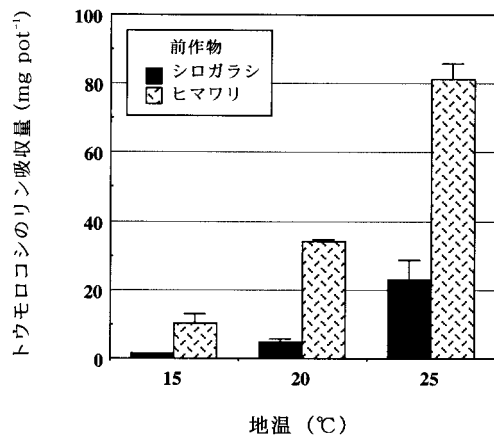


第 33 図 前作物が後作トウモロコシの地上部乾物重、地下部乾物重、T / R 比に及ぼす影響と地温の関係（播種 52 日後）

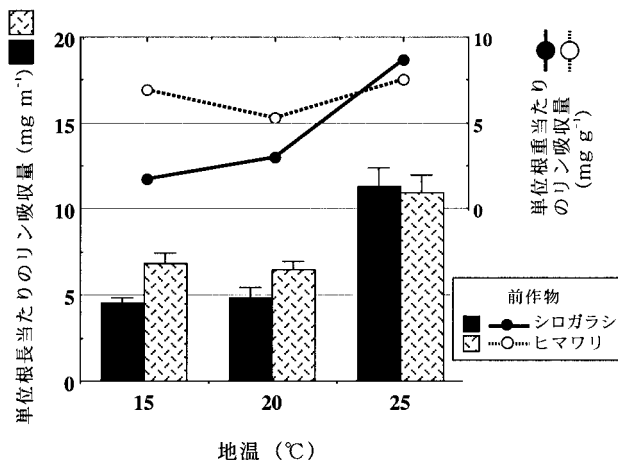
エラーバーは標準誤差を示す。



第34図 前作物が後作トウモロコシの根長に及ぼす影響と地温の関係（播種52日後）
エラーバーは標準誤差を示す。



第35図 地温ならびに前作物の種類が後作トウモロコシのリン吸収に及ぼす影響（播種52日後）
エラーバーは標準誤差を示す。

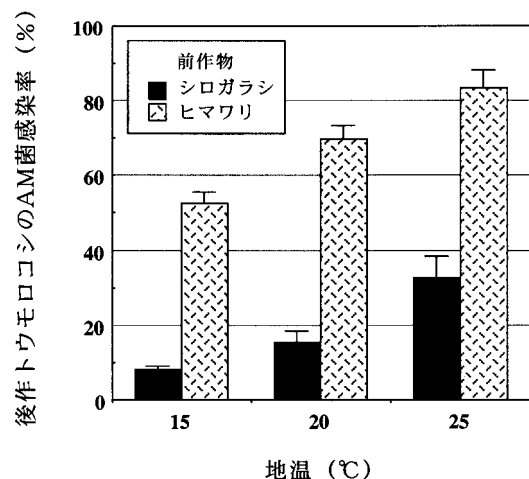


第36図 後作トウモロコシの単位根長，単位根重当たりのリン吸収量（播種52日後）
エラーバーは標準誤差を示す。

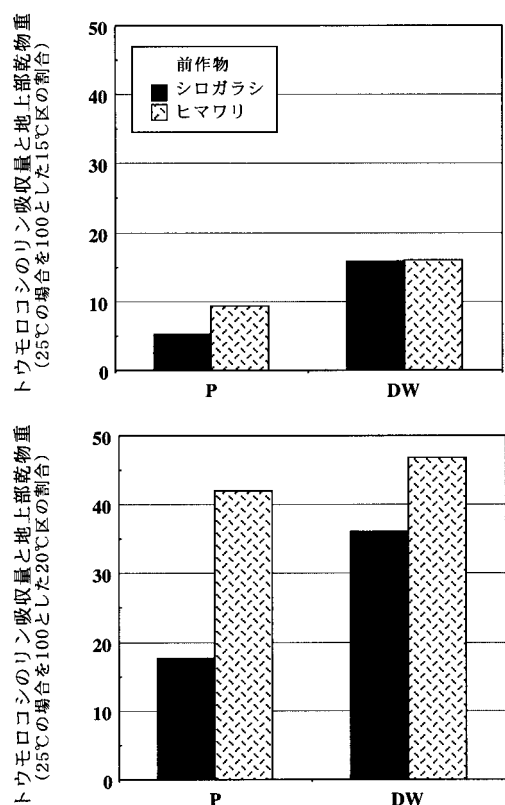
地温の低下に伴うトウモロコシ生育とリン吸収の抑制を前作物ごとに比較した。地温 15 °C におけるトウモロコシの生育は 25 °C 区のわずか 15.8%であり、この割合は前作物の影響を受けなかった（第38図）。一方、地温 15 °C ではトウモロコシのリン吸収量は 25 °C 区の 10%以下であり、地温の低下によってトウモロコシのリン吸収は生育以上に抑制された。また、このリン吸収の抑制はシロガラシ跡地で顕著であった。地温 20 °C におけるトウモロコシの地上部乾物重は 25 °C 区の約 40%であり、ヒマワリ跡地とシロガラシ跡地でほぼ同等であった（第38図）。シロガラシ跡地ではトウモロコシのリン吸収が生育以上に抑制されて 25 °C 区の 20%以下であったのに対し、ヒマワリ跡地のトウモロコシでは、20 °C への地温低下に伴うリン吸収の抑制が小さかった（第38図）。

4) 考察

作物のリン吸収は、地温の低下によって顕著に抑制されると考えられている（藤原と岸本，1988）。本研究においても、窒素、カリウム、カルシウム、マグネシウム、鉄、亜鉛やマンガンと比較してトウモロコシのリン吸収が、低地温で抑制されやすいことが示された（第32図）。そこで、低地温条件におけるトウモロコシへの AM 菌の感染を確認し、宿主作物の栽培によって増殖した土着 AM 菌が低温でも後作物のリン吸収を促進できるのか、すなわち、



第37図 地温ならびに前作物の種類が後作トウモロコシの AM 菌感染率に及ぼす影響（播種52日後）
エラーバーは標準誤差を示す。



第 38 図 低地温によるトウモロコシのリン吸収と生育の抑制に及ぼす前作物の影響 (播種 52 日後)

P: リン吸収量, DW: 地上部乾物重.

前節までに示した前作効果が低地温でも認められるか否かを検討した。

トウモロコシの生育ならびにリン吸収量は地温の低下に伴って低下したが、15 から 25 のいずれの地温においても、トウモロコシの地上部・地下部乾物重、根長、リン吸収量は、シロガラシ後に比べてヒマワリ後で優れた (第 33, 34, 35 図)。また、AM 菌の感染も地温の低下に伴い抑制されたが、各地温ともシロガラシ後よりもヒマワリ後でトウモロコシの AM 菌感染率が顕著に高かった (第 37 図)。以上の結果から、前作物として AM 菌の宿主作物を栽培して土壌中の AM 菌密度を高めることにより、少なくとも地温 15 まではトウモロコシの AM 菌感染率を非宿主作物後よりも高めることが可能であった。そして、トウモロコシの地上部・地下部乾物重、根長とリン吸収量が、シロガラシ跡地よりもヒマワリ跡地で高いことから、トウモロコシに感染した AM 菌が、低地温でもそのリン吸収を促進していると考えられた。以上より、15 までの低地温条

件下では、AM 菌の感染が起こる上、AM 菌を介してリン吸収が促進されることが示された。

前作物の違いによるトウモロコシの生育差は、いずれの地温でも同程度に認められたが (トウモロコシ生育のヒマワリ後/シロガラシ後比は、地温 15 で 5.1, 20 で 6.5, 25 で 5.0), 根長当たり、根重当たりのリン吸収量が、25 区ではシロガラシ後とヒマワリ後で差がないのに対して、15 区ではシロガラシ後よりもヒマワリ後のトウモロコシで高かったことから、地温が低い条件ほど、AM 菌を介したリン吸収の割合が高い可能性が考えられた (第 36 図)。一方、AM 菌の感染による作物のリン吸収と生育の促進は、単位体積土壌あたりの植物の密度によって異なり、栽植密度あるいは根密度が高い場合には AM 菌の効果が現れにくい (BAATH and HAYMAN, 1984)。これは、根密度が高い場合には、大部分の土壌が作物根を介してリンを吸収できる領域となり、AM 菌の菌糸伸長によってリン吸収域が拡大されなくなるためと考えられる。そこで、地温 25 区で根長、根重当たりのリン吸収量に前作物の影響が現れなかった原因には、生育のおう盛な 25 区のヒマワリ後トウモロコシでは、生育の後半には根密度が高く AM 菌を介さずに多くのリンを吸収できていた可能性も考えられる。これより、地温が低い条件ほど作物がリン吸収を AM 菌に依存するか否かについては、根密度の影響を排除できる条件でさらに検討する必要がある。

低地温によるトウモロコシのリン吸収の抑制が、シロガラシ跡地に比べてヒマワリ跡地で小さいことから、前作物として AM 菌の宿主作物を栽培して土壌中の AM 菌密度を高めた場合に、トウモロコシに対する低地温のストレスを軽減できる可能性が考えられた (第 38 図)。そこで、低温条件下でリン吸収を促進して作物の生育・収量を向上させるためには、輪作の中で AM 菌密度を高め、作物の AM 菌感染率を増加させることが有効であり、低温に見舞われやすい北海道においては、AM 菌を生かせる作付順序が重要であると考えられた。

本研究では、15, 20, 25 のいずれの地温においても、トウモロコシのリン吸収ならびに生育に前作物の影響が認められた。そこで、輪作の中で AM 菌の宿主作物を利用して土着 AM 菌密度を増やして畑作物の生産に役立てるという試みが、広い範囲の地温条件で有効であると考えられた。そして、地温の

低下に伴うリン吸収の抑制が宿主作物の跡地で小さかったことから、低温の影響を受けやすい地域においては、AM 菌を生かした輪作体系がより重要であると考えられた。

5) 要約

作物のリン吸収は、低温時に顕著に低下する。一方、AM 菌の宿主作物跡地で作物の生育が優る一因は、AM 菌感染率の改善によるリン吸収の促進である。そこで、宿主作物の栽培による AM 菌密度の向上によって、低地温時にも後作物のリン吸収を促進できるか否かを明らかにするために、地温を 15、20、25 の 3 段階に調節したヒマワリ（宿主）ならびにシロガラシ（非宿主）跡地土壤にトウモロコシを栽培し、生育と AM 菌感染率を調べた。

トウモロコシ生育は地温が高いほど優った。また、いずれの地温でも前作効果が認められ、シロガラシ後よりもヒマワリ後でトウモロコシの生育が優った。AM 菌感染率は地温の低下に伴い減少したが、地温にかかわらずシロガラシ後よりヒマワリ後で著しく高かった。各地温で前作物の種類がトウモロコシの AM 菌感染率と生育に影響したことから、少なくとも地温 15 以上では前作物の種類によって後作物の AM 菌感染率に差が生じ、宿主作物跡地では AM 菌によるリン吸収の促進効果が発現すると判断した。また、地温の低下に伴うリン吸収の抑制が AM 菌の宿主であるヒマワリの跡地で小さかったことから、低温に見舞われやすい北海道においては、AM 菌を生かした輪作体系がより重要であると考えられた。

3. 土壤のリン肥沃度の影響

1) はじめに

AM 菌感染による作物生育の改善は、主に AM 菌による作物のリン吸収の促進によるものである（GILMORE, 1971; ABBOTT and ROBSON, 1977）。そこで、後作物が根を介して（AM 菌を介さずに）十分に吸収できるだけの多量のリンを施用した場合、AM 菌密度の差に起因する前作効果が現れない可能性が考えられる。実際、AM 菌の接種効果は土壤のリン肥沃度が低い場合に大きく、リン肥沃度が高い土壤では AM 菌接種区と無接種区の作物の生育には差が認められない（DAFT and NICOLSON, 1966; THOMSON et al., 1986）。また、作物の AM 菌感染率も、土壤のリン肥沃度の増加に伴って低下することが示さ

れた（TAWARAYA et al., 1994a; HAMEL et al., 1996）。さらに、リン肥沃度が高い条件では、AM 菌の感染によって作物の生育が抑制される例も観察されている（JOHNSON, 1998）。そこで、土壤のリン肥沃度によって前作効果が異なり、宿主作物の栽培によって増殖した AM 菌が後作物の生育を改善する効果は、リン肥沃度が低い土壤で大きいことが予想される。

一方、北海道の畑作地帯でも、現在にいたるまでリンが多量に施用され、土壤の有効態リンは増加傾向にある（十勝管内土壤診断協議会, 1998）。また、土壤のリン肥沃度は圃場ごとに異なるため、北海道農業試験場で得られた結果を農家の畑作圃場に適用するためには、前作効果が認められる土壤の有効態リンレベルを明らかにすることが必要である。そこで、本節では、土壤の理化学性の中で AM 菌の効果に最も大きな影響を及ぼすと考えられるリン肥沃度を変えて前後作の組合せ試験を行ない、AM 菌宿主作物の栽培による後作トウモロコシの生育改善が期待できる土壤の有効態リンレベルを明らかにすることを目的とした。

2) 実験方法

(1) 前作物の栽培

トウモロコシに認められる前作効果と土壤のリン肥沃度との関係を明らかにするために、1997-1998 年にわたり北海道農業試験場の下層台地多湿黒ボク土圃場にて前後作の組合せ試験を行なった。まず、1997 年には、トウモロコシの前作物としてトウモロコシ「パイオニア 3790」（AM 菌の宿主作物）、ダイズ「キタホマレ」（宿主作物）ならびにキャベツ「アーリーボール」（非宿主作物）を栽培した。前作物の栽培は、各 3×5 m の区画で、6 反復にて行なった。各前作物を栽培する区には、ha 当たり 150 kg N、150 kg K_2O となるように硫酸アンモニウムと硫酸カリウムを全面全層に施肥した。リン酸は、0、250、500 kg P_2O_5 ha⁻¹ の 3 水準で過リン酸石灰を全面全層に施用する区を設けた。各作物とも、収穫期に地上部をすべて圃場外に持ち出した。

(2) 後作トウモロコシの栽培

各作物を収穫した跡地土壤は、後作トウモロコシを播種するまで耕起しなかった。1998 年には、各区に後作物としてトウモロコシ「パイオニア 3790」を栽培した。トウモロコシに対しては、ha 当たり 150

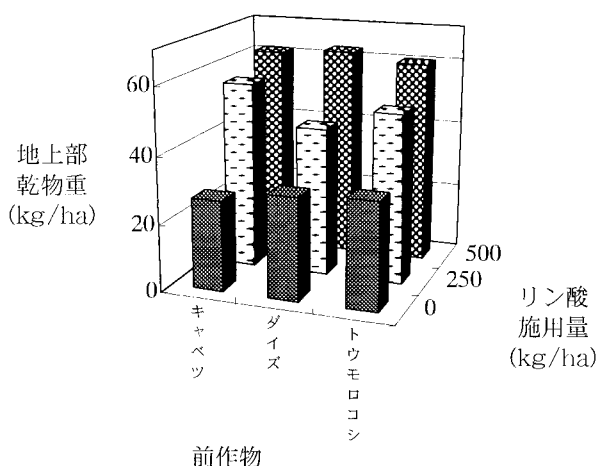
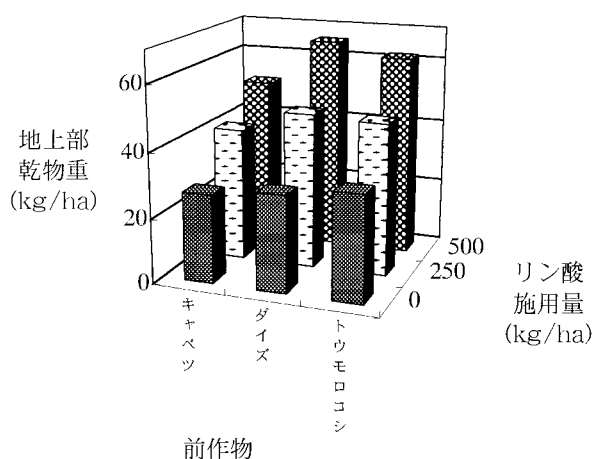
kg N, 150 kg K₂O となるように硫酸アンモニウムと硫酸カリウムを全面全層に施肥し、前年と同様に 3 段階のリン酸施肥レベル (0, 250, 500 kg P₂O₅ ha⁻¹) を過リン酸石灰の施肥量を変えることによって設けた。本試験では、前作物に対してリン酸を施用しなかった区ではトウモロコシに対してもリン酸を施用せず、前作物に 250 kg P₂O₅ ha⁻¹ のリン酸を施用した区ではトウモロコシに対しても同量のリン酸を施用し、前作物に 500 kg P₂O₅ ha⁻¹ のリン酸を施用した区ではトウモロコシに対しても 500 kg P₂O₅ ha⁻¹ のリン酸を施用した。また、前作効果に対するリン酸の施肥位置の影響も検討するため、各前作物を栽培した 6 反復の区のうち、半分はリン酸を全面全層に施用

する区、残りの半分はリン酸を帯状 (20 cm 幅) に施用する区とした。トウモロコシの栽植密度は 67,000 本 ha⁻¹ (畦幅 75 cm) とした。

(3) 土壌分析ならびにトウモロコシの生育と AM 菌感染率の測定

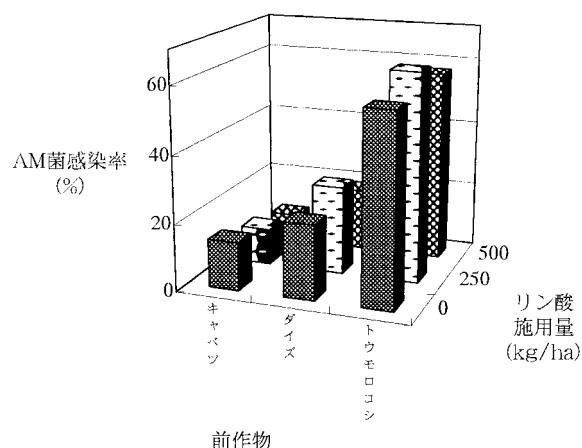
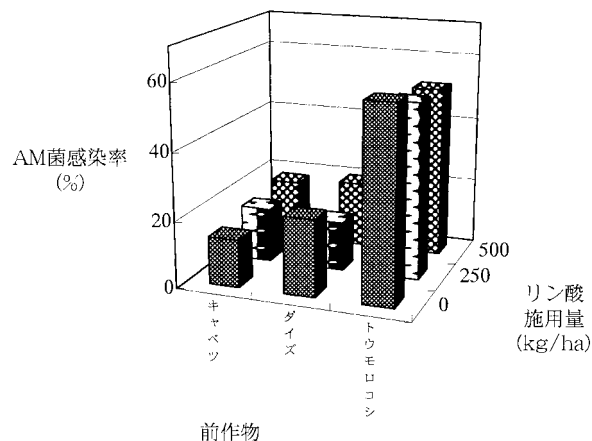
各前作物を収穫した後ならびに後作トウモロコシを収穫した後、表層 (0 ~ 15 cm 深) の土壌を採取し、各作物跡地土壌の有効態リンをトルオーグ法により測定した。

播種 38 日, 74 日目に後作トウモロコシの地上部を採取して 70 ° で通風乾燥し、地上部乾物重を測定した。また、収穫期には、各区のトウモロコシの



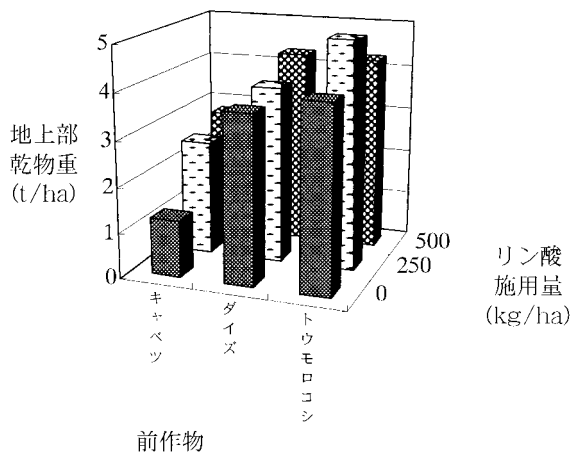
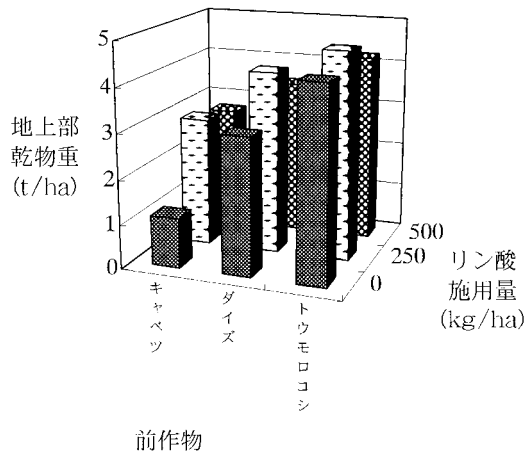
第 39 図 前作物が後作トウモロコシの生育に及ぼす影響とリン酸施用量の関係 (播種 38 日後)

リン酸の全面全層施用区 (上) ならびに帯状施用区 (下) の結果。



第 40 図 前作物がトウモロコシの AM 菌感染率に及ぼす影響とリン酸施用量の関係 (播種 38 日後)

リン酸の全面全層施用区 (上) ならびに帯状施用区 (下) の結果。



第 41 図 前作物がトウモロコシの生育に及ぼす影響とリン酸施用量の関係
(播種 74 日後)
リン酸の全面全層施用区 (上) ならびに帯状施用区 (下) の結果。

地上部乾物収量を調査した。

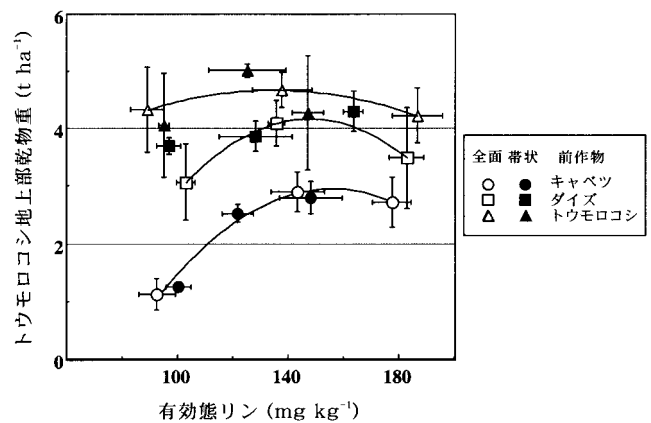
播種 38 日, 74 日目には後作トウモロコシの根も採取し, 前述の方法により AM 菌感染率を決定した。

3) 結果

本試験は, 比較的, リン肥沃度が高い圃場を選定して行っており, 本圃場のトウモロコシを収穫した跡地土壌の有効態リンは $89.0 \sim 200 \text{ mg kg}^{-1}$ であった。

播種 38 日目のトウモロコシの地上部乾物重はリン酸施用量が多いほど高く, リン酸の施肥位置は, トウモロコシの生育に大きな影響を及ぼさなかった。また, 播種 38 日目には, 後作トウモロコシの生育には前作物の影響がみられなかった (第 39 図)。

播種 38 日目のトウモロコシの AM 菌感染率は, リン酸施用量・施肥位置の影響を受けなかった。しか

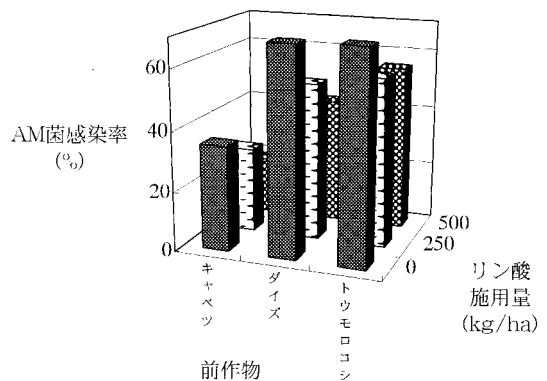
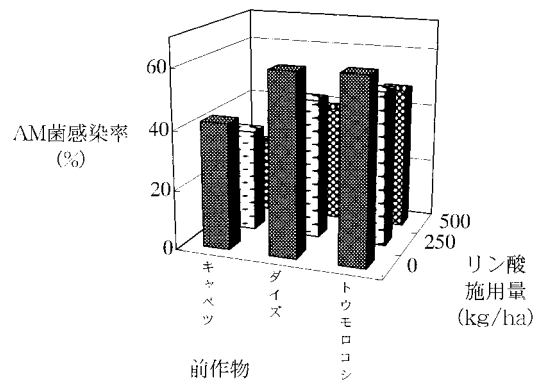


第 42 図 土壌の有効態リンと後作トウモロコシの地上部乾物重の関係
(播種 74 日後)

有効態リンは, トウモロコシの収穫時の畦間土壌を採取して, トルオーグ法によって求めた。

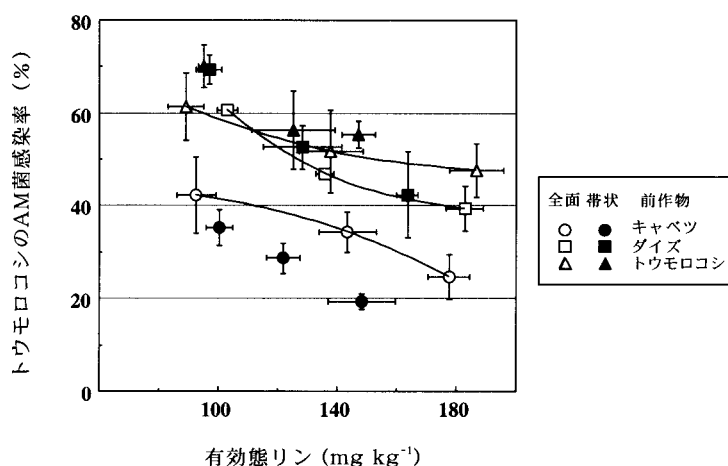
エラーバーは標準誤差を示す。

図中の曲線は全面全層区の回帰線。



第 43 図 前作物がトウモロコシの AM 菌感染に及ぼす影響とリン酸施用量の関係
(播種 74 日後)

リン酸の全面全層施用区 (上) ならびに帯状施用区 (下) の結果。

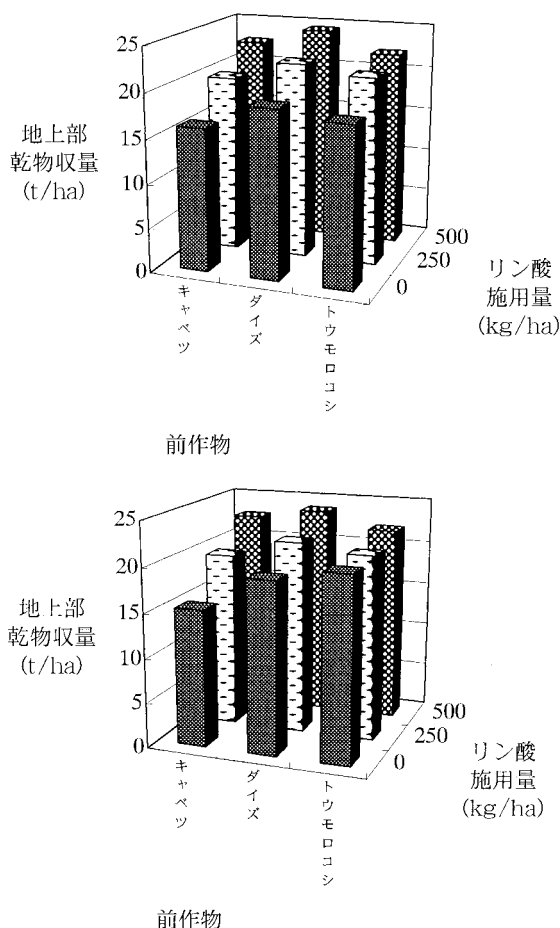


第 44 図 土壌の有効態リンと後作トウモロコシの AM 菌感染率の関係 (播種 74 日後)

有効態リンは、トウモロコシの収穫時の畦間土壌を採取して、トルオーグ法によって求めた。

エラーバーは標準誤差を示す。

図中の曲線は全面全層区の回帰線。



第 45 図 前作物が後作トウモロコシの収量に及ぼす影響とリン酸施用量の関係 (収穫期)
リン酸の全面全層施用区 (上) ならびに帯状施用区 (下) の結果。

しながら、トウモロコシの AM 菌感染率は前作物の種類によって異なり、ダイズ、キャベツ後で低く、トウモロコシ後で高かった (第 40 図)。

播種 74 日目には、AM 菌の宿主であるダイズならびにトウモロコシ跡地でトウモロコシの生育が優れた。また、この前作物の違いによるトウモロコシの生育差はリン酸施用量が少ないほど顕著であり、無施用区で最も大きかった (第 41 図)。リン酸の施肥位置は、トウモロコシ生育に影響を及ぼさず、前作物の違いによるトウモロコシの生育差もリン酸の全面全層区と帯状施用区で同等であった。土壌の有効態リンとトウモロコシ生育の関係をみると、播種 74 日目のトウモロコシ生育は、リン肥沃度とともに向上した (第 42 図)。また、前作物の違いによるトウモロコシの生育差は、リン肥沃度が低いほど顕著であった。

播種 74 日目のトウモロコシの AM 菌感染率は宿主作物のダイズ、トウモロコシ後で高く、非宿主のキャベツ跡地では低かった (第 43 図)。いずれの作物跡地でも、後作トウモロコシの AM 菌感染率はリン酸施用量の増加に伴って低下したが、リン酸の施肥位置の影響は小さかった。有効態リンとトウモロコシの AM 菌感染率の関係を調べたところ、播種 74 日目の AM 菌感染率は、土壌のリン肥沃度の増加に伴って低下した (第 44 図)。しかし、いずれの有効態リンのレベルにおいても、トウモロコシの AM 菌

感染率はキャベツ後で低く、ダイズ、トウモロコシ後で高かった。また、リン肥沃度の増加に伴う AM 菌感染率の低下は、リン酸を帯状に施用したキャベツ跡地のトウモロコシで顕著であった。

播種 74 日目に比べて収穫期には、前作物がトウモロコシの地上部乾物収量に及ぼす影響が小さくなった（第 45 図）。土壌の有効態リンが $89.1 \sim 103 \text{ mg kg}^{-1}$ （全面全層区）のリン酸無施用区では、キャベツ後に比べて宿主作物後のトウモロコシ収量が高い傾向にあったが、それ以上のリン肥沃度である $250, 500 \text{ kg ha}^{-1}$ リン酸施用区（全面全層区の有効態リンは $136 \sim 200 \text{ mg kg}^{-1}$ ）では、トウモロコシの収量に前作物の影響はみられなかった。リン酸の施肥位置は、トウモロコシの収量にも大きな影響を及ぼさなかった。

4) 考察

これまでに示した AM 菌がかかわる前作効果の現れ方は、土壌のリン肥沃度によって異なる可能性が考えられる。そこで、リン酸施用量を変えて前後作の組合せ試験を行い、前作効果とリン肥沃度の関係を検討した。

播種 38 日目のトウモロコシの地上部乾物重は、リン酸施用量が多いほど高かった。これは、トウモロコシの初期生育が、リン吸収によって制限されていることを示す。しかしながら、播種 38 日目には、トウモロコシの生育には前作物の影響はみられなかった（第 39 図）。トウモロコシ跡地に栽培したトウモロコシの AM 菌感染率が高まっているにもかかわらず、生育には AM 菌感染の効果が出ていない原因としては、トウモロコシ跡地のトウモロコシでも、播種 38 日目は感染の初期であり、それまでのリン吸収の促進が小さい可能性が考えられた。ダイズも AM 菌の宿主作物であるが、播種 38 日目には、ダイズ後のトウモロコシの AM 菌感染率がトウモロコシ後に比べて低かったことから、前年のトウモロコシ栽培によって増殖した AM 菌の方がダイズによって増殖した AM 菌よりもトウモロコシへの感染の開始が早い可能性が考えられた。しかし、これは北海道農業試験場の黒ボク土の例であり、全ての土壌でダイズよりもトウモロコシの栽培によって増殖した AM 菌が、トウモロコシに早く感染できるとは限らない。ただし、宿主作物を栽培した場合でも、その作物の種類によって増殖する AM 菌の種類が異なり、

実際、トウモロコシ栽培によって増殖した AM 菌とダイズ栽培によって増殖した AM 菌の種類が異なることが報告されている（JOHNSON et al., 1991）。また、北海道農業試験場の黒ボク土圃場では、トウモロコシ跡地とダイズ跡地の AM 菌密度が同程度であった（第 7 表）。そこで、本研究においてトウモロコシの AM 菌感染率の高まり方がダイズ跡地とトウモロコシ跡地で異なっていた原因には、トウモロコシとダイズの栽培によって増殖した AM 菌の種類が異なっていた可能性が考えられる。

播種 74 日目には、AM 菌の宿主であるダイズならびにトウモロコシ後でトウモロコシの生育が優れ（第 41 図）、AM 菌感染率も宿主作物後で高く、非宿主のキャベツ跡地では低かった（第 43 図）ことから、播種 74 日目における後作トウモロコシの生育差は、その AM 菌感染率が前作物の種類によって異なることに起因していると考えられた。また、 $0 \sim 500 \text{ kg ha}^{-1}$ のいずれのリン酸施肥レベルにおいても、この前作効果が認められたことから（第 41 図）、これまでに示した前作物の違いによる後作トウモロコシの生育差が、トウモロコシの生育初期には、かなり広いリン酸施肥レベルにおいて起こりうる現象であることが明らかになった。しかしながら、この前作効果は、リン酸施用量が少ないほど顕著であった。

リン酸の施肥位置は、トウモロコシに対する前作効果に影響を及ぼさなかった。作物の AM 菌感染率は、土壌のリン肥沃度によって異なることが知られてる（TAWARAYA et al., 1994a; HAMEL et al., 1996）。しかしながら、実際には、土壌溶液中のリンレベルではなく、植物根中のリンレベルによって AM 菌感染率が変動すると考えられている（俵谷と斎藤, 1993; TAWARAYA et al., 1994a; TAWARAYA et al., 1994b; TAWARAYA and SAITO, 1994）。一方、リン酸肥料の場合、帯状施肥などの局所施肥は、作物のリン吸収を高めることが示されている（鈴木, 1987）。しかしながら、本研究では、帯状施肥によるトウモロコシの地上部リン含有率の増加は認められなかった（データ省略）。そこで、本研究では、トウモロコシのリン含有率が全面全層区と帯状施肥区で同等であったことにより、トウモロコシの AM 菌感染率ならびに前作効果に施肥位置の影響が現れなかったと考えられる。

播種 74 日目の生育に比べて収穫期には、前作物がトウモロコシ収量に及ぼす影響は小さくなった。

これは、生育後半には根密度が増大して AM 菌の効果が縮小すること (BAATH and HAYMAN, 1984) や地温上昇に伴うリン拡散速度の向上によって AM 菌を介さないリン吸収量が増加すること (藤原と岸本, 1988) などによるものと考えられる。本研究では、土壌の有効態リンが $89.1 \sim 103 \text{ mg kg}^{-1}$ (全層区) のリン酸無施用区では、収穫期においても非宿主作物後に比べて宿主作物後のトウモロコシ収量が高く、有効態リンが $136 \sim 144 \text{ mg kg}^{-1}$ (全層区) の 250 kg ha^{-1} リン酸施用区のトウモロコシ収量には前作物の影響はみられなかった。以上の結果から、生育初期には有効態リン 200 mg kg^{-1} (全層区) の 500 kg ha^{-1} リン酸施用区にまで前作効果が認められ、土壌の有効態リンが約 110 mg kg^{-1} 以下では後作トウモロコシの収量にも前作効果が認められると考えられた。北海道の土壌診断基準値が、有効態リン酸 $10 \sim 30 \text{ mg P}_2\text{O}_5 \text{ } 100 \text{ g}^{-1}$ ($44 \sim 131 \text{ mg P kg}^{-1}$) であることから、これまでに示した前作効果が、北海道の多くの畑土壌で認められる可能性が考えられる。そこで、土壌のリン肥沃度の面からみた場合、北海道の畑輪作においては、AM 菌の動態を考慮した作付順序の導入が有効である。

5) 要約

リン肥沃度が高い土壌では、AM 菌を接種しても作物の生育促進がみられないことが知られている。そこで、リン肥沃度を変えて前後作試験を行ない、AM 菌がかかわる前作効果を期待できる有効態リンのレベルを調べた。

本試験圃場の有効態リン (トルオーグ法) は、 $89.1 \sim 200 \text{ mg kg}^{-1}$ であった。播種 38 日目にはトウモロコシの生育に前作物の影響がみられなかったが、播種 74 日目には、いずれのリン肥沃度においてもトウモロコシ生育は AM 菌宿主作物後で優れた。しかし、この前作物の違いによるトウモロコシの生育差はリン肥沃度が低い条件で大きかった。AM 菌感染率はリン肥沃度の増加に伴って低下したが、どのリン肥沃度でも宿主作物後で高かった。リン酸の施肥位置が前作効果と AM 菌感染率に及ぼす影響は小さかった。収穫期には前作物の影響は小さくなり、有効態リンが約 110 mg kg^{-1} 以下のリン酸無施用区でのみ収量に差が認められた。以上より、この前作効果はリン肥沃度が低いほど顕著であるが、北海道の土壌診断基準値 (有効態リン酸 $10 \sim 30 \text{ mg P}_2\text{O}_5 \text{ } 100$

g^{-1} : $44 \sim 131 \text{ mg P kg}^{-1}$) 内の土壌でも認められる。

4. 土壌の種類の影響

1) はじめに

前節では、土壌のリン肥沃度が低く、リンが後作物の生育を制限している場合には、後作物の AM 菌感染率の違いが前作効果の主要因となることを示した。そして、リン肥沃度が北海道の土壌診断基準値内の圃場であっても、輪作順序を決める際には、土壌中の AM 菌の動態を考慮する必要があると考えられた。接種 AM 菌による作物生育の促進効果は圃場条件でも報告されているが (SINGH and TILAK, 1989; VEJSADOVA et al., 1993), AM 菌の接種効果は土着 AM 菌の影響を強く受け (ABBOTT and ROBSON, 1981), 一般に土着 AM 菌よりも外来の AM 菌が、作物の生育を促進する効果は小さい (DHILLON, 1992) ことから、宿主作物の栽培によって土着 AM 菌を増殖させることが、畑作物の生産向上とリン酸肥料の節減に最も有効な手段であると考えられる。

土着 AM 菌の密度や種類は、土壌によって著しく異なり (JOHNSON et al., 1991; HENDRIX et al., 1995), 土着 AM 菌による作物の AM 菌感染率にも大きな土壌間差が認められた (TALUKDAR and GERMIDA, 1993; BRUNDRETT et al., 1996)。また、AM 菌の接種による作物のリン吸収や生育の促進効果も、土壌によって異なる (KARAGIANNIDIS and HADJISAVVA-ZINOVIADI, 1998)。さらに、AM 菌の菌糸伸長や植物への感染、作物生育を促進する効果は、リン肥沃度 (ABBOTT et al., 1984; BOLAN et al., 1984), 地温 (SMITH and RONCADORI, 1986), 土壌 pH (HAYMAN and TAVARES, 1985), 土壌水分 (KARASAWA et al., 2000a; KARASAWA et al., 2000b) など、個々の土壌条件によって異なることが示されてきた。そこで、AM 菌密度の変化によって生ずる前作効果も、土壌の種類や性質によって異なる可能性が考えられる。

北海道には多様な土壌が存在し、AM 菌の非宿主作物を含む多くの畑作物が輪作の中で栽培されている。先に示した通り、北海道農業試験場の黒ボク土圃場では AM 菌の宿主作物の栽培によって後作トウモロコシの生育・収量が向上した (ARIHARA and KARASAWA, 2000)。しかしながら、この前作効果がすべての土壌で認められるのか、それとも北海道農業試験場のような黒ボク土に特有の現象であるのかは明らかではない。そこで、本研究においては、1)

北日本で典型的にみられる 17 種類の土壌において、前作物が後作トウモロコシの生育に及ぼす影響を調査して、前作効果の土壌間差を解明し、2) それぞれの土壌において、前作効果を生む主な要因を明らかにし、3) AM 菌の動態に着目した輪作が重要となる土壌を予測するために、土壌の諸性質と前作効果との相関を調べることを目的とした。

2) 実験方法

(1) 試験 1. 17 種土壌において前作物が後作トウモロコシに及ぼす影響

17 種土壌のうち 14 種の土壌試料は、北海道内 13 ケ所と宮城県内 1 ケ所の畑圃場の作土層より採取した。その他の 3 土壌は、北海道内の草地 (2 ケ所) と林地 (1 ケ所) より採取した。この 17 種土壌は、10 種類の土壌群に分類された (第 8 表)。各土壌試料は、1997 年 4 月に各採取地の圃場内の 4 ケ所から集めた土壌をよく混合したものである。各土壌の採取地、土壌名、1996 年に栽培されていた作物と土壌の理化学性は第 8 表に示した通りである。いずれの土壌試料も風乾した後に 5 mm のふるいを通し、3.5 L のポットにつめた。ポット当たりの土壌の重量は容積重によって異なり、2.4~3.9 kg pot⁻¹ の範囲内であった。なお、土壌の理化学性は、土壌標準分析・測定法 (日本土壌肥料学会、1986) に準じて測定した。

各ポットに窒素 1 g pot⁻¹ となるように硝酸カリウ

ムを施用して、前作物としてヒマワリ「りん蔵」(AM 菌宿主) とシロガラシ「キカラシ」(非宿主) をガラス室内で栽培した。前作物は 1997 年 5 月から 7 月にかけて栽培した。ヒマワリは播種 62 日、シロガラシは播種 56 日後に収穫した。AM 菌胞子の休眠打破のために、各跡地土壌を 25 日間、低温処理 (5~10℃) した。前作物の根は収穫せず、低温処理が終了するまで土壌も混和しなかった。各処理は、4 反復で行なった。

低温処理後、5 mm のふるいでヒマワリとシロガラシの根を取り除いた。その土壌を体積が同じになるように 1.2~1.9 kg ずつとり、窒素 1 g となるように硝酸カリウムを混合して 1.8 L のポットに充填した。各ポットには後作物としてトウモロコシ「パイオニア 3790」(AM 菌の宿主) を栽培した。トウモロコシはポット当たり 1 本植とした。後作トウモロコシは 1997 年 7 月から 9 月にかけてガラス室内で栽培した。試験は 4 反復で行なった。

播種 62 日目のヒマワリ、56 日目のシロガラシと 55 日目の後作トウモロコシの地上部を 70℃ で通風乾燥し、地上部乾物重を測定した。植物試料は、粉碎した後、濃硫酸と過酸化水素水にて分解し、分解液中のリン濃度は前述の方法で求めた。

前作ヒマワリ、シロガラシを栽培する前と栽培した後に土壌を採取し、前述の方法によって AM 菌胞子を単離し、計測した。

播種 55 日目のトウモロコシ、62 日目のヒマワリ

第 8 表 供試土壌の性質

土壌 場所	土壌名 (土壌群)	前作物	pH (H ₂ O)	EC (mS m ⁻¹)	無機N (mg kg ⁻¹)		有効態 リン (mg kg ⁻¹)	交換性 (meq 100 g ⁻¹)			CEC
					NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺		Ca	Mg	K	
黒ボク土											
A1	千歳 火山放出物未熟土	トウモロコシ	6.09	45	23.2	1.6	116	6.4	1.04	0.28	9.1
A2	芽室 淡色黒ボク土	エンバク	5.81	37	6.6	1.7	16	3.4	0.57	0.61	13.9
A3	土幌 淡色黒ボク土	コムギ	6.50	102	13.4	1.7	82	9.94	1.86	0.84	17.6
A4	鹿追 普通黒ボク土	コムギ	5.90	103	46.6	2.2	133	14.7	2.90	0.84	33.8
A5	札幌 厚層黒ボク土	エンバク	5.42	36	8.4	1.7	52	8.5	0.74	0.58	28.9
A6	札幌 厚層黒ボク土	草地	5.78	27	14.7	2.2	7	15.1	1.45	0.12	29.9
A7	札幌 厚層黒ボク土	トウモロコシ	5.56	26	13.6	1.8	15	7.9	1.25	0.38	22.8
A8	土幌 普通黒ボク土	コムギ	5.66	78	25.3	4.2	118	12.8	2.23	0.35	37.7
A9	幕別 厚層黒ボクグライ土	コムギ	5.60	61	22.0	2.1	41	8.7	1.12	0.52	31.2
A10	土幌 普通黒ボク土	不明	6.09	107	31.9	1.8	197	14.3	4.90	2.46	34.5
A11	宮城 非アロエン質黒ボク土	コムギ	5.70	68	11.7	3.0	37	10.6	2.52	0.86	35.4
非黒ボク土											
B1	札幌 褐色森林土	林	5.88	35	17.8	2.8	0	7.4	1.34	0.80	18.1
B2	富良野 褐色森林土	コムギ	5.97	20	1.1	3.3	144	2.9	0.99	0.55	6.8
B3	江別 灰色低地土	不明	5.35	58	16.9	3.8	83	6.8	0.69	0.74	27.8
B4	幕別 褐色低地土	アズキ	5.81	80	28.4	1.6	193	10.9	2.56	0.98	19.9
B5	土幌 褐色低地土	コムギ	5.91	94	30.8	2.6	166	9.8	2.33	0.94	23.0
B6	豊頃 泥炭土	草地	5.30	85	52.0	6.0	94	11.2	2.15	0.50	32.6

と 56 日目のシロガラシの根を採取し, AM 菌感染率を計測した。

(2) 試験 2. 滅菌土壌において前作物が後作トウモロコシに及ぼす影響

本試験では, 北海道で典型的にみられる 3 土壌群に属する 5 種土壌 (A1, A5, A6, A7, B3) を使用した (第 8 表)。A5, A6, A7 は, 同じ土壌群に分類されるが, 履歴の異なる土壌である。すなわち, A5 を採取した圃場は 30 年以上, 畑作物の栽培に利用されてきたのに対し, A6 は 30 年以上, 草地として使用された圃場から採取した土壌である。また, A7 は, 30 年以上, 草地として使用した後に, 2 年間, トウモロコシ畑として利用した圃場から採取した土壌である。各土壌は 5 mm のふるいに通した後に, 100, 60 分間のオートクレーブを 2 回 (1 日間隔) 行なうことにより殺菌した。容積重によってポット当たり 2.8~3.8 kg となるように, 各土壌をポットにつめた。

各ポットには, 試験 1 と同様の方法によって前作物のヒマワリ「りん蔵」とシロガラシ「キカラシ」を栽培し, それぞれ播種 62 日, 56 日後に収穫した。5~10 で 25 日間, 保存した後, 試験 1 と同様に後作トウモロコシ「パイオニア 3790」を栽培した。試験 1 と 2 では, 前作物の播種ならびに収穫と後作トウモロコシの播種, 収穫は同一日に行なった。試験は 4 反復で行なった。

滅菌土壌に栽培した後作トウモロコシの地上部乾物重, リン吸収量, AM 菌感染率を試験 1 と同様の方法によって決定し, 滅菌土壌における前作物の影響を未滅菌土壌における前作物の影響と比較した。未滅菌土壌における前作物の影響には, 試験 1 で得られた結果を使用した。

(3) 試験 3. リン酸施肥レベルとトウモロコシへの AM 菌接種効果

本試験には, A5 と A6 土壌 (第 8 表) を用いた。各土壌は風乾して 5 mm のふるいを通した後, 試験 2 に示した方法で滅菌した。1.9 kg の A5 土壌あるいは 1.3 kg の A6 土壌を 1.8 L のポットにつめた。本試験では, 複数種のグロムス属の AM 菌を含む資材「Dr キンコン」(出光興産社製) を接種源として用いた。AM 菌接種区には, 本資材を 2 g pot⁻¹ となるように加え, AM 菌無接種の対照区には, オートクレーブ滅菌した資材を 2 g pot⁻¹ 加えた。各処理区とも, 窒素 1 g pot⁻¹ となるように硝酸カリウムを施用した。また, 土壌のリン肥沃度を変えるため, 各土壌種, 各 AM 菌処理区とも 5 段階のリン酸施肥レベルを設け, 0, 0.5, 1.0, 3.0, 5.0 g P₂O₅ pot⁻¹ となるように過リン酸石灰を加えた。トウモロコシ「パイオニア 3790」をポット当たり 4 粒播種し, 発芽後に 1 本に間引き, ガラス室で 2 ヶ月間, 栽培した。試験は, 4 反復で行なった。

土壌の有効態リンはトルオーグ法で測定した。トウモロコシの地上部リン含有率と AM 菌感染率は, 試験 1 の方法にしたがって求めた。

3) 結果

(1) 試験 1. 17 種土壌において前作物が後作トウモロコシに及ぼす影響

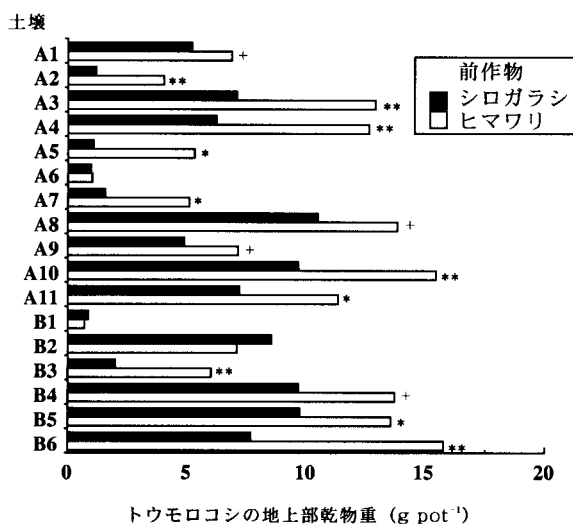
前作物を栽培する前の各土壌の理化学性を第 8 表に示した。今回の試験で用いた土壌の有効態リンは, 0.0 から 197 mg kg⁻¹ の範囲であった。測定した土壌の理化学性の中で, 有効態リンと電気伝導度 (EC) のみが前作ヒマワリ, シロガラシ, 後作トウモロコシの地上部乾物重と有意な相関関係にあった。特に, 有効態リンと作物生育との相関が高く, ヒマワリの

第 9 表 後作トウモロコシの地上部乾物重と AM 菌感染率の分散分析 (試験 1)

	(df)	地上部乾物重		AM 菌感染率	
		F	P	F	P
前作物	(1)	158	<0.0001	359	<0.0001
土壌	(16)	54.1	<0.0001	12.9	<0.0001
前作物 × 土壌	(16)	4.8	<0.0001	8.1	<0.0001

地上部重で $r=0.85^{**}$ ($P<0.01$), シロガラシで $r=0.88^{**}$, ヒマワリ後トウモロコシで $r=0.80^{**}$, シロガラシ後トウモロコシで $r=0.88^{**}$ であった。これより, 本試験における各作物の生育は, 主に有効態リンのレベルに制限されていたと考えられた。

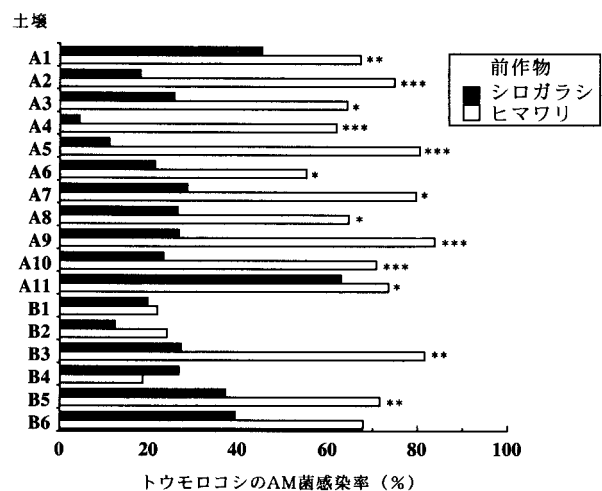
分散分析の結果から, 前作物と土壌の種類がトウモロコシの地上部乾物重と AM 菌感染率に影響を及ぼしていることが示され, シロガラシ後に比べてヒマワリ後のトウモロコシで地上部乾物重ならびに AM 菌感染率が高かった。また, 前作物と土壌の間には交互作用があることも示された(第 9 表)。交互



第 46 図 17 種土壌におけるシロガラシ (非宿主) とヒマワリ (宿主) 後のトウモロコシ生育の比較 (播種 55 日後)

+: 有意ではないが、ヒマワリ後トウモロコシの乾物重がシロガラシ後より 30% 以上高い。*1%, *5% 水準で有意。

作用によって示される通り, 前作物がトウモロコシの生育ならびに AM 菌感染率に及ぼす影響は, 土壌の種類によって異なった。すなわち, A2, A3, A4, A5, A7, A10, A11, B3, B5, B6 土壌では, シロガラシ後よりもヒマワリ後のトウモロコシの地上部乾物重ならびにリン吸収量が有意に高かった一方で, その他の土壌では, シロガラシ後とヒマワリ後のトウモロコシの生育, リン吸収量には有意差が認められなかった(第 46 図)。生育に有意差が認められなかった土壌でも, A1, A8, A9, B4 土壌ではヒマワリ後のトウモロコシの地上部乾物重がシロガラシ後

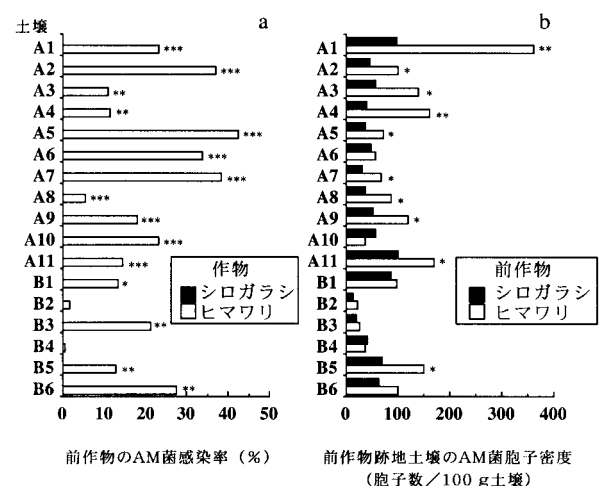


第 47 図 17 種土壌におけるシロガラシとヒマワリ後のトウモロコシの AM 菌感染率の比較 (播種 55 日後)

***0.1%、**1%、*5%水準で有意。

より 30% 以上高かったが, A6, B1, B2 土壌では地上部重にほとんど差がみられなかった(第 46 図)。また, B3, B5 土壌とすべての黒ボク土では, シロガラシ後よりヒマワリ後のトウモロコシの AM 菌感染率が有意に高かった(第 47 図)。

17 土壌中 16 土壌において, 前作として栽培したシロガラシよりもヒマワリのリン吸収量が多かった。また, A5, A6, A7, A9, B2, B4, B6 土壌以外の



第 48 図 17 種土壌における前作シロガラシ (非宿主) と前作ヒマワリ (宿主) の AM 菌感染率 (a) と前作物を収穫した跡地土壌の AM 菌胞子密度 (b)

***0.1%、**1%、*5%水準で有意。

10 土壤では、跡地土壤の有効態リンには前作物の影響がみられなかった。A5, A7, B2, B4, B6 土壤では、ヒマワリ跡地に比べてシロガラシ跡地で有効態リンが有意に高く、シロガラシ跡地よりもヒマワリ跡地土壤の有効態リンが有意に高いのは、A6, A9 土壤だけであった。

いずれの土壤においても、AM 菌の非宿主であるシロガラシには AM 菌の感染が認められなかった。一方、ヒマワリには AM 菌感染が認められ、感染率は土壤によって大きく異なった。また、B2, B4 を除くすべての土壤において、ヒマワリの AM 菌感染率がシロガラシの感染率よりも有意に高かった（第 48a 図）。また、前作物の種類が跡地土壤の AM 菌胞

第 10 表 前作効果と土壤の諸性質との相関係数（試験 1）

土壤の性質	前作物の影響 §		
	胞子密度	トウモロコシ感染率	生育
土壤の化学性			
pH (H ₂ O)	0.210	-0.293	-0.476*
EC	0.105	-0.230	-0.195
NO ₃ ⁻ -N	0.182	-0.346	-0.212
NH ₄ ⁺ -N	-0.179	-0.263	-0.161
有効態 P	-0.045	-0.367	-0.332
交換性 Ca	-0.055	0.122	-0.230
交換性 Mg	-0.200	0.303	-0.349
交換性 K	-0.399	0.032	-0.084
CEC	-0.122	0.170	0.105
塩基飽和度	0.138	-0.496*	-0.559*
AM 菌の胞子密度 †	0.297	0.000	0.217
ヒマワリ AM 菌感染率 ‡	0.311	0.665**	0.707**

† 前作物を栽培する前の胞子密度

‡ 前作ヒマワリの AM 菌感染率

§ (ヒマワリ後の値 - シロガラシ後の値) / シロガラシ後の値

**1%水準、*5%水準で有意。

子密度に及ぼす影響も土壤によって異なり、A1~A5, A7~A9, A11, B5 土壤では、シロガラシ跡地よりもヒマワリ跡地で AM 菌の胞子密度が有意に高かった（第 48b 図）。

前作物が後作トウモロコシの地上部乾物重、AM 菌感染率ならびに跡地土壤中の AM 菌胞子密度に及ぼす影響を、以下の式によって数値化した。

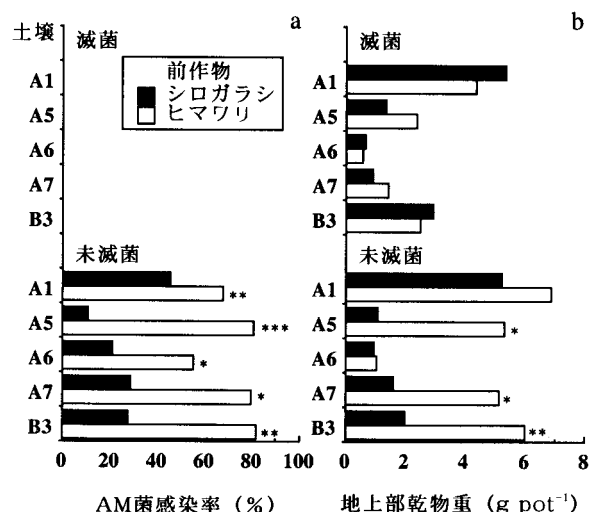
前作物の影響 = (ヒマワリ後の値 - シロガラシ後の値) / シロガラシ後の値

この前作物の影響と土壤の諸性質との間に認められる相関係数を第 10 表に示した。今回測定した理化学性の中には、AM 菌胞子密度への前作物の影響と有意な相関にあるものは認められなかった。また、

理化学性の中では塩基飽和度のみがトウモロコシの AM 菌感染率への前作物の影響と有意な負の相関にあった ($r = -0.496^*$)。また、土壤 pH (H₂O) と塩基飽和度は、トウモロコシの生育に対する前作物の影響と有意な負の相関関係にあった (それぞれ $r = -0.476^*$, $r = -0.559^*$)。

また、前作物を栽培する前の AM 菌胞子密度は、前作物の違いによる AM 菌胞子密度、トウモロコシの AM 菌感染率や生育の差と有意な相関関係になかった（第 10 表）。

前作物として栽培したヒマワリの AM 菌感染率は、前作物の違いによる後作トウモロコシの AM 菌感染率の差 ($r = 0.665^{**}$)、生育の差 ($r = 0.707^{**}$) と高い相関にあった。ヒマワリの AM 菌感染率との間に認められた相関係数は、いずれの理化学性との間に



第 49 図 滅菌土壤と未滅菌土壤において前作物が後作トウモロコシの AM 菌感染率 (a) と地上部乾物重 (b) に及ぼす影響

***0.1%、**1%、*5%水準で有意。

みられた相関係数よりも高い値であった（第 10 表）。

(2) 試験 2. 滅菌土壤において前作物が後作トウモロコシに及ぼす影響

滅菌土壤では、トウモロコシに AM 菌の感染が認められなかった。しかし、未滅菌の 5 土壤では AM 菌感染がみられ、いずれも、シロガラシ後よりもヒマワリ後のトウモロコシで感染率が高かった（第 49a 図）。未滅菌の 5 土壤のうち、A5, A7, B3 土壤ではシロガラシ後よりもヒマワリ後でトウモロコシ

第 11 表 滅菌土壌において AM 菌の接種が土壌の有効態リンとトウモロコシの AM 菌感染率、地上部乾物重、地上部リン含有率とリン吸収量に及ぼす影響

土壌	リン酸施用量 (g pot ⁻¹)	有効態リン† (mg kg ⁻¹)		AM 菌感染率 (%)		地上部乾物重 (g pot ⁻¹)		地上部リン含有率 (mg g ⁻¹)		リン吸収量 (mg pot ⁻¹)	
		-AM	+AM	-AM	+AM	-AM	+AM	-AM	+AM	-AM	+AM
A5	0.0	76	76	0.0	19.0 *	0.41	1.29 ***	1.03	1.00	0.42	1.28 ***
	0.5	127	131	0.0	10.5 **	1.10	1.56 **	1.20	1.35 *	1.32	2.11 **
	1.0	172	162	0.0	7.5 ***	1.45	1.82	1.59	1.43	2.29	2.60
	3.0	363	364	0.0	11.8 ***	3.79	4.18	2.31	2.45	8.87	10.20
	5.0	645	652	0.0	9.5 *	5.62	5.74	3.42	3.94	19.22	21.62
A6	0.0	25	25	0.0	12.5 **	0.60	0.59	0.82	0.82	0.50	0.48
	0.5	71	69	0.0	14.0 **	1.06	1.10	0.87	0.89	0.92	0.98
	1.0	122	124	0.0	6.8 **	2.07	1.71	0.98	1.03	2.00	1.77
	3.0	329	304	0.0	8.8 **	6.80	6.34	1.43	1.39	9.76	8.81
	5.0	528	550	0.0	9.3 **	10.86	10.00	1.92	1.98	21.78	19.89

† トウモロコシ収穫後に、トルオーグ法により測定した。

***0.1%、**1%、*5%水準で有意 (-AMと+AMの比較)。

-AMはAM菌無接種区 (オートクレープしたAM菌を接種)、+AMはAM菌接種区を示す。

の地上部乾物重が高い前作効果が認められたが、滅菌した土壌では、いずれもシロガラシ後とヒマワリ後のトウモロコシ生育に有意な差が認められなかった (第 49b 図)。

(3) 試験 3. リン酸施肥レベルとトウモロコシへの AM 菌接種効果

土壌の有効態リンは、リン酸施肥量の増加にともなって直線的に高まり、AM 菌の接種は有効態リンには影響しなかった (第 11 表)。トウモロコシの地上部乾物重もリン酸施用量の増加とともに高まった。そこで、本試験でも、有効態リンのレベルがトウモロコシ生育を制限する要因であったと考えられる。両土壌とも、AM 菌無接種区のトウモロコシには AM 菌の感染は認められず、接種区の AM 菌感染率は無接種区よりも有意に高かった (第 11 表)。トウモロコシの地上部リン含有率は、リン酸施用量の増加にともなって上昇したが、A5 土壌の 0.5 g P₂O₅ pot⁻¹ 施用区以外には、トウモロコシの地上部リン含有率が AM 菌接種によって増加する例がみられなかった。AM 菌の接種がトウモロコシの地上部乾物重ならびにリン吸収量に及ぼす影響は、土壌の種類やリン酸施用量によって異なった。トウモロコシの生育やリン吸収量に対する AM 菌の接種効果は、0, 0.5 g P₂O₅ pot⁻¹ を施用した A5 土壌のみで認められた。

4) 考察

試験 1 では、17 土壌のうち 14 土壌でトウモロコシの生育ならびにリン吸収量が (第 46 図)、10 土壌で AM 菌の孢子密度が (第 48 図)、13 土壌でトウモロコシの AM 菌感染率が (第 47 図)、シロガラシ後よ

りもヒマワリ後で高かった。さらに、試験 2 においては、前作ヒマワリの栽培によるトウモロコシの生育とリン吸収の改善は、土壌の滅菌によってみられなくなることが示された (第 49 図)。これらの結果から、本試験で認められた前作ヒマワリの栽培によるトウモロコシ生育の促進が、土壌の理化学性の改善ではなく、トウモロコシの AM 菌感染率の改善に起因していることが示された。

土着 AM 菌による感染とリン吸収の促進効果には、土壌間差があることが示されている (TALUKDAR and

第 12 表 前作効果の土壌間差

土壌	前作 感染率†	跡地 孢子数‡	後作 感染率§	後作 生育¶
Group 1				
A1	***	**	**	+#
A2	***	*	***	**
A3	**	*	*	**
A4	**	**	***	**
A5	***	*	***	*
A7	***	*	*	*
A8	***	*	*	+#
A9	***	*	***	+#
A11	***	*	*	*
B5	**	*	**	*
Group 2				
A10	***	n.s.	***	**
B3	**	n.s.	**	**
B6	**	n.s.	+††	**
Group 3				
B1	*	n.s.	n.s.	n.s.
B2	n.s.	n.s.	+††	n.s.
B4	n.s.	n.s.	n.s.	+#
Group 4				
A6	***	n.s.	*	n.s.

† ヒマワリ、シロガラシの AM 菌感染率の差

‡ ヒマワリ跡地、シロガラシ跡地の AM 菌孢子数の差

§ ヒマワリ後、シロガラシ後トウモロコシの AM 菌感染率の差

¶ ヒマワリ後、シロガラシ後トウモロコシの地上部乾物重の差

ヒマワリ後でトウモロコシの地上部重が 30% 以上高い (有意差なし)

†† ヒマワリ後でトウモロコシの感染率が 50% 以上高い (有意差なし)

***0.1%、**1%、*5%水準で有意。n.s. 有意差なし ($p < 0.05$)

GERMIDA, 1993; BRUNDRETT et al., 1996)。また, AM 菌の接種効果にも土壌間差がある (KARAGIANNIDIS and HADJISAVVA-ZINOVIADI, 1998)。そこで, AM 菌が関与する前作効果も, 土壌の種類によって現れ方が異なる可能性が考えられる。

本研究では, 前作物がトウモロコシの AM 菌感染率ならびに生育に及ぼす影響には土壌間差があることが示された。そこで, 供試した 17 土壌を, 前作効果の現れ方によって以下の 4 グループに分けた (第 12 表)。グループ 1 の土壌では, ヒマワリの栽培によって土壌中の AM 菌胞子数が増加し, 後作トウモロコシの AM 菌感染率が高まったことから, シロガラシ後よりもヒマワリ後のトウモロコシの生育が優った。また, グループ 2 では, ヒマワリ栽培によって AM 菌胞子密度は有意に増加しなかったが, AM 菌感染率や生育がヒマワリ後で高かった。これらの土壌では, ヒマワリ栽培によって AM 菌の胞子密度は大きく増加しないものの, AM 菌の菌糸や感染根など, 胞子以外の感染源 (TOMMERUP and ABBOTT, 1981; BIERMANN and LINDERMAN, 1983) が増加することによって後作トウモロコシの AM 菌感染率が改善されたと考えられた。グループ 3 では, 前作ヒマワリの AM 菌感染率が低く, シロガラシの感染率と有意差がなかった。そこで, これらの土壌ではヒマワリの栽培が AM 菌の感染源を増やせなかったために, ヒマワリ後のトウモロコシ生育がシロガラシ後と変わらなかったと解釈した。グループ 1 から 3 で認められた前作効果の土壌間差については, ヒマワリ栽培による後作トウモロコシの AM 菌感染率の改善の有無で説明できた。一方, グループ 4 の A6 土壌においては, ヒマワリ栽培による後作トウモロコシの AM 菌感染率の改善が生育促進に結びつかなかった。デュラムコムギに対する AM 菌接種では, AM 菌感染率が高まった 10 土壌すべてで, 生育・収量の促進効果が認められている (KARAGIANNIDIS and HADJISAVVA-ZINOVIADI, 1998)。そこで, A6 土壌で AM 菌感染率の改善がトウモロコシの生育促進につながらない原因を明らかにするために, 試験 3 を行なった。

AM 菌接種による作物生育の促進は, リン肥沃度の低い土壌では認められるが, リン肥沃度の高い土壌ではみられない (DAFT and NICOLSON, 1966; THOMSON et al., 1986)。しかしながら, 非常にリン肥沃度が低い土壌では AM 菌の効果は認められず, そう

いった場合には, 少量のリン酸施用によって AM 菌感染率を高めて作物生育を改善できることが示されている (BOLAN et al., 1984)。A6 土壌のリン肥沃度が非常に低かったことから, ヒマワリ栽培によって後作トウモロコシの AM 菌感染率が高まるにもかかわらず A6 土壌では前作効果が認められない原因に, リン肥沃度の低さが関与している可能性が考えられた。しかしながら, 試験 3 では, 0.5 g 以上のリン酸を施用した A6 土壌ではリン酸無施用の A5 土壌と同等もしくはそれ以上の有効態リンレベルであったのにもかかわらず, A5 土壌で認められたような接種効果がみられなかった (第 11 表)。

A5, A6 土壌で認められた前作効果の土壌間差は, 両土壌の土着 AM 菌の種類や密度の違いに起因する可能性も考えられた。そこで, 試験 3 では, 土壌を滅菌して土着 AM 菌の密度や種類の影響を排除し, 同一種類の AM 菌を同一密度になるように接種して効果を調べたにもかかわらず, A5 土壌では接種効果もみられたが, A6 土壌では, 接種効果が現れなかった (第 11 表)。A5, A6 土壌に栽培したトウモロコシの AM 菌感染率には大きな差がなかったことから, トウモロコシ根に感染した AM 菌によるリン吸収促進効果が土壌条件によって異なることが示唆された。

植物への AM 菌感染は, 土壌 pH (NOORDWIJK and HAIRIAH, 1986; NURLAENY et al., 1996; CLARK, 1997), 施肥 (KABIR et al., 1997; MILLER and JACKSON, 1998), 土壌のリン肥沃度 (ABBOTT et al., 1984; NOORDWIJK and HAIRIAH, 1986) などの影響を受けることが示されているが, ヒマワリやトウモロコシの AM 菌感染率と土壌の理化学性の間には有意な相関が認められなかった。さらに, AM 菌による作物生育の促進効果も, 土壌のさまざまな理化学性の影響を受けることが報告されているが, トウモロコシ生育への前作効果とその土壌間差もまた, 土壌の理化学性では十分な説明はできなかった (第 10 表)。そこで, 土壌の理化学性のみを測定しても, AM 菌宿主作物の導入によって後作物の生育が改善される土壌を予測することは難しいと考えられた。これらの結果は, 異なる土壌を用いた AM 菌の接種試験において AM 菌の接種効果と土壌の理化学性の間には相関が認められなかったとする KARAGIANNIDIS and HADJISAVVA-ZINOVIADI (1998) の報告と一致している。しかしながら, 本研究では, 一つの例外 (A6 土壌) を除いて,

ヒマワリの AM 菌感染率が後作トウモロコシの生育差と高い正の相関関係にあることが示された。そこで、AM 菌宿主作物の感染率を測定することによって、宿主作物の栽培によって後作物のリン吸収や生育が改善される土壌を予測することが可能かもしれない。より正確に前作効果が現れる土壌を予測するためには、例外である A6 土壌において、前作効果や AM 菌の接種効果が現れない原因について研究を進める必要がある。

以上まとめると、多くの土壌において、AM 菌宿主作物の栽培によって後作物の AM 菌感染率と生育を改善できる。しかしながら、いくつかの土壌においては、このような前作効果が認められない。これは、主に、前作物として栽培した AM 菌宿主作物が後作物の AM 菌感染率を改善できないことに起因している。後作物の生育を促進するために宿主作物の導入が有効な土壌を明らかにするためには、その土壌に栽培した宿主作物の AM 菌感染率を測定することが有効であると考えられる。

5) 要約

前作効果の土壌間差を調べるために、前作物の種類（ヒマワリとシロガラシ）が、土壌中の AM 菌密度と後作トウモロコシの AM 菌感染率および生育に及ぼす影響を 17 種類の土壌で検定した。

試験に用いた 17 土壌のうち 14 土壌でシロガラシ後よりもヒマワリ後でトウモロコシのリン吸収量が多く、生育も優れた。トウモロコシの AM 菌感染率がシロガラシ後よりもヒマワリ後で高く、滅菌土壌ではこの前作効果が認められなかったことから、これらの土壌におけるトウモロコシの生育差も、AM 菌感染率の違いに起因すると考えられた。前作効果と土壌の性質との相関分析より、トウモロコシへの前作効果の土壌間差は土壌の理化学性では十分に説明できなかったが、宿主作物の AM 菌感染率から前作効果の現れる土壌を予測できる可能性が示された。しかしながら、例外もあり、1 種類の土壌では、ヒマワリとその後作トウモロコシの感染率が高いにもかかわらず、前作効果が認められなかった。

緑肥導入による後作物の AM 菌感染・生育の改善

1) はじめに

これまでに、AM 菌の非宿主作物跡地では後作物の AM 菌感染率が高まらないために、そのリン吸収や生育が劣る可能性があることを示した。そこで、土着 AM 菌を減少させる可能性がある非宿主作物の栽培をやめて AM 菌の宿主作物のみで輪作を行えば、土着 AM 菌を作物栽培に有効利用できるかもしれない。しかし、宿主作物のみを組み合わせた輪作では輪作年限が短くなり、連作障害が生じやすくなる（奥村ら、1997）。すなわち、適切な輪作年限を守って畑作物を安定的に生産するためには、AM 菌の宿主作物と非宿主作物を組み合わせた輪作が不可避である。

北海道の輪作に組み込まれている作物のうち、AM 菌を減少させ、後作物の生育を低下させる可能性がある AM 菌の非宿主として、ナタネ、キャベツ、ダイコン、シロガラシ、ソバ、テンサイが報告されている（ARIHARA and KARASAWA, 2000; KARASAWA et al., 2000a）。また、宿主であるムギ類も AM 菌共生程度が低く、ムギ類を栽培した跡地ではトウモロコシの AM 菌感染率と生育が他の宿主作物後に比べて劣っている（ARIHARA and KARASAWA, 2000）。近年、北海道の畑作地帯においても、キャベツ、ダイコン、ホウレンソウなど非宿主の野菜栽培が広まりつつあり（兪と黒河、1994; 農林水産省統計情報部、2000）、ムギ類の作付面積も増加傾向にある（農林水産省北海道統計情報事務所、2000）。そこで、非宿主作物やムギ類跡地への作付けが増え、後作物の収量が低下する可能性がある。後作物の生育を改善するには、その AM 菌感染率を高める必要がある。テンサイ以外の非宿主作物やムギ類は栽培期間が短く、7~8 月頃には収穫できるが、秋まきコムギが後作物にならない限り、その収穫跡地は春まで裸地となり、宿主作物の不在は翌春まで続く。そこで、本研究では、圃場が裸地になる 8 月から降雪までの期間に、AM 菌の宿主作物を緑肥として導入することにより、後作物の AM 菌感染率ならびに生育を改善できるか検討した。また、緑肥のすき込み区と持ち出し区を設け、緑肥の導入効果を、有機物の還元によるものと AM 菌感染率の改善に起因するものとに区別して評価するとともに、緑肥の導入時期とその効果の程度

についても検討した。

2) 実験方法

(1) 試験区の構成および夏まき緑肥の栽培

北海道農業試験場の黒ボク土圃場のエンバク収穫跡地に、1996年、緑肥作物として、シロガラシ「キカラシ」、ベッチ (*Vicia* sp.) 「まめ助」、ヒマワリ「DO707」を栽培する区、ならびに翌年の春まで無作付けにする区を設けた。シロガラシとベッチの播種は8月7日の1回のみで、ヒマワリについては、8月7日(ヒマワリ)、9月9日(ヒマワリ9月)、10月11日(ヒマワリ10月)の3播種期を設けた。また、緑肥栽培区には、地上部の持ち出し区とすき込み区を設けた。なお、今回用いた緑肥作物のうち、シロガラシがAM菌の非宿主、ベッチとヒマワリが宿主作物である。

播種密度は、シロガラシ 18 kg ha^{-1} 、ベッチ 28 kg ha^{-1} 、ヒマワリ 22 kg ha^{-1} であり、各緑肥作物は無肥料で栽培した。緑肥作物の栽培は、いずれの区も11月5日までとし、各栽培期間は、8月7日播種区は90日、9月9日播種区は57日、10月11日播種区は25日である。すき込み区では11月5日に耕起を行い、持ち出し区では翌年のトウモロコシ播種時まで耕起しなかった。各処理とも、試験は3反復で行なった。

(2) 後作トウモロコシの栽培

1997年5月19日、各緑肥作物の栽培跡地ならびに無作付区にトウモロコシ「パイオニア3790」を播種した。トウモロコシに対する施肥量は、 ha 当たり成分で $\text{N } 150 \text{ kg}$ 、 $\text{P}_2\text{O}_5 \text{ } 100 \text{ kg}$ 、 $\text{K}_2\text{O } 150 \text{ kg}$ であり、高度化成肥料 S282 を全面全層に施用した。栽植密度

は $75 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ で、3粒播種し、第2葉展開期に1本に間引きした。

(3) 作物体の採取

緑肥作物の乾物収量ならびにリン吸収量を求めるため、1996年11月5日に各緑肥作物の地上部を採取し、 70°C で通風乾燥させ、地上部乾物収量とリン吸収量の測定に供試した。また、各緑肥作物の根を採取し、水洗後、AM菌感染率の測定に供試した。

後作トウモロコシの初期生育、地上部リン含有率、リン吸収量を求めるため、1997年7月22日(播種64日後)に地上部を採取し、 70°C で乾燥させた。また、トウモロコシの根を採取し、水洗後、AM菌感染率の調査に供試した。

1997年10月14日(播種147日後)にトウモロコシを収穫し、雌穂と茎葉に分けた。茎葉は秤量後に細断して一部を 70°C で乾燥させた。雌穂は風乾後に脱穀して、子実と芯に分け、子実収量の調査とリン含有率の測定に供試した。

(4) 土壌と作物体の分析法

トウモロコシの播種前に、表層から深さ 20 cm までの土壌を各区から採取して風乾した。風乾土壌は 2 mm の篩を通した後、各緑肥作物を栽培した跡地土壌の有効態リンをトルオーグ法によって求めた。

各緑肥ならびにトウモロコシの作物体に含まれるリンの含有率は、前述のケルダール法とバナドモリブデン酸法により求めた。

1996年11月5日に採取した緑肥作物ならびに1997年7月22日に採取したトウモロコシの根をトリパンブルーで染色した後、前述の格子交点法によってそのAM菌感染率を測定した。

第13表 緑肥作物の地上部乾物収量、リン吸収量と各緑肥の栽培跡地土壌の有効態リン

緑肥	播種日	乾物収量 (kg ha^{-1})	リン吸収量 (kg P ha^{-1})	有効態リン (mg kg^{-1})	
				持ち出し	すき込み
無作付	—	—	—	86.9 a	80.8 ab
シロガラシ	8月7日	2310 c	4.35 c	83.4 ab	76.9 ab
ベッチ	8月7日	3240 b	12.1 b	85.2 ab	80.3 ab
ヒマワリ	8月7日	5690 a	13.1 a	78.6 ab	80.8 ab
ヒマワリ	9月9日	477 d	1.69 d	84.7 ab	77.3 ab
ヒマワリ	10月11日	13 e	0.11 e	87.3 a	74.7 b

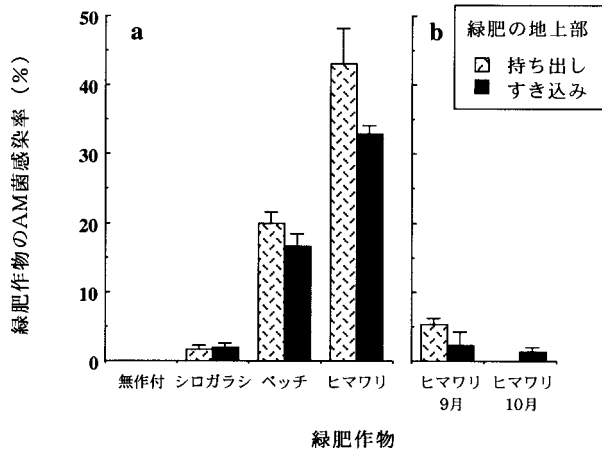
異なるアルファベット間には、5%水準において有意差があることを示す。

3) 結果

(1) 緑肥作物栽培期間の気象条件と各緑肥作物の生育・AM菌感染率

8月7日に播種した緑肥作物の栽培期間中の平均気温は14.9と平年並であり(平年値は14.6), 9月9日播種では12.5と平年よりやや高く(平年値は11.4), 10月11日播種では8.6と平年並であった(平年値は8.3)。8月7日~9月9日の平均地温(10 cm)は19.6であったのに対し, 9月9日~11月5日の平均地温は12.2であり, 9月9日以降には日平均地温が18を越える日はなかった。

8月播種の各緑肥作物は順調に生育し, 11月5日



第50図 エンバク跡地に栽培した夏まき緑肥のAM菌感染率(1996年11月5日)

(a) 緑肥の種類の影響、各緑肥は8月7日に播種。

(b) 緑肥の播種時期の影響、

ヒマワリ9月: 9月9日播種ヒマワリ;

ヒマワリ10月: 10月11日播種ヒマワリ。

エラーバーは標準誤差を示す。

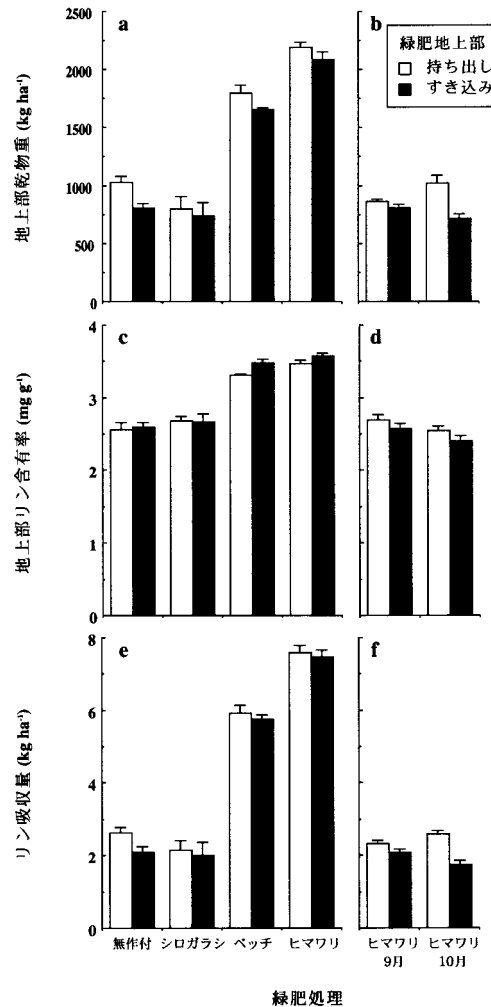
のすき込みあるいは持ち出し時には, 開花期を迎えた。11月5日の地上部乾物収量はヒマワリで最も大きく, ベッチ, シロガラシの順であった(第13表)。9月, 10月播種のヒマワリは開花に至らず, 8月播種のヒマワリと比べて生育量も著しく劣った。

8月に播種した各緑肥作物の中で, リン吸収量は, ヒマワリ, ベッチで高く, シロガラシで低かった。9月, 10月播種のヒマワリのリン吸収量は, 8月播種の各緑肥作物に比べて低かった(第13表)。

跡地土壌の有効態リンには, 緑肥作物の種類による差が認められなかった(第13表)。また, 地上部

のすき込みの有無も, 土壌の有効態リンに大きな影響を及ぼさなかった。

AM菌感染率は, 8月播種のヒマワリで最も高く, ベッチがこれに次いだ(第50図)。9月播種のヒマワ



第51図 前年に導入した緑肥作物が翌年のトウモロコシの地上部乾物重(a,b), リン含有率(c,d), およびリン吸収量(e,f)に及ぼす影響(播種64日後)

(a)(c)(e) 緑肥の種類の影響(各緑肥作物は8月7日にエンバク跡地へ播種)。

(b)(d)(f) 緑肥(ヒマワリ)の導入時期の影響(ヒマワリ9月は9月9日からヒマワリを栽培; ヒマワリ10月は10月11日からヒマワリを栽培)。

エラーバーは標準誤差を示す。

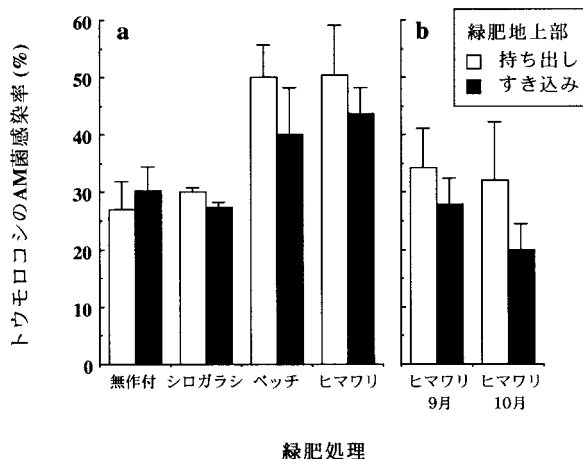
持ち出し区では前年の秋に耕起をせず, すき込み区では耕起した。無作付の持ち出し区とすき込み区の違いは, 前年の秋における耕起の有無である。

りにも数%の感染が認められたが、シロガラシと10月播種のヒマワリにはAM菌の感染がほとんど認められなかった。緑肥作物のAM菌感染率は、持ち出し区でやや高い傾向にあった。

(2) 後作トウモロコシの初期生育、リン吸収とAM菌感染率

後作トウモロコシの栽培期間中の平均気温は16.6であり、平年値(16.5)並であった。

播種64日目におけるトウモロコシの生育は、前年に栽培した緑肥作物の種類によって大きく異なった。トウモロコシの生育は、エンバク跡地を春まで裸地にした区(無作付区)で劣り、8月にヒマワリを播種した区で優り、8月にベッチを播種した区がこれに次いだ(第51a図)。しかし、シロガラシを8月に播種した区ではトウモロコシの生育は改善されず、地上部乾物重は無作付区と同等であった(第51a図)。また、ヒマワリを導入した場合でも、9月9日以降の播種ではトウモロコシの生育に改善が認められなかった(第51b図)。緑肥作物のすき込みの有無は、後作トウモロコシの生育には大きな影響を及ぼ



第52図 各緑肥作物跡地におけるトウモロコシのAM菌感染率(播種64日後)

(a)緑肥の種類の影響、(b)緑肥の播種時期の影響
前年の緑肥処理については、第51図を参照。

エラーバーは標準誤差を示す。

さなかった(第51a, b図)。

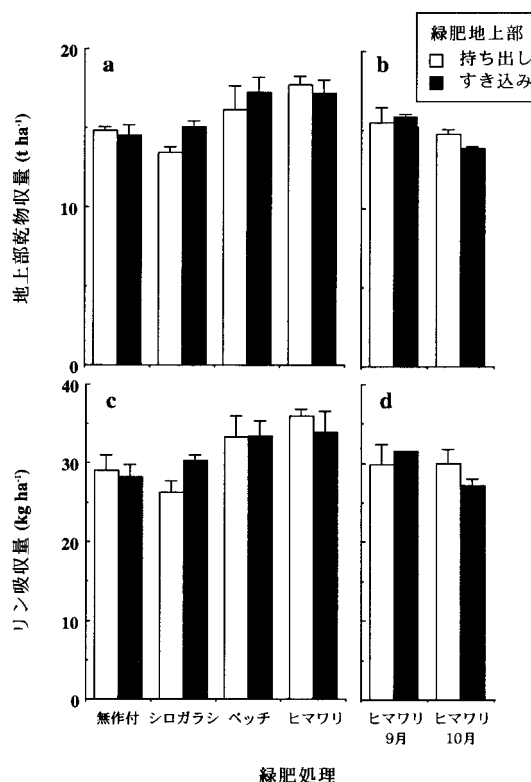
トウモロコシの地上部リン含有率ならびにリン吸収量も生育と同様の傾向を示し、8月にヒマワリあるいはベッチを導入した区で高く、その他の区では低かった。緑肥作物のすき込みの有無は、トウモロ

コシの地上部リン含有率、リン吸収量にも大きな影響を与えなかった(第51c, d, e, f図)。

播種64日目のトウモロコシ根のAM菌感染率は、無作付区に比べて、ヒマワリ、ベッチ導入区で高かった(第52a図)。また、シロガラシ導入区ならびに9月以降にヒマワリを播種した区において、トウモロコシのAM菌感染率は無作付区と同様に低かった(第52図)。緑肥作物の地上部をすき込んだ区では、持ち出し区に比べてAM菌感染率が低い傾向にあったが、有意な差は認められなかった。

(3) トウモロコシの収量と前年に栽培した緑肥作物の関係

1997年8月5日の台風の通過によって、生育が優れて草丈の長かったヒマワリ導入区(8月播種)とベッチ導入区のトウモロコシには倒伏が発生した。収穫時にも、両区のトウモロコシには軽度の倒伏が認められた。



第53図 トウモロコシの地上部乾物収量(a, b)とリン吸収量(c, d)(収穫期)

(a), (c) 緑肥の種類の影響、(b), (d) 緑肥の播種時期の影響

前年の緑肥処理については、第51図を参照。

エラーバーは標準誤差を示す。

トウモロコシの地上部乾物収量（第 53a, b 図）と子実収量（データ省略）も、ヒマワリ導入区（8 月播種）、ベッチ導入区で高く、それ以外の区で劣った。しかし、緑肥作物の影響は、生育初期（播種 64 日目）に比較すると収穫期には小さくなった。また、緑肥作物のすき込みの有無は、トウモロコシの地上部乾物収量にも大きな影響を及ぼさなかった。

トウモロコシ子実のリン含有率は、ヒマワリ導入区（8 月播種）やベッチ導入区でやや高かったが、地上部リン含有率には処理間差が認められなかった（データ省略）。収穫時までのトウモロコシのリン吸収量も、ヒマワリ導入区（8 月播種）、ベッチ導入区で高かったが、生育初期に比較すると緑肥の種類、播種時期の影響は小さかった（第 53c, d 図）。また、トウモロコシの子実・地上部リン含有率、リン吸収量ともに、緑肥すき込みの影響を受けなかった。

4) 考察

(1) 緑肥作物の種類による効果の違い

8 月に播種した緑肥作物の AM 菌感染率から考えると（第 50 図）、トウモロコシ栽培時の土壤中の AM 菌密度は、ヒマワリを 8 月 7 日に播種した区で最も高く、ベッチ導入区がこれに次ぎ、シロガラシ導入区では、無作付区と同等の低い AM 菌密度であったと考えられる。

トウモロコシの AM 菌感染率もヒマワリ、ベッチ導入区で高かったのに対し、シロガラシ導入区では低く、無作付区と同程度であった（第 52 図）。これは、緑肥作物の AM 菌感染率の違いがトウモロコシの感染率に影響したことを示している。

本試験では、各緑肥作物跡地の有効態リンには差がないのにもかかわらず（第 13 表）、トウモロコシの生育およびリン吸収（第 51 図）は、AM 菌感染率が高いヒマワリ導入区、ベッチ導入区で優れ、感染率が低い無作付区、シロガラシ導入区で劣った。これは、緑肥の導入によるトウモロコシの生育促進効果がトウモロコシの AM 菌感染率の改善によってもたらされたことを示している。これより、ムギ類跡地にヒマワリやベッチを導入することにより、後作物の AM 菌感染率が高まり、初期生育が著しく改善されることが明らかとなった。ヒマワリを 8 月に導入した区とベッチを導入した区のトウモロコシが倒伏したこともあって、本効果は収穫時期には縮小したものの、最終的なトウモロコシの地上部乾物収量

やリン吸収量（第 53 図）にまで宿主作物を緑肥として導入した効果が認められた。

春まきの前作物が翌年のトウモロコシに及ぼす影響を調べた結果では、生育初期と同等の前作効果が収穫期のトウモロコシにも認められることもある（ARIHARA and KARASAWA, 2000）が、この前作の違いによる生育差は、収穫時期に縮小する傾向にある。この原因としては、生育後半には根密度が増大して AM 菌の効果が縮小すること（BAATH and HAYMAN, 1984）や地温上昇に伴うリン拡散速度の向上によって AM 菌を介さないリン吸収量が増加すること（藤原と岸本, 1988）などが考えられる。そこで、倒伏のない条件で緑肥の効果を検討しても、トウモロコシの生育差は、収穫期には縮小したと考えられる。しかしながら、ヒマワリ、ベッチ導入区のトウモロコシに倒伏がなければ、本試験の結果よりも大きな収量の改善がみられた可能性がある。

本研究では、後作トウモロコシの AM 菌感染率を改善する効果が比較的低いムギ類（宿主作物）跡地（ARIHARA and KARASAWA, 2000; KARASAWA et al., 2000a）において、緑肥作物の導入効果を確認した。AM 菌の非宿主作物跡地でも、翌年の宿主作物の栽培によって AM 菌密度が増加したことから（BLACK and TINKER, 1979）、アブラナ科の野菜など非宿主作物の栽培跡地に緑肥（宿主作物）を導入した場合にも、AM 菌密度の増加によって後作トウモロコシの生育を改善できると考えられる。

以上より、ムギ類ならびに非宿主作物を含む輪作体系においては、短期間、宿主作物を緑肥として導入することによって、後作物の AM 菌感染率、生育・収量を改善できることが示唆された。これにより、AM 菌の非宿主作物を含む輪作の中でも、土着 AM 菌を増殖させて作物の生育に役立てるための作付体系を構築できる可能性が示された。

(2) 緑肥作物の導入時期と効果

ムギ類、春～晩春まきのキャベツやブロッコリ、春まきダイコンなどは、8 月までに収穫して、8 月中旬に緑肥作物を導入できる。そこで、前述のような緑肥作物の導入による後作物の AM 菌感染率や生育の改善効果が期待できる。しかし、ソバ、晩春～初夏まきのキャベツやブロッコリ、初夏～夏まきダイコンなどの収穫は、8 月中旬以降になる。8 月中旬以降に収穫する非宿主作物跡地でも緑肥作物の導入

によって後作物の AM 菌感染率を改善できれば、土着 AM 菌を生かした作物生産の可能性が広がる。

しかしながら、9 月以降にヒマワリを導入した区のトウモロコシの AM 菌感染率は無作付区と同程度に低く、9 月以降に播種したヒマワリにはトウモロコシの生育やリン吸収を改善する効果が認められなかった（第 51, 52, 53 図）。そこで、9 月以降に播種したヒマワリが AM 菌を増殖させる能力は低く、9 月以降のヒマワリ導入では、翌年に栽培する後作物の AM 菌感染率を改善する効果は期待できないと考えられる。

生育期間の短さも 9 月以降に播種したヒマワリの AM 菌増殖能が低い原因の一つかもしれないが、9 月播種区と同じ約 2 ヶ月の栽培期間でも春に播種したヒマワリは AM 菌密度を高め、後作物の AM 菌感染率や生育を改善した（KARASAWA et al., 2001）ことから、生育期間ではなく栽培時期が 9 月以降に播種したヒマワリの AM 菌増殖能の低さに関与していると考えられる。

AM 菌の孢子発芽は、18 から 25 の範囲で最も顕著であり（DANIELS and TRAPPE, 1980）、AM 菌感染率や孢子形成も 18 以上の地温で高いことが報告されているが（SCHENCK and SMITH, 1982; RAJU et al., 1990）、本試験では、9 月 9 日播種のヒマワリ栽培期間中に、日平均地温が 18 を越える日が一日もなかった。そこで、9 月以降に導入したヒマワリの AM 菌感染率が低く（第 50 図）、AM 菌密度を高めることができなかった原因の一つとして、栽培期間中の低地温によって AM 菌の感染力が低下した可能性が考えられた。しかし、低温条件における AM 菌の感染には作物間差がみられ、低温でも AM 菌と共生する作物もあることから（BENTIVENGA and HETRICK, 1992）、9 月以降に導入したヒマワリの AM 菌感染率が高まらず、AM 菌増殖能が低かった原因にはヒマワリ側の要因が関与している可能性も考えられる。

本試験では、生育期間が 57 日の 9 月播種ヒマワリの地上部乾物収量は、生育期間が 90 日の 8 月播種ヒマワリの 10 分の 1 以下であった（第 13 表）。光条件は光合成による炭水化物の生成量の違いや作物生育（根量）の違いを介して AM 菌感染に影響することが示されており（LOUCHE-TESSANDIER et al., 1999）、本試験では、9 月 9 日までの日平均日射量が 15.5 MJ m^{-2} であったのに対し、9 月 9 日から 11 月 5 日の日平均日

射量が 10.4 MJ m^{-2} であった。両栽培期間中で最も大きな気象条件の違いは温度であることから、9 月播種のヒマワリの生育は低温と日射量の低下によって抑制されたと考えられる。先に示した通り、AM 菌はその生存と増殖に生きた植物の根を必要とする絶対共生菌である。そこで、導入した作物が十分に生育できない低温などの環境では、導入した作物の根量が少ないために共生の場が限られ、そのために AM 菌の増殖が抑えられると考えられる。しかし、低温でも作物種によっては AM 菌に感染することから（BENTIVENGA and HETRICK, 1992）、低温で日射量もやや少ない条件下でもおう盛に生育して AM 菌の感染や増殖が可能な植物を探索することによって、土着 AM 菌を増殖するために緑肥作物を利用できる場面が広がるかもしれない。

（3）緑肥作物のすき込みの有無と緑肥の導入効果

緑肥作物の導入効果は、主に、有機物還元による土壌の理化学性改善に起因することが報告されており（渡辺, 1989; 香西と川根, 1995）、北海道においても、緑肥窒素の無機化過程について研究が進められ、緑肥の窒素源としての評価がなされてきた（今野と菊池, 1992; 今野と菊池, 1996; 今野ら, 1996）。そこで、本試験で認められた夏まき緑肥の効果が、有機物の還元によるものか、それとも、AM 菌の増殖によるものかを明らかにするために、地上部すき込み区と持ち出し区の結果を比較した。

8 月に播種した各緑肥作物のすき込み区では、持ち出し区に比べて大量の有機物が圃場に還元された。また、トウモロコシ播種時における土壌の無機態窒素量には、処理間差が認められなかったが、トウモロコシの窒素吸収量はベッチャヒマワリを 8 月に導入して、その地上部を緑肥としてすき込んだ区で高い傾向にあった（データ省略）。すなわち、緑肥すき込みによる窒素栄養の改善が認められた。しかし、トウモロコシの生育（第 51 図）、地上部乾物収量（第 53 図）、リン含有率（第 51 図）、リン吸収量（第 51, 53 図）とも、すき込みの影響を受けなかった。これより、本試験では、後作トウモロコシの生育を制限する要因が窒素ではなくリンであったために、トウモロコシに対する緑肥作物の効果が、主に AM 菌密度の変化によって引き起こされたと考えられた。

これまでに、有機物の施用が作物の AM 菌感染率

や AM 菌密度を増加させる (KABIR et al., 1997; MUTHUKUMAR and UDAIYAN, 2000), あるいは低下させる (TARKALSON et al., 1998) ことが報告されている。本試験では、緑肥作物の持ち出し区で、トウモロコシの AM 菌感染率が高い傾向にあったが有意ではなく (第 52 図), また、前作のヒマワリならびにベツチの AM 菌感染率も持ち出し区で高い傾向にあった (第 50 図) ことから、緑肥のすき込み自体は後作トウモロコシの AM 菌感染率には大きな影響を及ぼさなかったと考えられた。そこで、本試験においては、有機物施用、すなわち緑肥作物のすき込みよりも、緑肥作物の種類、すなわち緑肥が AM 菌の宿主作物であるかどうかの方が後作トウモロコシへの AM 菌の感染に対する影響が大きいと考えられた。

以上のことから、作物生育がリン栄養によって制限される場合には、緑肥作物の導入効果は、緑肥作物が AM 菌を増殖させる能力に依存すると考えられた。そこで、作物の養分、特にリン吸収に着目した場合には、AM 菌との共生程度を緑肥作物の選定基準に加えることが有効であると考えられる。

5) 要約

AM 菌との共生程度が低い作物を栽培した跡地では、後作物の AM 菌感染率が低くなるために、その生育が劣る。ここでは、翌春まで裸地になるこれら作物の収穫跡地に宿主作物を緑肥として導入し、翌年に栽培する作物の生育に対する効果を検討した。

トウモロコシの AM 菌感染率ならびに生育は、AM 菌との共生程度が低いエンバク跡地を春まで裸地にした区 (無作付区) あるいは非宿主作物 (シロガラシ) を緑肥として導入した区に比べて、宿主作物 (ヒマワリ、ベツチ) を導入した区で著しく優れ、収穫時にも優る傾向にあった。また、トウモロコシの生育、リン吸収、AM 菌感染率は、緑肥作物のすき込みの有無に影響されなかった。以上の結果から、ヒマワリ、ベツチの導入効果は、有機物の還元ではなく、トウモロコシの AM 菌感染率の向上によるものと判断した。そこで、緑肥作物を選定する際の基準に AM 菌との共生程度を加えることが有効である。なお、ヒマワリを 9 月以降に播種した場合にはトウモロコシの AM 菌感染率や生育を改善する効果がみられなかった。

総合論議

1. 前作物が後作物の生育に及ぼす影響とその原因

輪作においては、前年に栽培した作物の種類によって、後作物の生育が異なることがある (KARLEN et al., 1994)。そこで、輪作を行うにあたっては、前作効果が生ずる原因を理解し、適切な組合せで前作物と後作物を栽培することが望ましい。これまでに、前作効果を生む要因としては、後作物の水分利用効率 (KARLEN and SHARPLEY, 1994)、土壌養分の有効性 (BURLE et al., 1997)、土壌中の病害虫密度 (FRANCIS et al., 1986)、アレロパシー物質の有無 (LIEBMAN and DYCK, 1993) や土壌中の生物の多様性 (KARLEN et al., 1994) などが前作物の種類によって異なることが挙げられてきた。しかしながら、これまでに示された要因では説明がつかない事例も認められるなど (西入ら, 1981)、前作効果には原因不明の事象も多い。そこで、実際に後作物を栽培するまで、前作物の違いによる影響の現れ方が分からないことが少なくない。そして、前作効果の未解明の要因を解明することが求められている。

一方、半乾燥地帯の輪作では、長期休閑によって後作物の生育が抑制される例が知られており、その原因が土壌中の AM 菌密度の低下であることが示されている (THOMPSON, 1994a)。作物の中には、AM 菌と共生しない非宿主作物があることが知られ、長期休閑だけでなく非宿主作物の作付けによっても絶対共生菌である AM 菌が減少することから (BLACK and TINKER, 1979; OCAMPO et al., 1980)、非宿主作物の栽培も後作物の生育を低下させる可能性が考えられる (THOMPSON, 1991)。しかし、実際には、AM 菌の宿主作物と非宿主作物の後に栽培した作物の収量を比較した場合、アマ (linseed) では、AM 菌密度が高く、AM 菌感染率も高かった宿主作物の後で収量が高い (THOMPSON, 1991) と報告されている一方で、オオムギの収量には前作物の影響がほとんど認められず、むしろ AM 菌感染率が低い非宿主作物の跡地で収量が高い傾向にあった (BLACK and TINKER, 1979)。これより、前作物の栽培による土壌中の AM 菌密度の変化が、前作効果の要因であるか否かは明らかにされているとはいえない。そこで、長期休閑 (18 ヶ月) よりも期間が短い前作物の栽培 (北海道では 2~6 ヶ月) も、AM 菌の増減を介して後作物の生育に影響することを明らかにするために

一連の試験を行なった。

本研究では、北海道農業試験場の黒ボク土圃場におけるトウモロコシの生育と収量が、AM 菌の非宿主作物後に比べて宿主作物の後で優ることが示された。そして、非宿主作物跡地に比べて、宿主作物跡地でトウモロコシの AM 菌感染率が高かったことから、トウモロコシ生育への前作効果は、前作物の違いによるトウモロコシの AM 菌感染率の差によって引き起こされた可能性が考えられた。しかしながら、異なる前作物を栽培した場合、AM 菌密度のみに差が生ずるわけではなく、土壌の多くの理化学性や生物性も前作物の種類によって異なる。そこで、トウモロコシの AM 菌感染率と生育との相関関係だけでは、AM 菌密度の違いが後作物の生育を規定する主要因であるとは断定できない。つまり、AM 菌と作物の共生系が、AM 菌から作物へのリンの供給とともに作物から AM 菌への炭水化物の分配の上に成り立っていることから考えれば、前作物の違いによって土壌の AM 菌以外の生物性や理化学性に差が生じ、これが主要因になってトウモロコシ生育に差が生じたとしても、AM 菌感染率にも間接的に影響が及ぶ可能性がある。例えば、他の要因によってトウモロコシの生育が改善された場合でも、それに伴って光合成能が高まることによって AM 菌への炭素の分配が増え、結果的に生育の優るトウモロコシの AM 菌感染率が高くなる可能性も考えられる。また、逆に、他の要因によって生育が抑制されたトウモロコシでは、AM 菌への炭水化物の分配が減り、AM 菌感染率が低下する可能性もある。

そこで、本研究では、非宿主作物後のトウモロコシの生育低下が、AM 菌密度の低下に起因していることを証明するために、ヒマワリ（宿主作物）跡地から単離した AM 菌の胞子をシロガラシ（非宿主作物）の跡地に接種して、その効果を調べた。そして、ヒマワリ跡地から単離した AM 菌のシロガラシ跡地土壌への接種によって、ヒマワリ跡地とシロガラシ跡地でみられたトウモロコシの生育差が縮小したことから、土壌中の AM 菌密度の差が前作効果の主要因となっていることが証明された。これにより、前後作の組合せ試験が行なわれたことのない作物についても、宿主作物であれば後作トウモロコシの生育を改善し、非宿主作物であれば後作トウモロコシの生育を低下させることが予測できる。

トウモロコシへの前作効果と AM 菌の動態とを関

連づけた本研究からの知見を輪作に応用するためには、トウモロコシだけではなく、他の後作物に対する前作効果を明らかにする必要がある。そこで、本研究では、トウモロコシ以外の作物についても、前作効果を検討した。すると、前作物の種類によらず非宿主作物には AM 菌が感染しないことから、非宿主作物の生育にはトウモロコシでみられたような前作効果が現れにくいことが判明した。一方、多くの宿主作物の生育には前作効果が認められたが、その程度には作物間差があり、マメ類などで大きく、コムギやパレイショで小さかった。

AM 菌による作物のリン吸収促進は、主に作物のリン吸収域の拡大に起因している（HAYMAN, 1983; SMITH and READ, 1997）ことが示されており、その効果は根の表面積が小さく、作物自体のリン吸収域が小さい作物で顕著であると報告されている（PLENCHETTE et al., 1983; BRUNDRETT, 1991）。本試験でも、細根の少ないマメ類やヒマワリで前作効果が大きく、細根の多いコムギで前作効果が小さかった。以上の結果から、宿主作物が後作物になった場合にも前作効果の程度が異なり、それは後作物の根の形態などの違いによる AM 菌依存度の差と関連があると考えられた。先に示したアマ（linseed）の収量が AM 菌感染率の高い宿主作物後で高かったのに対し（THOMPSON, 1991）、オオムギの収量は宿主作物跡地で高くない（BLACK and TINKER, 1979）という相反する結果も、オオムギには細根が多く、AM 菌に対するリン吸収の依存が低いことが関係していると解釈できる。そこで、輪作順序を決める場合、AM 菌への依存度が高い宿主作物を栽培する時ほど、前年に宿主作物を導入する効果が高いと考えられる。本研究では、異なる前作物の栽培による AM 菌密度の変動とそれによる後作物の AM 菌感染率の違いで後作物の生育差が説明できることを示した。これは、AM 菌の宿主特異性が非常に低く、様々な種類の AM 菌が多くの作物種と共生できる（SMITH and READ, 1997）という特徴に基づいていると考えられる。すなわち、前作物（宿主）の栽培によって増殖した種類の AM 菌が、別の後作物にも感染してその生育を促進できることから、このような前作効果が現れるといえる。しかし、AM 菌の種類と作物種との組合せによって AM 菌の増え方や作物生育への効果が異なる例も報告されている（江沢ら, 1995）。近年、分子生物学的手法により、根内の AM 菌の種類

も同定が可能になりつつあることから (SIMON et al., 1993; TUINEN et al., 1998), 今後、輪作における AM 菌の動態を AM 菌の種類ごとに解明することによって、さらに効果的な前作物と後作物との組合せの提案につながるものと期待される。

2. 前作効果に影響を及ぼす環境要因

適切な作付順序を理論的に決定することが困難である理由には、前作効果を生む要因のいくつかが未解明であることと前作効果の現れ方が年次や場所によって変動することが挙げられる。本研究では、前作効果を生む要因の一つが、前作物の違いによる AM 菌密度の差であることを解明した。ここでは、AM 菌の動態によって生ずる前作効果と環境要因の関係について論じ、前作効果の年次や場所による変動の原因を考察するとともに、AM 菌動態を考慮に入れた作付順序で輪作を行なうことが有効な場面を明らかにした。

北海道農業試験場における前後作の組み合わせ試験においても、年次によって前作効果の現れ方が異なる例が示された。北海道は気象の変動が非常に激しいために、前作効果の年次による変動を明らかにすることが特に重要である。本研究では、まず降水量と関係の深い土壌水分の影響を検討した。

乾燥条件で栽培したトウモロコシには、先に示した前作効果が顕著に認められたのに対し、湿潤条件では、トウモロコシ生育への前作物の影響が小さかったことから、土壌水分が前作効果に影響を及ぼすことが示された。これは、AM 菌の胞子発芽 (DANIELS and TRAPPE, 1980) や菌系の生存 (JASPER et al., 1993) にとって湿潤な条件が有利であり、土壌水分が高まるにつれて AM 菌密度が低い非宿主作物の跡地土壌でもトウモロコシの AM 菌感染率が増加したと関係していると考えられる。すなわち、土壌水分の増加に伴って前作物の違いによる AM 菌感染率の差が縮小し、これが湿潤条件で前作効果が現れにくい原因の一つであると考えられた。

一方、土壌水分の増加によって、AM 菌感染率だけでなく、トウモロコシの根を介した (AM 菌を介さない) リン吸収も改善される (MEDERSKI and WILSON, 1960; OLSEN et al., 1961)。そして、その原因には、根の伸長促進や土壌から根の表面へのリンの拡散速度の向上が挙げられている (OLSEN et al., 1965; MATHAB et al., 1971; HIRA and SINGH, 1977)。本研究

においても、水分ストレスの軽減によって、AM 菌感染の認められない無接種区 (滅菌土壌) のトウモロコシでもリン吸収量が増加した。そして、これによって AM 菌が感染しているトウモロコシと感染していないトウモロコシの間にみられた生育の差が縮小することが示された。そこで、土壌水分の増加に伴いトウモロコシへの前作効果が認められなくなる原因には、根の伸長やリンの拡散速度の向上によるトウモロコシの根を介したリン吸収量の増大が考えられた。

以上より、非宿主作物の栽培によって AM 菌密度が低下した場合、乾燥した条件ほど後作物の AM 菌感染率が高まりにくく、リン吸収も低下すると思われる。これより、畑作物の生育初期に降水が少ない北海道などでは、宿主作物の栽培による後作物の生育改善効果が大きいと考えられる。この知見は、作付順序を決める際に AM 菌動態を考慮に入れることが有効な場面 (地域など) を選定する上で有効に利用できると思われる。

次に、降水量とともに北海道の畑作物の生産性に大きな影響を与える気象要因である地温の影響を評価した。

作物のリン吸収は、低温時に顕著に低下する (藤原と岸本, 1988)。そこで、AM 菌の感染を高めることによって低温における作物のリン吸収を促進できれば、北海道においてたびたび見舞われる冷害や低温のストレスを軽減できる可能性がある。しかし、AM 菌の胞子発芽 (小林, 1988)、菌系の伸長 (SCHENCK and SCHRODER, 1974) や作物への感染 (SMITH and RONCADORI, 1986; BAON et al., 1994) は温度の低下に伴って抑制され、低地温条件下では AM 菌による作物生育の改善効果がみられない例も報告されている (SMITH and RONCADORI, 1986)。そこで、宿主作物を栽培して AM 菌密度が向上した場合に、低温条件下でも後作物の AM 菌感染率が高まり、その生育が促進されるか否かを検討した。

本研究では、15、20、25 のいずれの地温においても、宿主作物の跡地でトウモロコシの AM 菌感染率が向上し、トウモロコシのリン吸収ならびに生育に前作効果が認められた。これにより、輪作の中で AM 菌の宿主作物を利用して土着 AM 菌密度を増やして畑作物の生産に役立てるという試みが、広い範囲の地温条件で有効であることが示された。そして、リン吸収を抑制する低温に見舞われやすい北海道に

においては、AM 菌を生かした輪作体系がより重要であると考えられた。

前作効果の場所による変動の原因を明らかにするためには、土壌条件の影響について検討することが不可欠である。そこで、まずはじめに、土壌条件の中で最も AM 菌の感染や効果に影響が大きいと考えられているリン肥沃度の影響を評価した。

AM 菌の接種効果を調べた既往の研究から、AM 菌の効果が土壌のリン肥沃度が低い場合に大きく、リン肥沃度が高い土壌では AM 菌の効果が認められないと考えられる (DAFT and NICOLSON, 1966; THOMSON et al., 1986)。また、作物の AM 菌感染率も、土壌のリン肥沃度の増加に伴って低下する (TAWARAYA et al., 1994a; HAMEL et al., 1996)。そこで、宿主作物の栽培によって増殖した AM 菌が後作物の生育を改善する効果も、リン肥沃度が高い土壌では認められない可能性が考えられる。一方、北海道の畑作地帯においても、土壌の有効態リンは増加傾向にある (十勝管内土壌診断協議会, 1998)。そこで、AM 菌がかかわる前作効果が認められる有効態リンのレベルを明らかにする必要がある。

本研究では、トウモロコシの生育初期には、有効態リン 200 mg kg^{-1} (500 kg ha^{-1} リン酸施用区) まで前作効果が認められ、有効態リンが約 110 mg kg^{-1} 以下では後作トウモロコシの収量にも前作効果が認められることが示された。土壌のリン肥沃度が高まるにつれて、前作効果は小さくなる傾向にあったが、本研究の結果から、比較的広範囲なリン肥沃度のレベルで前作効果が認められることが示された。北海道の土壌診断基準値が、有効態リン酸 $10\sim30 \text{ mg P}_2\text{O}_5 \text{ 100 g}^{-1}$ ($44\sim131 \text{ mg P kg}^{-1}$) であることから、有効態リンが北海道の土壌診断基準値内の土壌においても、これまでに示した前作効果が現れる可能性が示された。これより、AM 菌動態によって生ずる前作効果は、北海道の多くの畑土壌で認められる可能性が考えられる。そこで、土壌のリン肥沃度の面からみた場合、北海道の畑輪作においては、AM 菌の動態を考慮した作付順序の導入が有効であると考えられる。また、逆に、リン肥沃度が著しく高い圃場では、AM 菌以外の要因が前作効果を規定する可能性が高く、それらの要因を優先して作付順序を決定することが有効であると判断できる。

次に、異なる場所から実際に採取した土壌を用いて前作効果を検定し、前作効果の土壌間差を調べ、

前作効果の現れ方を土壌ごとに推測することが可能であるか否かを検討した。

土着 AM 菌の密度や種類は、土壌によって著しく異なり (JOHNSON et al., 1991; HENDRIX et al., 1995)、土着 AM 菌による作物の AM 菌感染率にも大きな土壌間差があることが報告されている (TALUKDAR and GERMIDA, 1993; BRUNDRETT et al., 1996)。また、AM 菌の接種による作物のリン吸収や生育の促進効果も、土壌によって異なる (KARAGIANNIDIS and HADJISAVVA-ZINOVIADI, 1998)。さらに、AM 菌の菌糸伸長や植物への感染、作物生育の促進は、リン肥沃度 (ABBOTT et al., 1984; BOLAN et al., 1984) だけでなく、地温 (SMITH and RONCADORI, 1986)、土壌 pH (HAYMAN and TAVARES, 1985)、土壌水分 (KARASAWA et al., 2000a; KARASAWA et al., 2000b) などの様々な土壌条件によって異なる。そこで、AM 菌が関与する前作効果も、土壌の種類や性質によって現れ方が異なる可能性が考えられる。

本研究では、前作物がトウモロコシの AM 菌感染率ならびに生育に及ぼす影響にも土壌間差があることが示された。AM 菌の感染や AM 菌による作物生育の促進効果は、土壌のさまざまな理化学性の影響を受けることが報告されているが、前作効果の土壌間差は、土壌の理化学性では説明できなかった。これは、単一の理化学性のみを変えて AM 菌の接種効果を調べた既存の研究では、その理化学性の影響が現れたのに対して、複数の理化学性や生物性が異なる別の土壌で AM 菌の効果を調べた本研究では、複数の要因の影響が混在するために、前作効果を単一の要因で説明できなかったと解釈できる。そこで、土壌の理化学性のみを測定しても、AM 菌宿主作物の導入によって後作物の生育が改善できる土壌を予測することは困難であると考えられた。しかしながら、本研究では、ヒマワリの AM 菌感染率が後作トウモロコシの生育差と高い正の相関関係にあることが示された。例外の A6 土壌については更に検討する必要があるものの、前作物 (宿主作物) の AM 菌感染率を測定することによって、前作効果が現れやすい土壌を予測することが可能かもしれない。

本研究では、AM 菌の動態によって生じる前作効果と環境要因との関係を調べ、1) 降水量の少ない年次や地域では前作効果が現れやすい、2) 広い温度範囲で前作効果が認められる、3) リン肥沃度が高い場合には前作効果がみられない、4) 土壌の種類によっ

ではリン肥沃度が低くても前作効果が認められないが、前作物の AM 菌感染率を調べることによって前作効果を予測できることが示された。これらは、AM 菌の動態に起因する前作効果が現れやすい環境条件を知るうえで有用な知見である。

一方で、はじめに示したとおり、前作効果を生む要因に関しては、異なる前作物の栽培による、1) 土壌水分の有効性の違い (KARLEN and SHARPLEY, 1994), 2) 土壌養分の有効性の違い (BURLE et al., 1997), 3) 病害虫密度の違い (FRANCIS et al., 1986), 4) アレロパシー物質の有無 (LIEBMAN and DYCK, 1993), 5) 土壌の物理性の違い (有原ら, 1991), 6) 土壌の生物性の違い (KARLEN et al., 1994) などが報告されている。そこで、輪作を行なう条件によっては、AM 菌の動態ではなく、これまでに示された他の要因が、前作効果を決定する主な要因になる可能性が考えられる。例えば、降水の多い地域のリン肥沃度が高い圃場では、AM 菌以外の要因が前作効果を規定すると思われる。今後、AM 菌動態によって生じる前作効果と養分や病害虫など既知の要因による前作効果を環境条件ごとに解析することにより、作付順序を決める際に重視すべき要因を輪作圃場の環境に合わせて判断するための基準が策定されることが望まれる。

3. 緑肥の利用を含めた輪作への応用

AM 菌の非宿主作物の跡地では後作物の AM 菌感染率が高まらないために、そのリン吸収や生育が劣る場合がある。しかし、適切な輪作年限を守って畑作物を安定的に生産するためには (奥村ら, 1997), AM 菌の宿主作物と非宿主作物を組み合わせた輪作が不可避である。そこで、非宿主作物を収穫した後に土壌中の AM 菌密度を高めて、翌年に栽培する後作物の生育を改善する方策が提案できれば、それが輪作の中で栽培される畑作物の収量を向上させる効果的な技術につながる可能性がある。

北海道の輪作に組み込まれている作物のうち、AM 菌を減少させ、後作物の生育を低下させる可能性がある AM 菌の非宿主として、ナタネ、キャベツ、ダイコン、シロガラシ、ソバ、テンサイが報告されている (ARIHARA and KARASAWA, 2000; KARASAWA et al., 2000a)。また、宿主であるムギ類も AM 菌の共生程度が低く、ムギ類を栽培した跡地ではトウモロコシの AM 菌感染率と生育が他の宿主作物後に比べて

劣る (ARIHARA and KARASAWA, 2000)。AM 菌密度を低下させる可能性があるこれらの作物は、テンサイを除けば、栽培期間が短く、収穫跡地が翌年の春まで裸地になる場合が多い。そこで、従来であれば圃場が裸地となるこれらの作物跡地に、宿主作物を緑肥として栽培することにより、翌年の作物の AM 菌感染率と生育を改善できるか否かを検討した。

本研究では、エンバク跡地を春まで裸地にする区に比べて、AM 菌の宿主作物であるヒマワリやベッチを緑肥として導入した区で、翌年のトウモロコシの生育が改善されることが示された。この緑肥の効果が、非宿主作物であるシロガラシを導入した場合には認められず、また、ヒマワリやベッチの地上部を圃場外へ持ち出した場合にも認められたことから、ヒマワリやベッチの効果は、AM 菌密度の向上によってもたらされたと考えられる。これより、ムギ類ならびに非宿主作物を含む輪作体系においては、それらの作物の跡地に宿主作物を緑肥として導入することによって、後作物の AM 菌感染率、生育・収量を改善できることが示唆された。

本研究で得られた知見は、緑肥作物には、従来から示されてきた土壌の理化学性を改善する効果の他にも AM 菌密度を高めるという、これまで認識されていなかった効果があることを示すものであり、緑肥作物の選定基準に新たな項目を加えることを提案するものである (唐澤, 2001; 唐澤ら, 2001)。緑肥作物の栽培面積が大きく増加している現状では、AM 菌を高めるために緑肥を利用できる場面が多く、これが畑作物の収益性を高める手段となることが期待される。

AM 菌密度を低下させる恐れがある作物は、テンサイを除いて栽培期間が短い。しかし、アブラナ科の野菜には様々な作型があり、初夏～夏まきの野菜の場合には、栽培期間が短いとはいえ、収穫が9月以降となる。また、テンサイの収穫は10月以降である。本研究では、ヒマワリを8月中に播種しなければ、その導入効果がみられないことも示された。これは、低温などの理由から9月以降に播種したヒマワリの生育が不十分で、AM 菌が増殖できなかったためと考えられる。そこで、遅い作型のアブラナ科の野菜やテンサイなどに対しては、AM 菌密度を高めるための新たな方策が必要である。

本研究では、非宿主作物の跡地と裸地の跡地で、トウモロコシの AM 菌感染率や生育に大きな差がな

いことが示された。これは、非宿主作物に AM 菌の感染や働きを積極的に抑制するような機構が備わっているのではなく、AM 菌に対する非宿主作物の栽培の意味が、裸地と同様に、単純に宿主の不在であると考えて良いことを示唆している。そこで、非宿主作物と宿主作物を同一圃場に混植しても、宿主作物への AM 菌の感染が、非宿主作物によって低下させられる可能性は低いと思われる。そこで、収穫が遅い非宿主作物を栽培する場合には、その畦間に宿主作物を間作することが AM 菌密度を低下させないために有効な手段となる可能性もある。宿主作物を間作した場合の効果については、今後、検討する必要がある。

本研究では、宿主作物であるヒマワリとベッチを緑肥作物として用いた。これらの緑肥作物の導入効果が、AM 菌密度の向上によるものであると考えられたことから、他の多くの宿主作物に同様の効果が期待できると思われる。低温条件における AM 菌の感染には作物間差がみられることから (BENTIVENGA and HETRICK, 1992), 低温条件下でもおう盛に生育して AM 菌と共生し、導入時期が遅くても AM 菌を増やす効果をもつ宿主作物をみつけることができれば、土着 AM 菌を増殖するために緑肥作物を利用できる場面が広がるかもしれない。

今後、非宿主作物の栽培跡地への緑肥 (宿主作物) の導入や非宿主作物と宿主作物の混植 (間作) などにより、土壌中にもともといる土着 AM 菌を生かせる輪作体系が構築できれば、リン酸肥料の節減をはかりながら、畑作物の収量を高められる技術が確立できるものと期待される。

． 摘 要

畑作物は、各種作物を組み合わせた輪作の中で栽培される。輪作においては、前年に栽培する作物 (前作物) の種類によって翌年の作物 (後作物) の生育や収量が異なることから、適切な前作物と後作物を組み合わせて栽培することが重要となる。これまで、この前作物の違いによる後作物の生育差 (前作効果) を生む要因に関しては、異なる前作物の栽培による養分の有効性や病害虫密度の違いなどが報告されている。しかし、実際には、年次や場所によっても前作効果の現れ方が異なるなど、これら要

因では説明できない事象も多く、適切な輪作順序を理論的に決めることは今日の段階では困難とされている。そして、前作効果の未解明の要因と年次や場所による変動の原因を解明することが求められている。

半乾燥地帯の輪作では、長期休閑によって後作物の生育が抑制される例が知られており、その原因として土壌中のアーバスキュラー菌根菌 (AM 菌) 密度の低下が挙げられている。AM 菌は植物の根に共生してそのリン吸収を促進する糸状菌であり、一部の非宿主作物を除く多くの作物がその宿主とされる。AM 菌は絶対共生菌であり、休閑のほか非宿主作物の作付けによっても減少することから、非宿主作物の栽培も後作物の生育を低下させる可能性が考えられる。しかし、長期休閑 (18 ヶ月) よりも期間が短い前作物の栽培 (2~6 ヶ月) が、AM 菌の増減を介して後作物の生育に影響することは証明されていない。

本研究においては、まず始めに、各種前作物の栽培が後作物の生育に及ぼす影響とその原因について AM 菌動態の面から解析し、長期休閑を含まない一般的な輪作においても、前作効果の一因が AM 菌密度の差であることの解明を試みた。

トウモロコシの子実収量は、AM 菌の宿主であるヒマワリ、トウモロコシ、ダイズ、バレイショ、春まきコムギを栽培した跡地で優り、非宿主のキャベツ、テンサイと無作付けの跡地で劣った。また、トウモロコシの AM 菌感染率も非宿主作物後に比べて宿主作物後で高く、トウモロコシの生育と高い相関関係にあったことから、宿主作物の栽培が後作トウモロコシの AM 菌感染率を高め、リン吸収の改善を介して、その生育・収量を促進したものであると思われる。以上より、前作物の種類によって後作トウモロコシの生育・収量は異なり、その前作効果は、前作物の違いによるトウモロコシの AM 菌感染率の差に起因していることが示唆された。

しかし、異なる前作物の栽培により、土壌の理化学性や AM 菌以外の生物性にも差が生じていることは明らかである。そこで、非宿主作物の栽培による後作トウモロコシの生育低下が、主に AM 菌の減少に起因していることを証明するために、非宿主作物跡地への AM 菌接種試験を行った。シロガラシ (非宿主) 後のトウモロコシ生育 (MD_{NI}) は、ヒマワリ (宿主) 後 (SF_{NI}) に比べて劣った。しかし、ヒマワリ跡地から単離した AM 菌をシロガラシ跡地土壌

に加えたところ (MD_{ISF})、トウモロコシの生育、リン吸収と AM 菌感染率が向上し、ヒマワリ跡地とシロガラシ跡地の差が縮小した。また、滅菌した AM 菌 (MD_{SI}) には効果がなかった。以上の結果から、トウモロコシで認められた前作効果は、主に前作物の違いによる跡地土壌中の AM 菌密度の差で説明できることが示された。

これまでに示した前作効果が、トウモロコシ以外の作物にもみられるか否かを明らかにするために、各種の後作物を用いて前後作の組合せ試験を行なった。AM 菌の非宿主であるキャベツ、ダイコン、ソバ、テンサイの収量には宿主作物跡地と非宿主作物跡地の間に差が認められなかったことから、AM 菌の非宿主作物には、前作効果が現れにくいことが示された。一方、多くの宿主作物には、トウモロコシと同様の前作効果が認められた。ただし、後作物が宿主作物の場合、前作効果の程度には作物間差があり、インゲンマメ、アズキなどへの影響が大きく、春まきコムギとバレイショには前年の宿主作物栽培による増収効果がほとんどみられなかった。この作物間差には、後作物の AM 菌依存度が関係しており、細根が多く、AM 菌に依存しないでも効率的にリンを吸収できるコムギなどでは前作物の影響が現れにくいと考えられる。

前作効果に対する環境要因の影響を明らかにすることは、AM 菌動態を考慮した作付順序の導入が有効な場面を知る上で重要である。そこで、次に、本研究では、気象条件ならびに土壌条件を変えて前作効果を比較した。

まず、土壌水分の影響を明らかにするために、土壌水分を調節した各種作物の跡地土壌でトウモロコシの AM 菌感染率と生育を調査した。土壌水分は -10 (W: 湿潤), -50 (M: 中庸), <-63 (D: 乾燥) kPa になるように灌水量を変えて調節した。トウモロコシの生育は、宿主作物 (ヒマワリ、トウモロコシ、アズキ、インゲンマメ、春まきコムギ、ダイズ) 跡地で優り、非宿主作物 (ダイコン、シロガラシ、テンサイ、ソバ) と無作付けの跡地で劣った。この前作効果は乾燥条件では顕著であったが、土壌水分の増加とともに縮小した。また、AM 菌の孢子密度が低い非宿主作物跡地の土壌でも、土壌水分の増加とともに AM 菌感染率が高まって宿主作物跡地との差が縮小した。以上の結果から、土壌水分の増加に伴う AM 菌感染率の差の縮小が、湿潤条件で前作

効果が小さい原因の一つと判断した。畑作物の生育初期に降水が少ない北海道などでは、宿主作物の栽培による後作物の生育改善効果が大きいと考えられる。

作物のリン吸収は、低温時に顕著に低下する。一方、AM 菌の宿主作物跡地で作物の生育が優る一因は、AM 菌感染率の改善によるリン吸収の促進である。そこで、宿主作物の栽培による AM 菌密度の向上によって、低地温時にも後作物のリン吸収を促進できるか否かを明らかにするために、地温を 15、20、25 の 3 段階に調節したヒマワリ (宿主) ならびにシロガラシ (非宿主) 跡地土壌にトウモロコシを栽培し、生育と AM 菌感染率を調べた。トウモロコシ生育は地温が高いほど優った。また、いずれの地温でも前作効果が認められ、シロガラシ後よりもヒマワリ後でトウモロコシの生育が優った。AM 菌感染率は地温の低下に伴い減少したが、地温にかかわらずシロガラシ後よりヒマワリ後で著しく高かった。各地温で前作物の種類がトウモロコシの AM 菌感染率と生育に影響したことから、少なくとも地温 15 以上では前作物の種類によって後作物の AM 菌感染率に差が生じ、宿主作物跡地では AM 菌によるリン吸収の促進効果が発現すると判断した。

リン肥沃度が高い土壌では、AM 菌を接種しても作物の生育促進がみられないことが知られている。そこで、リン肥沃度を変えて前後作試験を行ない、AM 菌がかかわる前作効果を期待できる有効態リンのレベルを調べた。本試験圃場の有効態リン (トルオーグ法) は、 $89.1 \sim 200 \text{ mg kg}^{-1}$ であった。いずれのリン肥沃度においてもトウモロコシ生育は AM 菌宿主作物後で優れたが、生育差はリン肥沃度が低い条件で大きかった。AM 菌感染率はリン肥沃度の増加に伴って低下したが、どのリン肥沃度でも宿主作物後で高かった。収穫期には前作物の影響は小さくなり、有効態リンが約 110 mg kg^{-1} 以下のリン酸無施用区でのみ収量に差が認められた。以上より、この前作効果はリン肥沃度が低いほど顕著であるが、北海道の土壌診断基準値 (有効態リン酸 $10 \sim 30 \text{ mg P}_2\text{O}_5$ 100 g^{-1} , すなわち、有効態リン $43.6 \sim 131 \text{ mg P kg}^{-1}$) 内の土壌でも認められる。

前作効果の土壌間差を調べるために、前作物の種類 (ヒマワリとシロガラシ) が、土壌中の AM 菌密度と後作トウモロコシの AM 菌感染率および生育に及ぼす影響を 17 種類の土壌で検定した。試験に用

いた 17 土壌のうち 14 土壌でシロガラシ後よりもヒマワリ後でトウモロコシのリン吸収量が多く、生育も優れた。トウモロコシの AM 菌感染率がシロガラシ後よりもヒマワリ後で高かったことから、これらの土壌におけるトウモロコシの生育差も、AM 菌感染率の違いに起因すると考えられた。前作効果と土壌の性質との相関分析より、トウモロコシへの前作効果の違いは土壌の理化学性では説明できなかったが、前作ヒマワリの AM 菌感染率から予測できることが明らかになった。

AM 菌との共生程度が低い作物を栽培した跡地では、後作物の AM 菌感染率が低くなるために、その生育が劣る。そこで、翌春まで裸地になるこれら作物の収穫跡地に宿主作物を緑肥として導入し、翌年に栽培する作物の生育に対する効果を検討した。

トウモロコシの AM 菌感染率ならびに生育は、AM 菌との共生程度が低いエンバク跡地を春まで裸地にした区あるいは非宿主作物（シロガラシ）を緑肥として導入した区に比べて、宿主作物（ヒマワリ、ベッチ）を導入した区で著しく優れ、収穫時にも優る傾向にあった。また、トウモロコシの生育、リン吸収、AM 菌感染率は、緑肥作物のすき込みの有無に影響されなかった。以上の結果から、ヒマワリ、ベッチの導入効果は、有機物の還元ではなく、トウモロコシの AM 菌感染率の向上によるものと判断した。そこで、緑肥作物を選定する際の基準に AM 菌との共生程度を加えることが有効である。なお、ヒマワリを 9 月以降に播種した場合には効果がなかったことから、非宿主作物等を栽培して AM 菌密度が低下した土壌では、宿主作物を 8 月中に緑肥として導入することによって、翌年の作物生育を改善できると考えられる。

輪作を行うにあたっては、前作効果が生ずる原因を理解し、適切な組合せで前作物と後作物を栽培することが望ましい。しかし、前作効果には原因不明の事象も多いことから、実際に栽培するまで後作物への影響が分からないことが多い。本研究では、前作効果の一因が土壌中の AM 菌密度の差であることを解明した。これにより、作物と AM 菌の共生程度が、前作物と後作物の最適組合せを決めるために有効な判断基準の一つとなることが示された。しかし、AM 菌の種類と作物種との組合せによって AM 菌の増殖や作物生育への効果が異なる例も報告されている。近年、分子生物学的手法により、根内の AM 菌

も同定が可能になりつつあることから、今後、輪作における AM 菌の動態を AM 菌の種類ごとに解明することによって、さらに効果的な前作物と後作物との組合せの提案につながるものと期待される。

この AM 菌が関与する前作効果は、リン肥沃度が低く、乾燥した土壌で顕著であり、低地温でも認められた。また、本効果は多くの土壌でみられたものの、前作効果の現れない土壌も存在した。これらは、AM 菌の動態に起因する前作効果が現れやすい環境条件に関する有用な知見である。今後、AM 菌動態によって生じる前作効果と養分や病害虫など既知の要因による前作効果を環境条件ごとに解析することにより、作付順序を決める際に重視すべき要因を輪作圃場の環境に合わせて判断するための基準が策定されることが望まれる。

本研究において、非宿主作物などを栽培して AM 菌密度が低下した場合には、宿主作物を短期間、緑肥として導入することによって、後作物の AM 菌感染率と生育を改善できることが明らかになった。この方法は、栽培期間が短いアブラナ科の野菜やソバなどの非宿主作物を栽培した場合には有効であるが、収穫時期が遅いテンサイでは使えない。そこで、テンサイなどに対しては、宿主作物を間作するなど AM 菌密度を高めるための新たな方策が必要である。今後、緑肥の利用や間作などにより AM 菌を生かせる輪作体系が構築できれば、畑作物の多収技術が確立できるものと期待される。

謝 辞

本論文をとりまとめるにあたり、終始ご懇切なるご指導と暖かい激励を賜った東北大学大学院農学研究科教授 前忠彦博士に深く感謝申し上げます。

本論文をご校閲賜った東北大学大学院農学研究科教授 山谷知行博士および三枝正彦博士に厚くお礼申し上げます。また、東北大学大学院農学研究科の牧野周助教授、横田聡助手（現北海道農業研究センター）、佐々木瑞雄技官、早川俊彦助教授には、暖かいご援助と励ましをいただきました。ここに深く感謝の意を表します。

本研究の端緒となる前後作試験の手法についてご指導していただいただけでなく、本研究の遂行にあたり、終始ご指導とご鞭撻をいただいた元北海道農業試験場、現作物研究所の有原文二博士に心より感

謝申し上げます。アーバスキュラー菌根菌の分類手法についてご教示していただき、また、終始ご激励をいただいた元畜産草地研究所、現農業環境技術研究所の齋藤雅典博士に厚くお礼申し上げます。

北海道農業研究センター生産環境部養分動態研究室の建部雅子室長、笠原賢明氏（現近畿中国四国農業研究センター）には、暖かい励ましと多大なご援助をいただきました。北海道農業研究センター桑原眞人所長、高橋賢司生産環境部長（現中央農業総合研究センター）には、多くのご指導をいただきました。元北海道農業試験場、現新潟大学の尾和尚人博士には、終始ご激励をいただきました。ここに、厚くお礼申し上げます。

元北海道農業試験場、現農業工学研究所の福本昌人博士には、土壤水分の測定法をご教示いただきました。ホクレン農業協同組合連合会の大塚博志氏、雪印種苗株式会社の橋爪健博士には、緑肥導入試験に関してご指導をいただきました。東北大学大学院農学研究科付属農場、北海道立北見農業試験場の皆さまならびに石狩支庁、後志支庁、上川支庁、網走支庁、十勝支庁内の農業改良普及センターと各支庁内のたくさんの農場主の皆さまには、土壤試料の採取にあたりご協力いただきました。ここに感謝の意を表します。

北海道農業研究センターの業務2科の皆さまには、圃場試験に多大なご尽力をいただきました。とりわけ、小田認氏、高橋幸男氏、大槻勝義氏、阿部勝繁氏、柳谷修自氏、井上潤二氏（現農業生物資源研究所）には、作物と土壤の管理を一から教えていただきました。ここに厚くお礼申し上げます。

北海道農業研究センター生産環境部の水上八恵子氏、佐藤幸子氏、佐々木みき子氏には、研究試料の管理と化学分析に多大なご尽力をいただくとともに、暖かい励ましをいただきました。ここに心から感謝の意を表します。

最後に本研究にご協力をいただいた北海道農業研究センターの皆さまに心よりお礼を申し上げます。

引用文献

- 1) ABAWI, G. S. and T. L. WIDMER (2000): Impact of soil health management practices on soilborne pathogens, nematodes and root diseases of vegetable crops. *Appl. Soil Ecol.*, 15, 37-47.
- 2) ABBOTT, L. K. and A. D. ROBSON (1977): Growth stimulation of subterranean clover with vesicular-arbuscular mycorrhizas. *Aust. J. Agric. Res.*, 28, 639-649.
- 3) ABBOTT, L. K. and A. D. ROBSON (1981): Infectivity and effectiveness of five endomycorrhizal fungi: competition with indigenous fungi in field soil. *Aust. J. Agric. Res.*, 32, 621-630.
- 4) ABBOTT, L. K., A. D. ROBSON and G. DE BOER (1984): The effect of phosphorus on the formation of hyphae in soil by the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus fasciculatum*. *New Phytol.*, 97, 437-446.
- 5) ALLEN, M. F., J. H. RICHARDS and C. A. BUSO (1989): Influence of clipping and soil water status on vesicular-arbuscular mycorrhizae of two semi-arid tussock grasses. *Biol. Fertil. Soils*, 8, 285-289.
- 6) 有原丈二・阿江教治・岡田謙介 (1991): インドの半乾燥地域の土壤の物理性と作物生産・土壤の物理性, 63, 13-18.
- 7) ARIHARA, J. and T. KARASAWA (2000): Effect of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of succeeding maize. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 46, 43-51.
- 8) BAATH, E. and D. S. HAYMAN (1984): Effect of soil volume and plant density on mycorrhizal infection and growth response. *Plant Soil*, 77, 373-376.
- 9) BAON, J. B., S. E. SMITH and A. M. ALSTON (1994): Phosphorus uptake and growth of barley as affected by soil temperature and mycorrhizal infection. *J. Plant Nutr.*, 17, 479-492.
- 10) BECARD, G. and Y. PICHE (1990): Physiological factors determining vesicular-arbuscular mycorrhizal formation in host and nonhost Ri T-DNA transformed roots. *Can. J. Bot.*, 68, 1260-1264.
- 11) BENTIVENGA, S. P. and B. A. D. HETRICK (1992): Seasonal and temperature effects on mycorrhizal activity and dependence of cool- and warm-season tall-grass prairie grasses. *Can. J. Bot.*, 70, 1596-1602.
- 12) BIERMANN, B. and R. G. LINDERMAN (1983): Use of vesicular-arbuscular mycorrhizal roots, intraradical vesicles and extraradical vesicles as inoculum. *New Phytol.*, 95, 97-105.
- 13) 俞炳強・黒河功 (1994): 大規模畑作地域におけ

- る野菜作の導入過程. 農経論叢, 50, 169-188.
- 14) BLACK, R. L. B. and P. B. TINKER (1977): Interaction between effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza and fertilizer phosphorus on yields of potatoes in the field. *Nature*, 267, 510-511.
 - 15) BLACK, R. L. B. and P. B. TINKER (1979): The development of endomycorrhizal root systems. II. Effect of agronomic factors and soil conditions on the development of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in barley and on the endophyte spore density. *New Phytol.*, 83, 401-413.
 - 16) BOLAN, N. S., A. D. ROBSON and N. J. BARROW (1984): Increasing phosphorus supply can increase the infection of plant roots by vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Biol. Biochem.*, 16, 419-420.
 - 17) BOURGEOIS, L. and M. H. ENTZ (1996): Influence of previous crop type on yield of spring wheat: analysis of commercial field data. *Can. J. Plant Sci.*, 76, 457-459.
 - 18) BROWN, R. W., R. C. SCHULTZ and P. P. KORMANIK (1981): Response of vesicular-arbuscular endomycorrhizal sweetgum seedlings to three nitrogen fertilizers. *Forest Sci.*, 2, 413-420.
 - 19) BRUNDRETT, M. C. (1991): Roots of jarrah forest plants. I. Mycorrhizas associations of shrubs and herbaceous plants. *Aus. J. Bot.*, 39, 445-457.
 - 20) BRUNDRETT, M. C., N. ASHWATH and D. A. JASPER (1996): Mycorrhizas in the Kakadu region of tropical Australia. I. Propagules of mycorrhizal fungi and soil properties in natural habitats. *Plant Soil*, 184, 159-171.
 - 21) BRYLA, D. R. and J. M. DUNIWAY (1997): Growth, phosphorus uptake, and water relations of safflower and wheat infected with an arbuscular mycorrhizal fungus. *New Phytol.*, 136, 581-590.
 - 22) BULLOCK, D. G. (1992): Crop rotation. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 11, 309-326.
 - 23) BURLE, M. L., J. MIELNICZUK and S. FOCCHI (1997): Effect of cropping systems on soil chemical characteristics, with emphasis on soil acidification. *Plant Soil*, 190, 309-316.
 - 24) BUSSE, M. D. and J. R. ELLIS (1985): Vesicular-arbuscular mycorrhizal (*Glomus fasciculatum*) influence on soybean drought tolerance in high phosphorus soil. *Can. J. Bot.*, 63, 2290-2294.
 - 25) CARTER, D. L. and R. D. BERG (1991): Crop sequences and conservation tillage to control irrigation furrow erosion and increase farmer income. *J. Soil Water Conserv.*, 46, 139-142.
 - 26) CARTER, D. L., R. D. BERG and B. J. SANDERS (1991): Producing no-till cereal or corn following alfalfa on furrow-irrigated land. *J. Prod. Agric.*, 4, 174-179.
 - 27) CLARK, R. B. (1997): Arbuscular mycorrhizal adaptation, spore germination, root colonization, and host plant growth and mineral acquisition at low pH. *Plant Soil*, 192, 15-22.
 - 28) DAFT, M. J., E. HACSKAYLO and T. H. NICOLSON (1975): Arbuscular mycorrhizas in plants colonizing coal spoils in Scotland and Pennsylvania. In: Sanders F. E., MOSSE B., TINKER P. B. (eds) *Endomycorrhizas*. Academic Press, London, UK, p. 561-580.
 - 29) DAFT, M. J. and T. H. NICOLSON (1966): Effect of *Endogone* mycorrhiza on plant growth. *New Phytol.*, 65, 343-350.
 - 30) DANIELS, B. A. and J. M. TRAPPE (1980): Factors affecting spore germination of the vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigaeus*. *Mycologia*, 72, 457-471.
 - 31) DHILLON, S. S. (1992): Host-endophyte specificity of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of *Oryza sativa* L. at the pre-transplant stage in low or high phosphorus soil. *Soil Biol. Biochem.*, 24, 405-411.
 - 32) ELLIS, J. R., H. J. LARSEN and M. G. BOOSALIS (1985): Drought resistance of wheat plants inoculated with vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Plant Soil*, 86, 369-378.
 - 33) ENTRY, J. A., S. W. REEVES, E. MUDD, W. J. LEE, E. GUERTAL and R. L. RAPER (1996): Influence of compaction from wheel traffic and tillage on arbuscular mycorrhizae infection and nutrient uptake by *Zea mays*. *Plant Soil*, 180, 139-146.
 - 34) EVANS, D. G. and M. H. MILLER (1988): Vesicular-arbuscular mycorrhizas and the soil-disturbance-induced reduction of nutrient absorption in maize. I. Causal relations. *New Phytol.*, 110, 67-74.
 - 35) 江沢辰広・桑原慎也・吉田富男(1995): Arbuscular

- 菌根菌と宿主作物の親和性，および宿主作物の違いが菌株間競争に及ぼす影響．土と微生物，45，9-19.
- 36) FRANCIS, C., A. JONES, K. CROOKSTON, K. WITTLER and S. GOODMAN (1986): Strip cropping corn and grain legumes: A review. *Am. J. Alternative Agric.*, 1, 159-164.
- 37) 藤原彰夫・岸本菊夫 (1988): 施用磷酸肥料の土壤中での動向．*磷と植物 (I) 磷の農学と農業技術*，P. 82-102．博友社，東京．
- 38) GARCIA-ROMERA, I., J. A. MIQUEL and J. A. OCAMPO (1988): Effect of cyanazine herbicide on VA mycorrhizal infection and growth of *Pisum sativum*. *Plant Soil*, 107, 207-210.
- 39) GAVITO, M. E. and M. H. MILLER (1998a): Changes in mycorrhiza development in maize induced by crop management practices. *Plant Soil*, 198, 185-192.
- 40) GAVITO, M. E. and M. H. MILLER (1998b): Early phosphorus nutrition, mycorrhizae development, dry matter partitioning and yield of maize. *Plant Soil*, 199, 177-186.
- 41) GAZEY, C., L. K. ABBOTT and A. D. ROBSON (1993): VA mycorrhizal spores from three species of *Acaulo-sporea*: germination, longevity and hyphal growth. *Mycol. Res.*, 97, 785-790.
- 42) GEMMA, J. N. and R. E. KOSKE (1988): Seasonal variation in spore abundance and dormancy of *Gigaspora gigantea* and in mycorrhizal inoculum potential of a dune soil. *Mycologia*, 80, 211-216.
- 43) GERDEMANN, J. W. (1968): Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 6, 397-418.
- 44) GILMORE, A. E. (1971): The influence of endotrophic mycorrhizae on the growth of peach seedlings. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 96, 35-37.
- 45) GIOVANNETTI, M. and B. MOSSE (1980): An evaluation of techniques for measuring vesicular-arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytol.*, 84, 489-500.
- 46) GNEKOW, M. A. and H. MARSCHNER (1989): Influence of the fungicide pentachloronitrobenzene on VA-mycorrhizal and total length and phosphorus uptake of oats (*Avena sativa*). *Plant Soil*, 114, 91-98.
- 47) GRAW, D. (1979): The influence of soil pH on the efficiency of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *New Phytol.*, 82, 687-695.
- 48) HABTE, M. and M. SOEDARJO (1995): Response of *Acacia mangium* to vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation, soil pH, and soil P concentration in an oxisol. *Can. J. Bot.*, 74, 155-161.
- 49) HAMEL, C., Y. DALPE, V. FURLAN and S. PARENT (1997): Indigenous population of arbuscular mycorrhizal fungi and soil aggregate stability are major determinants of leek (*Allium porrum* L.) response to inoculation with *Glomus intraradices* Schenck & Smith or *Glomus versiforme* (Karsten) Berch. *Mycorrhiza*, 7, 187-196.
- 50) HAMEL, C., Y. DALPE, C. LAPIERRE, R. R. SIMARD and D. L. SMITH (1996): Endomycorrhizae in newly cultivated acidic meadow: Effects of three years of barley cropping, tillage, lime, and phosphorus on root colonization and soil infectivity. *Biol. Fertil. Soils*, 21, 160-165.
- 51) HARINIKUMAR, K. M. and D. J. BAGYARAJ (1988): Effect of crop rotation on native vesicular arbuscular mycorrhizal propagules in soil. *Plant Soil*, 110, 77-80.
- 52) 橋爪健 (1995): 今こそ新緑肥作物を．*緑肥を使いこなす*，P. 9-52．農文協，東京．
- 53) HAYMAN, D. S. (1982): Influence of soils and fertility on activity and survival of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathol.*, 72, 1119-1125.
- 54) Hayman, D. S. (1983): The physiology of vesicular-arbuscular endomycorrhizal symbiosis. *Can. J. Bot.*, 61, 944-963.
- 55) HAYMAN, D. S. and M. TAVARES (1985): Plant growth responses to vesicular-arbuscular mycorrhiza. XV. Influence of soil pH on the symbiotic efficiency of different endophytes. *New Phytol.*, 100, 367-377.
- 56) HENDRIX, J. W., B. Z. GUO and Z.-Q. AN (1995): Divergence of mycorrhizal fungal communities in crop production systems. *Plant Soil*, 170, 131-140.
- 57) HETRICK, B. A. D., J. A. HETRICK and J. BLOOM (1984): Interaction of mycorrhizal infection, phosphorus level, and moisture stress in growth of field corn. *Can. J. Bot.*, 62, 2267-2271.
- 58) HIRA, G. S. and N. T. SINGH (1977): Observed and predicted rates of phosphorus diffusion in soils of

- varying bulk density and water content. Soil Sci. Soc. Am. J., 41, 537-540.
- 59) 北海道農業フロンティア研究会(1991): 土壌病害への挑戦. 土は求めている, P. 87-267. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 60) 北海道農政部(1996): 施肥標準. 北海道施肥標準, P. 8-57. 北海道農政部, 札幌.
- 61) 北海道立中央農業試験場(1981): 土壌化学性. 土壌および作物栄養の診断基準 - 分析法 -, P. 41-85. 北海道農務部農業改良課, 札幌.
- 62) JACKSON, L. E. (2000): Fates and losses of nitrogen from a nitrogen-15-labeled cover crop in an intensively managed vegetable system. Soil Sci. Soc. Am. J., 64, 1404-1412.
- 63) JASPER, D. A., L. K. ABBOTT and A. D. ROBSON (1993): The survival of infective hyphae of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in dry soil: an interaction with sporulation. New Phytol., 124, 473-479.
- 64) JOHNSON, N. C. (1998): Responses of *Salsola kali* and *Panicum virgatum* to mycorrhizal fungi, phosphorus and soil organic matter: implication for reclamation. J. Appl. Ecol., 35, 86-94.
- 65) JOHNSON, N. C., R. K. PFLEGER, S. R. CROOKSTON and P. J. COPELAND (1991): Vesicular-arbuscular mycorrhizas respond to corn and soybean cropping history. New Phytol., 177, 657-663.
- 66) KABIR, Z., I. P. O'HALLORAN, J. W. FYLES and C. HAMEL (1997): Seasonal changes of arbuscular mycorrhizal fungi as affected by tillage practices and fertilization: hyphal density and mycorrhizal root colonization. Plant Soil, 192, 285-293.
- 67) KARAGIANNIDIS, N. and S. HADJISAVVA-ZINOVIADI (1998): The mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* enhances growth, yield and chemical composition of a durum wheat variety in 10 different soils. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 52, 1-7.
- 68) 唐澤敏彦(2001) 緑肥導入による VA 菌根菌の有効利用. 北海道土壌肥料研究通信, 47, 57-66.
- 69) KARASAWA, T., J. ARIHARA and Y. KASAHARA (2000a): Effects of previous crops on arbuscular mycorrhizal formation and growth of maize under various soil moisture conditions. Soil Sci. Plant Nutr., 46, 53-60.
- 70) KARASAWA, T., Y. KASAHARA and M. TAKEBE (2001): Variable response of growth and arbuscular mycorrhizal colonization of maize plants to preceding crops in various types of soils. Biol. Fertil. Soils, 33, 286-293.
- 71) 唐澤敏彦・笠原賢明・建部雅子(2001): 緑肥作物の導入によるアーバスキュラー菌根菌の増殖とトウモロコシ栽培への利用. 土肥誌, 72, 357-364.
- 72) KARASAWA, T., Y. KASAHARA and M. TAKEBE (2002): Differences in growth responses of maize to preceding cropping caused by fluctuation in the population of indigenous arbuscular mycorrhizal fungi. Soil Biol. Biochem., 34, 851-857.
- 73) KARASAWA, T., M. TAKEBE and Y. KASAHARA (2000b): Arbuscular mycorrhizal (AM) effects on maize growth and AM colonization of roots under various soil moisture conditions. Soil Sci. Plant Nutr., 46, 61-67.
- 74) KARLEN, D. L. and A. N. SHARPLEY (1994): Management strategies for sustainable soil fertility. In: HATFIELD J. L., KARLEN D. L. (eds) Sustainable Agriculture Systems. Lewis Publ., CRC Press, Boca Raton, FL., p. 47-108.
- 75) KARLEN, D. L., G. E. VARVEL, D. G. BULLOCK and R. M. CRUSE (1994): Crop rotations for the 21st century. Adv. Agron., 53, 1-45.
- 76) KHALIL, S., T. E. LOYNACHAN and H. S. McNABB Jr. (1992): Colonization of soybean by mycorrhizal fungi and spore populations in Iowa soils. Agron. J., 84, 832-836.
- 77) 菊池晃二(1999): 北海道の自然. 北海道農業と土壌肥料 1999, P. 12-14, 北農会, 札幌.
- 78) 小林紀彦(1988): *Gigaspora margarita* 胞子の発芽に影響を及ぼす要因について. 土と微生物, 31, 13-28.
- 79) 昆忠男(1987): 作付体系. 北海道農業と土壌肥料 1987, P. 190-196, 北農会, 札幌.
- 80) 今野一男・菊池晃二(1992): 網走管内の畑地における緑肥および麦稈の分解過程. 北海道立農業試験場集報, 64, 13-23.
- 81) 今野一男・菊池晃二(1996): 緑肥窒素の無機化に及ぼす化学成分の影響. 土肥誌, 67, 419-421.
- 82) 今野一男・金野隆光・菊池晃二(1996): 各種緑肥を施した畑土壌の窒素無機化特性値. 土肥誌, 67, 422-424.
- 83) 香西清弘・川根徹也(1995): 緑肥作物のすき

- 込みによる地力増強とニンニクおよび花菊の品質向上．土肥誌，66，168-171.
- 84) LADHA, J. K., D. DAWE, T. S. VENTURA, U. SINGH, W. VENTURA and I. WATANABE (2000): Long-term effects of urea and green manure on rice yields and nitrogen balance. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 64, 1993-2001.
- 85) LIEBMAN, M. and E. DYCK (1993): Crop rotation and intercropping strategies for weed management. *Ecol. Appl.*, 3, 92-122.
- 86) LOUCHE-TESSANDIER, D., G. SAMSON, C. HERNANDEZ-SEBASTIA, P. CHAGVARDIEFF and Y. DESJARDINS (1999): Importance of light and CO₂ on the effects of endomycorrhizal colonization on growth and photosynthesis of potato plantlets (*Solanum tuberosum*) in an *in vitro* tripartite system. *New Phytol.*, 142, 539-550.
- 87) MACKAY, A. D. and S. A. BARBER (1985): Soil moisture effects on root growth and phosphorus uptake by corn. *Agron. J.*, 77, 519-523.
- 88) MAHTAB, S. K., C. L. GODFREY, A. R. SWOBODA and G. W. THOMAS (1971): Phosphorus diffusion in soils: I. The effect of applied P, clay content, and water content. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 35, 393-397.
- 89) MARTENSSON, A. M. and K. CARLGREN (1994): Impact of phosphorus fertilization on VAM diaspores in two Swedish long-term field experiment. *Agric. Ecosystems Environ.*, 47, 327-334.
- 90) MCGONIGLE, T. P., M. H. MILLER and D. YOUNG (1999): Mycorrhizae, crop growth, and crop phosphorus nutrition in maize-soybean rotations given various tillage treatments. *Plant Soil*, 210, 33-42.
- 91) MEDERSKI, H. J. and J. H. WILSON (1960): Relation of soil moisture to ion absorption by corn plants. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 24, 149-152.
- 92) MILLER, M. H. (2000): Arbuscular mycorrhizae and the phosphorus nutrition of maize: A review of Guelph studies. *Can. J. Plant Sci.*, 80, 47-52.
- 93) MILLER, R. L. and L. E. JACKSON (1998): Survey of vesicular-arbuscular mycorrhizae in lettuce production in relation to management and soil factors. *J. Agric. Sci., Cambridge*, 130, 173-182.
- 94) 水野直治・南松雄 (1980): 硫酸 - 過酸化水素による農産物中の N, K, Mg, Ca, Fe, Mn 定量のための迅速前処理法．土肥誌，51，418-420.
- 95) MOSSE, B. (1973): Advances in the study of vesicular-arbuscular mycorrhiza. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 11, 171-196.
- 96) MURAKAMI, T., Y. KAZUYOSHI and S. YOSHIDA (1999): Improved method for easy and rapid determination of root length of vegetables. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 45, 471-478.
- 97) MURPHY, J. and J. P. RILEY (1962): A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta.*, 27, 31-36.
- 98) MUTHUKUMAR, T. and K. UDAIYAN (2000): Influence of organic manures on arbuscular mycorrhizal fungi associated with *Vigna unguiculata* (L.) Walp. in relation to tissue nutrients and soluble carbohydrate in roots under field conditions. *Biol. Fertil. Soils*, 31, 114-120.
- 99) NELSEN, C. E. and G. R. SAFIR (1982): Increased drought tolerance of mycorrhizal onion plants caused by improved phosphorus nutrition. *Planta*, 154, 407-413.
- 100) 日本土壌肥料学会 (1986): pH, 電気伝導率, アンモニウム態窒素, 硝酸態窒素, 可給態リン酸, 陽イオン交換容量, 交換性陽イオン．土壌標準分析・測定法, P. 70-160．博友社, 東京．
- 101) 西入恵二・松井重雄・渡辺泰 (1981): 寒地における畑作物の前後作特性に関する研究 第1報 前作物の相違がダイズの生育、収量に及ぼす影響．北海道農試研報，130，113-122.
- 102) 西尾道徳 (1987): ショ糖遠心法による土壌中の VA 菌根菌胞子の計数法の改良．土と微生物，30，55-58.
- 103) NOORDWIJK, M. and K. HAIRIAH (1986): Mycorrhizal infection in relation to soil pH and soil phosphorus content in a rain forest of northern Sumatra. *Plant Soil*, 96, 299-302.
- 104) 農林水産省北海道統計情報事務所 (2000): 北海道農林水産統計年報 (農業統計市町村別編) 平成 10 ~ 11 年, P. 54-55, 北海道農林統計協会協議会, 札幌．
- 105) 農林水産省統計情報部 (2000): ポケット園芸統計 - 平成 11 年度版 -, P. 58-61, 農林統計協会, 東京．
- 106) NURLAENY, N., H. MARSCHNER and E. GEORGE (1996): Effects of liming and mycorrhizal coloniza-

- tion on soil phosphate depletion and phosphate uptake by maize (*Zea mays* L.) and soybean (*Glycine max* L.) grown in two tropical acid soils. *Plant Soil*, 181, 275-285.
- 107) OCAMPO, J. A., J. MARTIN and D. S. HAYMAN (1980): Influence of plant interactions on vesicular-arbuscular mycorrhizal infections. I. Host and non-host plants grown together. *New Phytol.*, 84, 27-35.
- 108) 小川眞 (1991): 共生する菌と植物・作物と土をつなぐ共生微生物, P. 76-122. 農文協, 東京.
- 109) 岡部宏秋 (1997): 植物と共生する菌根菌・新・土の微生物(2) 植物の生育と微生物, P. 75-111, 博友社, 東京.
- 110) 奥村正敏・山神正弘・東田修司 (1997): 効果的な土壌管理のための主要畑作物の輪作年限ならびに作付組み合わせ. *土肥誌*, 68, 331-335.
- 111) OLSEN, S. R., W. D. KEMPER and J. C. VAN SCHAIK (1965): Self-diffusion coefficients of phosphorus in soil measured by transient and steady-state methods. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 29, 154-158.
- 112) OLSEN, S. R., F. S. WATANABE and R. E. DANIELSON (1961): Phosphorus absorption by corn roots as affected by moisture and phosphorus concentration. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 25, 289-294.
- 113) 大久保隆弘 (1977): 農業と輪作, 輪作の機能と効果. 作物輪作技術論, P. 11-21, 147-200. 農山漁村文化協会, 東京.
- 114) OSONUBI, O. (1994): Comparative effects of vesicular-arbuscular mycorrhizal inoculation and phosphorus fertilization on growth and phosphorus uptake of maize (*Zea mays* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* L.) plants under drought-stressed conditions. *Biol. Fertil. Soils*, 18, 55-59.
- 115) 尾崎薫 (1969): 北海道畑作中心地帯における輪作・特に前後作組合せ様式に関する研究. 北海道農試研究報告, 74, 1-158.
- 116) PARE, T., F.-P. CHALIFOUR, J. BOURASSA and H. ANTOUN (1992): Forage corn dry-matter yields and N uptake as affected by previous legumes and N fertilizer. *Can. J. Plant Sci.*, 72, 699-712.
- 117) PASQUINI, C. and L. CARDOSO DE FARIA (1987): Flow-injection determination of ammonia in Kjeldahl digests by gas diffusion and conductometry. *Anal. Chim. Acta.*, 193, 19-27.
- 118) PHILLIPS, J. M. and D. S. HAYMAN (1970): Improved procedures for cleaning roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 55, 158-161.
- 119) PLENCHETTE, C., J. A. FORTIN and V. FURLAN (1983): Growth responses of several plant species to mycorrhizae in a soil of moderate P-fertility. I. Mycorrhizal dependency under field conditions. *Plant Soil*, 70, 199-209.
- 120) RAJU, P. S., R. B. CLARK, J. R. ELLIS and J. W. MARANVILLE (1990): Effects of species of VA-mycorrhizal fungi on growth and mineral uptake of sorghum at different temperatures. *Plant Soil*, 121, 165-170.
- 121) RUIZ-LOZANO, J. M. and R. AZCON (1995): Hyphal contribution to water uptake in mycorrhizal plants as affected by the fungal species and water status. *Physiol. Plant.*, 95, 472-478.
- 122) SAINJU, U. M., B. P. SINGH and W. F. WHITEHEAD (2000): Cover crops and nitrogen fertilization effects on soil carbon and nitrogen and tomato yield. *Can. J. Soil Sci.*, 80, 523-532.
- 123) SANDERS, I. R., R. T. KOIDE and D. L. SHUMWAY (1999): Diversity and structure in natural communities: The role of the mycorrhizal symbiosis. In: Varma A., Hock B. (eds) *Mycorrhiza*, 2nd Ed. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, p. 571-593.
- 124) SANDERS, F. E. and P. B. TINKER (1971): Mechanism of absorption of phosphate from soil by *Endogone* mycorrhizas. *Nature*, 233, 278-279.
- 125) SANDERS, F. E. and P. B. TINKER (1973): Phosphate flow into mycorrhizal roots. *Pesticide Science*, 4, 385-395.
- 126) SCHENCK, N. C. and V. N. SCHRODER (1974): Temperature response of *Endogone* mycorrhiza on soybean roots. *Mycologia*, 66, 600-605.
- 127) SCHENCK, N. C. and G. S. SMITH (1982): Responses of six species of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and their effects on soybean at four soil temperatures. *New Phytol.*, 92, 193-207.
- 128) SIMON, L., R. C. LEVESQUE and M. LALONDE (1993): Identification of endomycorrhizal fungi colonizing roots by fluorescent single-strand conforma-

- tion polymorphism-polymerase chain reaction. Applied and Environmental Microbiology, 59, 4211-4215.
- 129) SIMPSON, D. and M. J. DAFT (1990): Interactions between water-stress and different mycorrhizal inocula on plant growth and mycorrhizal development in maize and sorghum. Plant Soil, 121, 179-186.
- 130) SINGER, J. W. and W. J. COX (1998): Corn growth and yield under different crop rotation, tillage, and management systems. Crop Sci., 38, 996-1003.
- 131) SINGH, M. and K. V. B. R. TILAK (1989): Field response of chickpea to inoculation with *Glomus versiforme*. Plant Soil, 119, 281-284.
- 132) SMITH, S. E. and V. GIANINAZZI-PEARSON (1988): Physiological interactions between symbionts in vesicular-arbuscular mycorrhizal plants. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 39, 221-244.
- 133) SMITH, S. E. and D. J. READ (1997): Vesicular-arbuscular mycorrhizas. In: Smith S. E., Read D. J. (eds) Mycorrhizal symbiosis Second Edition, Academic Press, San Diego, p. 9-160.
- 134) SMITH, G. S. and R. W. RONCADORI (1986): Responses of three vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi at four soil temperatures and their effects on cotton growth. New Phytol., 104, 89-95.
- 135) 鈴木皓 (1987): 施肥の方法・植物栄養・土壌・肥料大辞典編集委員会編, 植物栄養・土壌・肥料大辞典, P. 539-542, 養賢堂, 東京.
- 136) SYLVIA, D. M., L. C. HAMMOND, J. M. BENNETT, J. H. HAAS and S. B. LINDA (1993): Field response of maize to a VAM fungus and water management. Agron. J., 85, 193-198.
- 137) TALUKDAR, N. C. and J. J. GERMIDA (1993): Occurrence and isolation of vesicular-arbuscular mycorrhizae in cropped field soils of Saskatchewan, Canada. Can. J. Microbiol., 39, 567-575.
- 138) TARKALSON, D. D., V. D. JOLLEY, C. W. ROBBINS and R. E. TERRY (1998): Mycorrhizal colonization and nutrition of wheat and sweet corn grown in manure-treated and untreated topsoil and subsoil. J. Plant Nutr., 21, 1985-1999.
- 139) 依谷圭太郎・斎藤雅典 (1993): VA 菌根菌 *Gigaspora margarita* の菌糸の代謝活性に及ぼすリン酸施用の影響. 土肥誌, 64, 678-680.
- 140) TAWARAYA, K. and M. SAITO (1994): Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizal infection on amino acid composition in roots of onion and white clover. Soil Sci. Plant Nutr., 40, 339-343.
- 141) TAWARAYA, K., M. SAITO, M. MORIOKA and T. WAGATSUMA (1994a): Effect of phosphorus application to arbuscular mycorrhizal onion on the development and succinate dehydrogenase activity of internal hyphae. Soil Sci. Plant Nutr., 40, 667-673.
- 142) TAWARAYA, K., K. SASAI and T. WAGATSUMA (1994b): Effect of phosphorus application on the contents of amino acids and reducing sugars in the rhizosphere and VA mycorrhizal infection of white clover. Soil Sci. Plant Nutr., 40, 539-543.
- 143) Tester, M., S. E. Smith and F. A. Smith (1987): The phenomenon of "nonmycorrhizal" plants. Can. J. Bot., 65, 419-431.
- 144) THOMPSON, J. P. (1987): Decline of vesicular-arbuscular mycorrhizae in long fallow disorder of field crops and its expression in phosphorus deficiency of sunflower. Aust. J. Agric. Res., 38, 847-867.
- 145) THOMPSON, J. P. (1991): Improving the mycorrhizal condition of the soil through cultural practices and effects on growth and phosphorus uptake by plants. In: Johansen C., Lee K. K., Sahrawat K. L. (eds) Phosphorus nutrition of grain legumes in the semi-arid tropics. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics (ICRISAT), Patancheru, India, p. 117-137.
- 146) THOMPSON, J. P. (1994a): Inoculation with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi from cropped soil overcomes long-fallow disorder of linseed (*Linum usitatissimum* L.) by improving P and Zn uptake. Soil Biol. Biochem., 26, 1133-1143.
- 147) THOMPSON, J. P. (1994b): What is the potential for management of mycorrhizas in agriculture? In: Robson A. D. et al. (eds) Management of mycorrhizas in agriculture, horticulture, and forestry. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, p. 191-200.
- 148) THOMPSON, J. P. and G. B. WILDERMUTH (1989): Colonization of crop and pasture species with vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi and a negative correlation with root infection by *Bipolaris sorokiniana*. Can. J. Bot., 67, 687-693.

- 149) THOMSON, B. D., A. D. ROBSON and L. K. ABBOTT (1986): Effects of phosphorus on the formation of mycorrhizas by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* in relation to root carbohydrates. *New Phytol.*, 103, 751-765.
- 150) TIAN, G., G. O. KOLAWOLE, B. T. KANG and G. KIRCHHOF (2000): Nitrogen fertilizer replacement indexes of legume cover crops in the derived of West Africa. *Plant Soil*, 224, 287-296.
- 151) 十勝管内土壌診断協議会 (1998): 十勝の土づくりと歩む 二十周年記念誌, 261-262, 269-271.
- 152) TOMMERUP, I. C. (1983): Spore dormancy in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 81, 37-45.
- 153) TOMMERUP, I. C. and L. K. ABBOTT (1981): Prolonged survival and viability of VA mycorrhizal hyphae after root death. *Soil Biol. Biochem.*, 13, 431-433.
- 154) TRUOG, E. (1930): The determination of the readily available phosphorus of soils. *J. Am. Soc. Agron.*, 22, 874-882.
- 155) TUINEN, D., E. JACQUOT, B. ZHAO, A. GOLLOTTE and V. GIANINAZZI-PEARSON (1998): Characterization of root colonization profiles by a microcosm community of arbuscular mycorrhizal fungi using 25S rDNA-targeted nested PCR. *Mol. Ecol.*, 7, 879-887.
- 156) VEJSADOVA, H., D. SIBLIKOVÁ, M. GRYNLER, T. SIMON and I. MIKSIK (1993): Influence of inoculation with *Bradyrhizobium japonicum* and *Glomus claroideum* on seed yield of soybean under greenhouse and field conditions. *J. Plant Nutr.*, 16, 619-629.
- 157) VIVEKANANDAN, M. and P. E. FIXEN (1991): Cropping systems effects on mycorrhizal colonization, early growth, and phosphorus uptake of corn. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 55, 136-140.
- 158) VOLKMAR, K. M. and W. WOODBURY (1988): Effects of soil temperature and depth on colonization and root and shoot growth of barley vesicular-arbuscular mycorrhizae indigenous to Canadian prairie soil. *Can. J. Bot.*, 67, 1702-1707.
- 159) WALKER, C. (1983): Taxonomic concepts in the Endogonaceae: Spore wall concepts in species descriptions. *Mycotaxon.*, 18, 443-455.
- 160) 渡辺次郎 (1989): 作物残渣・緑肥による地力増進. 農業および園芸, 64, 223-228.
- 161) 山添文雄 (1987): 自給肥料. 農学大事典, P.1499-1501. 農学大辞典編集委員会, 養賢堂, 東京.