

三瓶演習林における土壌小型節足動物の群集構造に及ぼす土壌団粒の影響
上芝姫花¹・藤巻玲路^{1*}・山下多聞¹

Effects of Soil Aggregate on Soil Micro Arthropods in Sambe Experimental Forest
Himeka UESHIBA¹, Reiji FUJIMAKI^{1*}, Tamon YAMASHITA¹

Abstract: We examined how soil macro aggregates effect on community structure of soil micro-arthropods in a broad-leaf forest. We experimentally settled soil column made by soil macro aggregate and fine soil in the field condition, then compared soil arthropod communities in the soil column to those in the field soil. While abundance of soil arthropods in experimentally settled soil macro-aggregate and fine soil increased compared to intact soil, taxonomic richness and diversity indices decreased in the soil aggregate community. Especially, proportion of collembola greatly increased in macro-aggregate and fine soil communities, suggesting that homogenized habitat environment in the experimental soil settlement may be suitable for some collembolan species. Similar community structure of soil arthropods was observed within the experimental soil column, while those in the field soil exhibited diverse community each other. This may be due to heterogeneity of soil condition in the field soil.

Keywords: Community ecology, Forest Soil, Soil aggregate, Soil micro arthropods

はじめに

土壌には非常に多くの種類と現存量の動物と微生物が生息している。表層土壌には 1 m² 当たりおよそ数十から数百 g の微生物が生息しており、その 1/10 程度の土壌動物が生息している (金子 2007)。土壌動物は体の小さな種ほど個体数が多く、一般に地上の動物よりも小型であり、湿潤で温度と湿度の変化が少なく、生息空間が狭いという土壌環境に適応している。土壌動物は土壌中の小さな孔隙を生息地として利用しており、それを反映した体幅による分類が提案された (Swift et al. 1979)。原生物や、センチユウなどは土壌の液相を利用して生活しており、体の幅は 0.1 mm より小さく、小型土壌動物と呼ばれている。小型のため、微生物を直接摂食していることが多い。次に体幅が 0.1 mm から 2 mm までの間には、多様なグループの土壌動物がいて、中型土壌動物と呼ばれている。このサイズの動物は、土壌孔隙を移動していて、節足動物が多くを占め、微生物食者から落葉食、捕食性までを含む。ミミズのような大きな動物は大型土壌動物である。土壌孔隙よりも体が大きく、ミミズやアリ、シロアリは自分で坑道を掘るが、他の動物のほとんどは落葉と土壌の間や石の下などの大きな空隙を利用して、落葉食と捕食性の動物がほとんどである。

動物群集の種多様性は、生息環境の異質性が高い環境で高いことが知られている (宮下・野田 2003)。森林生態系は、林冠高木層から低木、草本に至る多様な樹木の階層構

造や、それらの分布様式、また、母岩と植生の相互作用によって形成される土壌分解系の違いによって見られる垂直、水平的異質性の高い系として特徴付けられている。したがって森林生態系における生息環境の高い空間的異質性は森林土壌動物群集の高い多様性を保証している可能性がある。

菱ら (2009) の研究では、蛇紋岩ヒノキ人工林におけるササラダニ種数および多様性は下層植生が存在することによって増加する傾向にあった。また、このヒノキ林では、下層植生の木本種数が多いところや、下層植生の落葉量や、落葉全体に占める下層植生の落葉割合の高いところでササラダニ成虫の種数は多かった。針葉樹造林地のような、林冠木の多様性が低い場所で、物理的、化学的に林冠木と全く異なった質のリターを供給する落葉広葉樹や常緑広葉樹、またササといった下層植生が存在することは、リターの混合効果によって、ササラダニの生息地の複雑性を増す効果が高まったと考察している。また Mori et al. (2015) は、広葉樹との混交率が異なる複数のカラマツの人工林および広葉樹天然林において土壌表層のリター層と鉍質土壌のササラダニ群集組成を比較し、リター層ササラダニ群集のβ多様性はカラマツの優占度が大きい林分で小さく広葉樹天然林で大きいことを報告している。これは、林床のリターの組成が上層木の種組成を反映しており、天然林では多様なリターが供給されることによりササラダニ類の生息場所が多様化しているためと考察している。このよ

¹ 島根大学生物資源科学部森林生態環境学研究室

* 責任著者 (rfujimak@life.shimane-u.ac.jp)

うにリター層においては地上部の植生がリター供給を通して土壌動物の生息場所を改変し群集構造に影響を及ぼすことの証拠が増えてきた一方で、鉱質土壌においては生息環境としての土壌構造と中型土壌動物の群集構造との関係についての研究例は少ない。

土壌団粒は一次粒子（粘土、シルト、砂）が有機的あるいは無機的接着によって凝集し粒子を形成したものである。団粒の形成と崩壊の動態は、5つの要因（土壌動物、土壌微生物、根、非生物接着物質、水分や温度などの環境要因）の相互作用で決定されると考えられている (Six et al. 2004)。このほかに、マクロ団粒は、ミミズやヤスデといった大型土壌動物の排泄した糞が、土壌中に蓄積することでも形成される (Lavelle et al. 1997)。団粒間の孔隙は雨が降った後は余分な水を流し、雨がないうちは毛管水など適切な水分を保持するので、土壌に透水と保水の両方の効果をもたらしている。そして、孔隙内には適度に空気も存在しているので、植物の根や微生物に絶えずに必要な酸素を与えている。体幅 $100\ \mu\text{m}$ から 2mm までのダニやトビムシなどの中型土壌動物は、自ら土壌に穴を掘ることが出来ないため、生活場所は直接的に土壌構造に影響されると考えられる。トビムシやササラダニのなかまには土壌中の微生物を食べるものが多く含まれる。土壌空隙が多いことは、トビムシの個体数を増加させ、そのことが捕食者であるトゲダニの個体数を増加させていた (金子ら 2018)。また湿潤な環境を好む中型土壌動物にとって土壌孔隙は最適な住み場所であると考えられる。しかし、森林における土壌構造と中型土壌動物の群集構造との関係はまだ十分には明らかではない。

本研究では、森林土壌において土壌団粒構造が中型土壌動物の群集構造に及ぼす影響について明らかにすることを目的とし、人為的にマクロ団粒のみで構成された土壌カラムを埋設する野外実験を行った。団粒の土壌カラムに定着する中型土壌動物群集の特徴を通常の森林土壌と比較した結果を報告する。

材料と方法

土壌の採取は島根大学生物資源科学部生物資源教育研究センター三瓶演習林獅子谷団地 3 林班のコナラが優占する二次林で行った。地質は、花崗岩質貫入岩を基盤とし、黒雲母花崗岩や閃緑岩からなる。三瓶火山の噴火堆積物の影響が大きく、斜面下部では、崩積性の火山灰土壌が厚く堆積している部分が多い。2008年から2012年にかけての年平均気温は 13°C 程度、年間降水量は 2000mm 程度であ

る。

土壌団粒は島根大学松江キャンパス内のスギ林土壌を、 2mm の篩を通した後に有機物を取り除きマクロ団粒を集めて供試した。回収したマクロ団粒は 100°C にて 12 時間乾燥させ、底面積 20cm^2 、高さ 3.8cm の塩ビパイプに入れて、マクロ団粒カラムとした。 2mm の篩でふるい落とされた細土も同様に乾燥させ塩ビパイプに入れ、細土カラムとした。カラムの底部は内部土壌の流出を防ぐため 0.05mm メッシュのナイロンネットで塞ぎ、上部は開放した。

土壌の採取と塩ビパイプの設置・回収は 3 林班の作業道沿いで行った。作業道から 1m ほど林内に分け入り、下層植生（チュウゴクササ）が繁茂している場所に調査地を設けた。調査地内で $1.5\sim 2\text{m}$ 間隔をあけて土壌採取、塩ビパイプの設置をそれぞれ春と秋の 2 回行った。1 回目は 2022 年 4 月 14 日に 100cm^3 の採土円筒にて 10 カ所土壌を採取し、そこにマクロ団粒カラムを 10 個設置し、2022 年 5 月 12 日に回収した。2 回目は 2022 年 11 月 8 日に実施した。採土円筒での土壌採取、マクロ団粒カラムおよび細土カラムの設置を行い、カラムは 12 月 15 日に回収した。

採取した非攪乱土壌および回収した土壌カラムのマクロ団粒と細土は $35\sim 40^{\circ}\text{C}$ のツルグレン装置に 5 日間かけ中型土壌動物を抽出した。抽出された中型土壌動物をプレパラートに封入し、顕微鏡下で個体数計測および分類群の同定を行った。土壌動物の分類は青木 (2015) に従い、目あるいは科レベルで行った。個体数は土地面積 1m^2 あたりの値に換算した。

各非攪乱土壌および土壌カラムの中型土壌動物群集間の類似度について、Chao 指数を類似度とした非計量多次元尺度法 (nMDS) によって解析した (土居・岡村 2011)。解析は、統計ソフト R (ver. 4.2.1) の *vegan* パッケージを用いた。また、それぞれのカテゴリーの平均総個体数、分類群数、逆 Simpson 指数 ($1/D$)、Shannon-Wiener の多様度指数 (H') および Pielou の均等度 (J') を用い、群集構造の特徴を評価した。

$$1/D = 1 / \sum p_i^2$$

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

$$J' = H' / H'_{\text{max}}$$

ただし Σ は $i=1$ から種数 S までの数列和、 p_i は全体の個体数に対する種 i の個体数の割合、 H'_{max} は H' の最大値 ($= \ln S$) をそれぞれ表す。

結果と考察

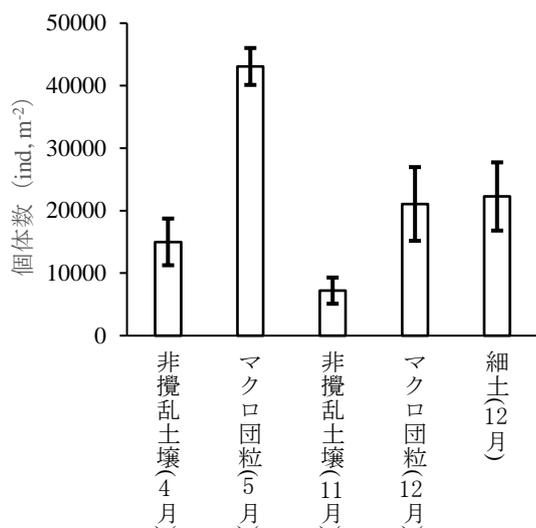


図1 非攪乱土壌, マクロ団粒, 細土における中型土壌動物の個体数. エラーバーは標準誤差を表す.

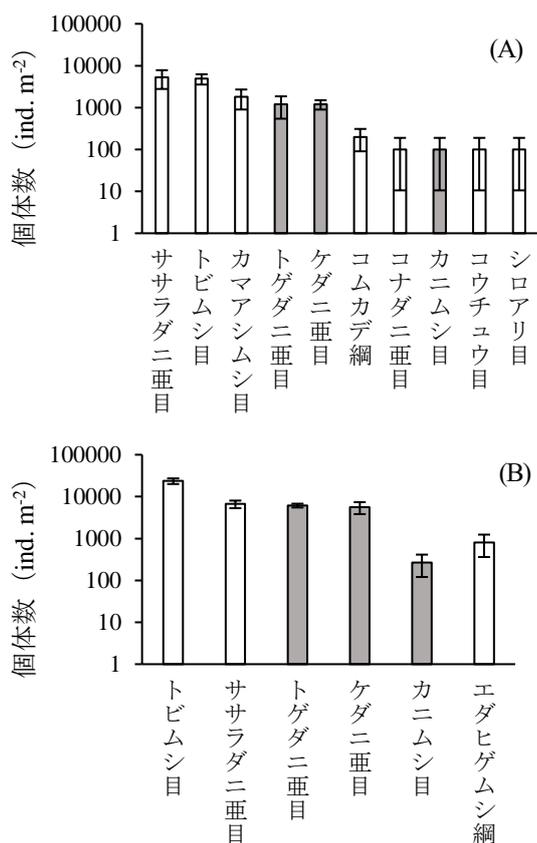


図2 4月非攪乱土壌 (A) および5月マクロ団粒 (B) における中型土壌動物分類群の個体数. グレーは捕食性の分類群を, エラーバーは標準誤差をそれぞれ示す.

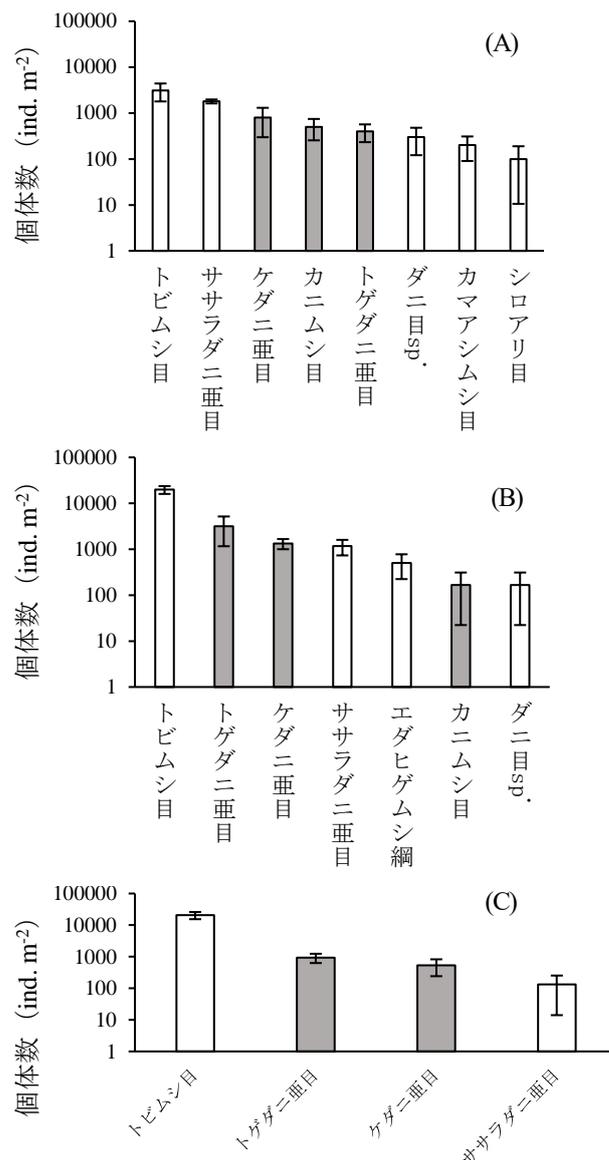


図3 11月非攪乱土壌 (A), 12月マクロ団粒 (B) および12月細土 (C) における中型土壌動物の分類群ごとの個体数. グレーは捕食性の分類群を, エラーバーは標準誤差をそれぞれ示す.

4月に採土円筒で採取した非攪乱土壌と5月に回収したマクロ団粒の含水率はそれぞれ49.52%, 35.34%となった. 容積重は非攪乱土壌で0.36 kg L⁻¹, マクロ団粒で0.43 kg L⁻¹となった. 抽出した中型土壌動物の個体数は非攪乱土壌で15000 ± 3734 m⁻² (平均値 ± 標準誤差, 以下同じ), マクロ団粒で43067 ± 2951 m⁻²となり, マクロ団粒の個体数が非攪乱土壌の個体数の2倍以上となった (図1).

11月に採土円筒で採取した非攪乱土壌と12月に回収し

たマクロ団粒、細土の含水率はそれぞれ40.88%、29.07%、21.78%となった。容積重は非攪乱土壌で0.46 kg L⁻¹、マクロ団粒で0.39 kg L⁻¹、細土で0.51 kg L⁻¹となった。抽出した中型土壌動物の個体数密度は非攪乱土壌で7200 ± 2100 m⁻²、マクロ団粒で21067 ± 5899 m⁻²、細土で22267 ± 5457 m⁻²となった。マクロ団粒と細土の個体数密度は非攪乱土壌の個体数密度の2倍以上となった(図1)。

秋に採取した非攪乱土壌、マクロ団粒の個体数密度はともに、春に採取した非攪乱土壌、マクロ団粒と比べておよそ1/2に減少している。これは季節変化によるものだと考えられ、多くの土壌動物で冬季に個体数密度が減少することが確認されている(中村ら 1970)。

各分類群の個体数を図2および図3に示す。5月のマクロ団粒、12月のマクロ団粒、細土とともにトビムシ目が突出して高い値を示した。非攪乱土壌(4月、11月)でも、トビムシ目、ササラダニ亜目の個体数が多い傾向にはあるが、非攪乱土壌ではマクロ団粒や細土と比べて分類群数が多い。トビムシ目は落葉・落枝・腐葉・朽ち木などの植物遺体や腐植質あるいは菌類を主な食料としている。マクロ

団粒、細土はあらかじめ大きな有機物は取り除いているので有機物の影響は考えにくい。菌類などの微生物が多く含まれていた可能性等が考えられるが、今回の実験ではマクロ団粒、細土でトビムシ目が優占していた要因については解明できなかった。

一般に中型土壌動物の個体数はトビムシ目とササラダニ亜目が多いことが知られており(金子 2007)、本研究でも非攪乱土壌ではこのパターンに従っている。一方、12月に採取したマクロ団粒や細土では、トゲダニ亜目やケダニ亜目の個体数がトビムシ目の個体数に次いで多く、個体数順位ではそれぞれ第2位と第3位であった(図3)。トゲダニ亜目やケダニ亜目は捕食性ダニが多いが、陸上生態系では通常、捕食者の個体数が上位の順位になることは稀である。マクロ団粒や細土では個体数順位第1位のトビムシ目の個体数が突出しており、被食者として捕食性のトゲダニ亜目やケダニ亜目の個体数を支えている群集構造となっていると考えられる。人為的に土壌構造を均一化したマクロ団粒や細土では土壌中の孔隙の構造が単純になるため、捕食者は被食者を捕らえることが容易であり、捕食者

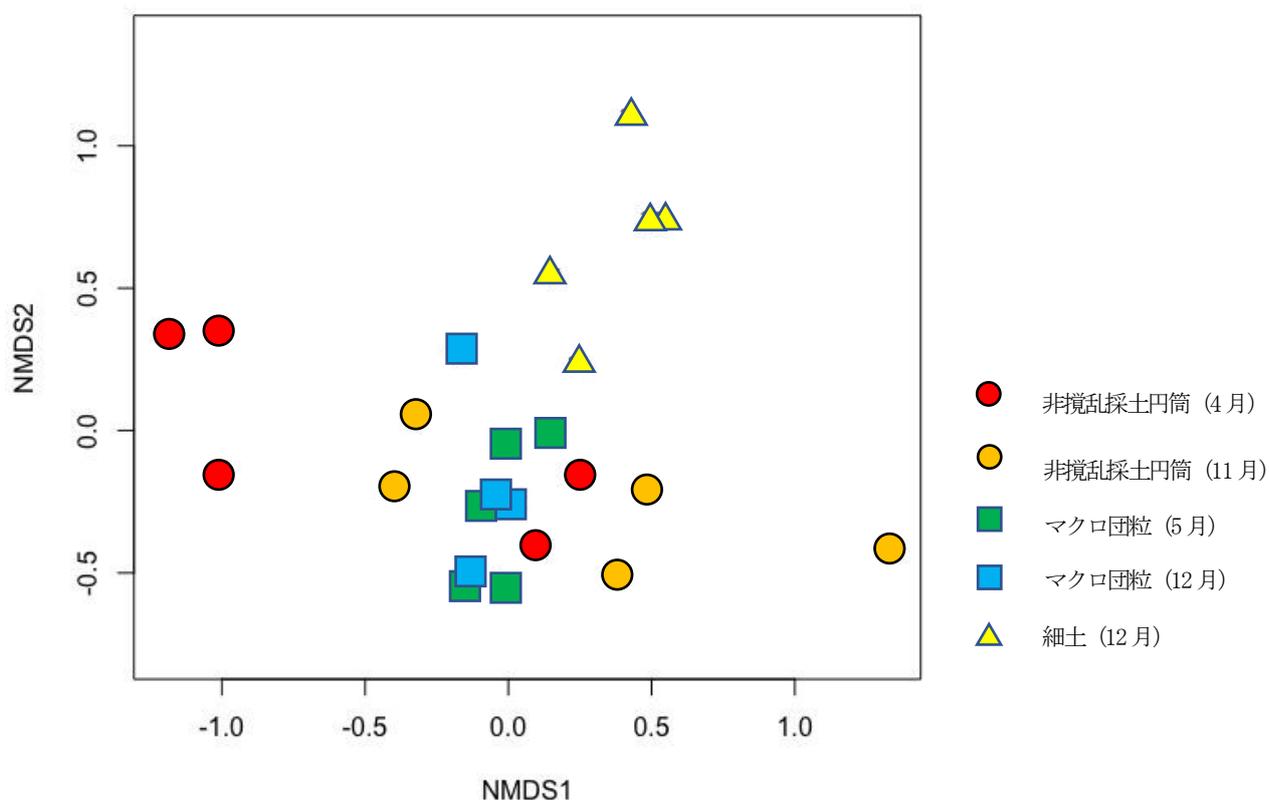


図4 中型土壌動物群集のnMDS biplot 図.

表1 各土壌の中型土壌動物群集の分類群数・多様度指数および均等度指数

	非攪乱土壌 (4月)	マクロ団粒 (5月)	非攪乱土壌 (11月)	マクロ団粒 (12月)	細土 (12月)
分類群数	10	6	8	7	5
逆 Simpson 指数	3.859	2.764	3.692	1.683	2.146
Shannon 指数	1.583	1.235	1.591	0.896	0.854
均等度指数	0.687	0.689	0.765	0.460	0.531

の個体数が増加しやすい状況にあったのかもしれない。

金子ら (2018) は、土壌空隙が多いことがトビムシの個体数を増加させ、そのことが捕食者であるトゲダニの個体数を増加させることを報告している。本研究では土壌孔隙率を測定していないが、マクロ団粒や細土を充填した土壌カラムでは土壌空隙の量は非攪乱土壌とは異なる。従って、本研究においても土壌中の空隙が中型土壌動物相の組成に影響を及ぼしていたことを示している。

分類群数、逆 Simpson 指数、Shannon-Wiener の多様度指数および Pielou の均等度を表1に示す。春と秋の双方で、マクロ団粒および細土における個体数密度は非攪乱土壌の2倍以上大きな値を示した。一方、分類群数は非攪乱土壌が最も多かった。また、多様度指数 (逆 Simpson 指数および Shannon-Wiener 指数) は非攪乱土壌で高い値を示した。これはマクロ団粒および細土における中型土壌動物群集内の個体数割合が、優占する分類群に大きく偏っていたことを示している。

土壌マクロ団粒は、植物の根からの分泌物、微生物、粘土鉱物への吸着のほか、ミミズのような大型土壌動物の糞によっても作られる (Six et al. 2004)。このようなマクロ団粒を作る作用が強く働く環境では、中型土壌動物の群集構造の多様性は種数の減少や優占種への個体数割合の偏りを生ずるかもしれない。北米の研究では、侵略性外来ミミズが優占する森林土壌において、小型・中型・大型のいずれの土壌動物群においても個体数や分類群数の低下を招き、土壌動物群集の生物多様性が減少していることが報告されている (Jochum et al. 2021)。この原因については十分に解明されていないが、生態系改変者としてのミミズの影響の大きさを考えると (Lavelle et al. 1997, 金子 2007)、土壌環境の改変を通して土壌動物の群集構造に強く影響していることが考えられる。本研究の調査地においても、土壌食性のミドリバヤスデの比較的大きい個体数が報告されており (Kaneko and Hashimoto 2010)、ミドリバヤスデやその他の土壌食性のミミズが作り出すマクロ団粒が卓越する土壌においては中型土壌動物群集の多様性が低

下している可能性がある。

nMDS 解析の結果より、非攪乱土壌は群集の類似度による配置が広い範囲にわたっていた (図4)。このことは、採取した採土円筒同士の群集構造の類似性が小さく、 β 多様性が大きいことを示している。また、春と秋とでは分布範囲にある程度重なる部分はあるものの、大まかに区分できる領域に分布が分かれており、季節により群集構造が変化していることを示唆している。一方で、マクロ団粒の nMDS プロットは狭い領域に分布しており、季節ごとの区分は明瞭ではなかった。マクロ団粒の中型土壌動物群集は類似性の高い群集構造であり、季節の影響も小さかったことが示唆される。同様に、細土の nMDS プロットも比較的狭い領域に分布し、細土のサンプル間では群集構造の類似性が高く β 多様性が小さいことを示している。また、細土の nMDS プロットの分布領域は非攪乱土壌やマクロ団粒とは異なった位置にあり、中型土壌動物の群集構造が他とは類似性が小さいことを示している。

非攪乱土壌で β 多様性が大きく、マクロ団粒や細土で β 多様性が小さくなったことの原因として、土壌環境の異質性の大きさが非攪乱土壌とマクロ団粒および細土とで異なっていたことが影響していた可能性がある。すなわち、マクロ団粒と細土は、土壌を篩がけすることにより団粒のサイズを人為的に揃えており、中型土壌動物が利用できる土壌内の空間構造がサンプル間で類似したものとなっている。一方で、一般に森林の非攪乱土壌は植物根や礫の含有量、リターの分解残渣の混合状態は均一ではない。このような土壌環境の不均一性が、中型土壌動物群集の大きな β 多様性を担保していたと考えられる。

謝 辞

島根大学生物資源科学部附属生物資源科学教育研究センター森林科学部門の尾崎嘉信氏および葛西絵里香氏、ならびに島根大学生物資源科学部森林生態環境学研究室の清本芽生氏および福田真夕氏には、調査時にご協力をいた

だいた. 記して感謝申し上げます.

引用文献

青木淳一 (2015) 日本産土壌動物 第二版: 分類のための
図解検索. 2022pp. 東海大学出版, 神奈川.

土居秀幸・岡村寛 (2011) 生物群集解析のための類似度と
その応用: R を使った類似度の算出, グラフ化, 検定.
日本生態学会誌, **61**: 3-20.

菱拓雄・池崎翔子・榎木勉 (2009) 福岡県御手水流域ヒノ
キ不成績人工林における下層植生の違いがササラダニ
の種多様性に与える影響. *Edaphologia*, **84**: 11-20.

Jochum, M., Ferlian, O., Thakur, M. P., Ciobanu, M., Klamer, B.,
Salamon, J.-A., Frelich, L. E., Johnson, E. A. and Eisenhauer, N.
(2021) Earthworm invasion causes decline across soil fauna
size classes and biodiversity facets in northern North American
forests. *Oikos*, **130**: 766-780.

金子信博 (2007) 土壌生態学入門—土壌動物の多様性と
機能—. 199pp. 東海大学出版会, 神奈川.

Kaneko, N. and Hashimoto, M. (2010) Life history of millipede
Parafontaria tonominea (Attems) (Xystodesmidae,
Diplopoda) at Mt. Sanbe, western Japan. *Edaphologia*, **86**: 21-
25.

金子信博・井上浩輔・南谷幸雄・三浦季子・角田智詞・池
田紘士・杉山修一 (2018) 有機りんご圃場の土壌動物多
様性—慣行りんご圃場および森林との比較—.
Edaphologia, **102**: 31-39.

宮下直・野田隆史 (2003) 群集生態学. 187pp. 東京大学出
版会, 東京.

Lavelle, P., Bignell, D., Lepage, M., Wolters, V., Roger, P., Ineson,
P., Heal, O. W. and Dhillon, S. (1997) Soil function in a
changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers.
European Journal of Soil Biology, **33**: 59-193.

Mori, A. S., Ota, A. T., Fujii, S., Seino, T., Kabeya, D., Okamoto,
T., Ito, M., T., Kaneko, N. and Hasegawa, M. (2015) Biotic
homogenization and differentiation of soil faunal communities
in the production forest landscape: taxonomic and functional
perspectives. *Oecologia*, **177**: 533-544.

中村義雄・藤川徳子・山内勝介・田村弘忠 (1970) 北海道
における森林土壌動物の分布と動態. 日本森林学会誌,

52: 80-81.

Six, J., Bossuyt, H., Degryze, S. and Deneff, K. (2004) A history of
research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and
soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*, **79**: 7-
31.

Swift, M. J., Heal, O. W. and Anderson, J. M., (1979)
Decomposition in Terrestrial Ecosystems. 372pp. Blackwell,
Oxford.