

スギ林の腐食連鎖系における資源動態と節足動物群集の時空間構造

Spatiotemporal structure of resource dynamics and microarthropod communities
in detrital food webs in a *Cryptomeria japonica* forest

吉田智弘

Tomohiro YOSHIDA

目 次

第1章 序 論	6-4-1. <i>X. brevispina</i> の生活史	133
第2章 調査地と材料	6-4-2. <i>X. brevispina</i> が樹冠層と 土壌層間を移動する適応的意義	134
2-1. 調査地の概要	110	
2-2. スギについて	111	
2-3. 小型節足動物について	111	
第3章 スギ人工林におけるリターの時空間分布とその動態	第7章 スギ樹冠層と土壌層における小型節足動物のリターへの定着過程	
3-1. 緒 言	7-1. 緒 言	134
3-2. 材料と方法	7-2. 材料と方法	135
3-2-1. 樹冠層と土壌層のリター採集	7-3. 結 果	135
3-2-2. リターフォール量	7-3-1. 樹冠層と土壌層におけるリターの重量減少過程	135
3-3. 結 果	7-3-2. 樹冠層と土壌層のリターバッグから得られた 小型節足動物の分類群構成と季節変化	136
3-3-1. 調査木の概要	7-4. 考 察	137
3-3-2. 樹冠層と土壌層のリター量と リターフォール量の時空間分布	7-4-1. 樹冠層と土壌層におけるリターの経時変化	137
3-3-3. 樹木サイズパラメータとリター量との関係	7-4-2. 樹冠層と土壌層における小型節足動物群集の経時変化	138
3-4. 考 察	115	
第4章 スギ人工林における小型節足動物群集の構造	第8章 総合考察	
4-1. 緒 言	8-1. 緒 言	138
4-2. 材料と方法	8-2. スギ人工林におけるリターの動態と 小型節足動物群集の時空間分布	139
4-2-1. 樹冠層の調査方法	8-3. 小型節足動物が樹冠層に移動する適応的意義	140
4-2-2. 土壌層の調査方法	8-4. 樹冠層における小型節足動物群集の機能	140
4-3. 結 果	8-5. 土壌層—樹冠層の相互作用系	141
4-3-1. 洗浄法とツルグレン法によって得られた 樹冠層の小型節足動物群集	謝 辞	143
4-3-2. 異なる基質から得られた小型節足動物の分類群構成と 季節変化	引用文献	143
4-4. 考 察	摘 要	148
4-4-1. 樹冠層の調査方法の比較	Summary	149
4-4-2. 各基質から得られた小型節足動物群集	写 真	152
第5章 スギ樹冠層と土壌層における樹上性トビムシ群集の時空間分布と 生活史		
5-1. 緒 言	124	
5-2. 材料と方法	124	
5-3. 結 果	125	
5-3-1. 樹冠層と土壌層のリターの含水率	125	
5-3-2. 樹冠層と土壌層のリターにおけるトビムシの種構成	125	
5-3-3. 樹上性トビムシの個体数密度の季節変化	125	
5-3-4. 環境要因とトビムシ個体数密度との関係	125	
5-3-5. 樹上性トビムシの体サイズ分布の季節変化	126	
5-4. 考 察	127	
5-4-1. 樹上性トビムシの時空間分布と生活史	127	
5-4-2. 樹上性トビムシの時空間分布を引き起こす要因	130	
第6章 スギ樹冠層と土壌層における樹上性トビムシ <i>Xenylla brevispina</i> の 時空間動態		
6-1. 緒 言	131	
6-2. 材料と方法	131	
6-3. 結 果	131	
6-3-1. 体サイズ分布の季節変化	131	
6-3-2. 個体数密度および個体数占有率の季節変化	132	
6-4. 考 察	133	

吉田智弘：名古屋大学大学院生命農学研究科 森林保護学研究室

Tomohiro YOSHIDA : Laboratory of Forest Protection, Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Nagoya 464-8601, Japan

(受理：2006年11月1日)

第1章 序 論

近年、森林生態系は、木材生産のような経済価値だけでなく、CO₂の吸収・貯蔵、有機物の生産・分解、多様な生物相の維持、などの生態系機能 (ecosystem functioning) によって、環境価値を持つものとして重要視されつつある。このような生態系機能の多くは、系内に生息する様々な生物群集の機能を通じて行われる (Baskin 1997)。なかでも節足動物群集は、他の動物と比較して、生態系における生物量 (個体数、現存量) が大きいことから、生態系機能に対して果たす役割は大きい。とくに、物質循環の過程において、節足動物群集は、有機物生産を行なう植物群落と、有機物分解を行なう微生物群集に対して作用することにより、それらの速度を調節している。森林の生態系機能に対する節足動物群集の寄与の程度を明らかにすることは、森林の価値を再評価し、適切な維持管理をする上で有用な情報をもたらすといえる。

森林には、植物の一次生産や分解者による有機物の分解などの生態プロセスにより、複雑な3次元構造が形成されている。そうした空間構造は、生物に多様な生息場所を供給し、それゆえ、種多様性を増大させることに貢献している (Southwood 1977; Lawton 1983; Halaj *et al.* 2000)。森林生態系には、おもに樹冠層において植物の生存部を基盤とした生食連鎖系 (grazing food chain) が、一方、土壌層において枯死有機物 (リター:litter) 由来の腐食連鎖系 (detritus food chain) が形成されている。森林生態系では、一次生産物の数%のみが生食連鎖系で利用され、90%以上が、生食連鎖系に利用されず、リターとして腐食連鎖系へと移動するため (Bray 1964; Swift *et al.* 1979; Odum and Biever 1984; Hairston and Hairston 1993)、土壌層の動物の個体数や現存量は樹冠層よりも10¹倍から10³倍多く (Hijii 1989; 菊沢 1999)、生食連鎖系よりも腐食連鎖系の方が量的に卓越している。

腐食連鎖系のなかでも、ササラダニ類 (Oribatida) やトビムシ目 (Collembola) に代表される小型節足動物 (microarthropods) は、体長が0.2 mmから10 mm、体幅が0.1 mmから2 mmの範囲に入る中型土壌動物 (mesofauna) に区分され、種数や個体数のうえで主要な動物群である。それらは、熱帯地域から極地方まで、土壌の形成されているほとんどの環境において生息しており、最も適応放散が進んでいるグループである (青木 1973)。小型節足動物の多くは、リターや菌類などの微生物を摂食する腐食・菌食性を示し、摂食により微生物の成長・活性を促し、分解過程に影響を及ぼしていることが知られている (Hanlon 1981; Wallwork 1983; Seastedt 1984; Moore *et al.* 1988; Petersen 2002)。

さらに、小型節足動物は分解過程に対してだけでなく、生態系の生物の栄養構造 (被食-捕食関係) においても、重要な機能を果たしている (Coleman *et al.* 2004)。トビムシは‘陸のプランクトン’と呼ばれるほど個体数が多く、他の節足動物に対する好適な餌資源となっている (青木 1973; Wise 1993)。そのため、たとえそれらが分解過程に対して十分な作用を及ぼしていなくても、その生息場所における捕食性節足動物群集の形成

や維持に大きく関わっていることが十分に考えられる。

これまで森林生態系の小型節足動物群集の研究は、土壌層を中心にさまざまなアプローチで進められてきた (Petersen and Luxton 1982; Coleman *et al.* 2004)。例えば、利用資源であるリターの量や質は、植物の時間的な動態 (フェノロジー) や分解過程により、時間的に変化するため、リターの分解過程が進行するにつれて生物群集も変化していく (Anderson 1975; Hågvar and Kjøndal 1981; Tokumasu 1998a, b; Osono 2002)。そのような、リターの経時的な変化における小型節足動物群集の変化 (e.g. Anderson 1975; Hågvar and Kjøndal 1981; Kaneko 1995; Takeda 1995a, b; Hasegawa and Takeda 1996) や分解に対する寄与 (機能) (Hanlon 1981; Setälä and Huhta 1991; Setälä 2002) については、野外調査や操作実験により詳細に調べられている。また、クモ類やカニムシなどの捕食者群集が小型節足動物群集の構造に及ぼす影響や (Johnson and Wellington 1980a, b; Chen and Wise 1999; Wise 2004)、捕食者群集が小型節足動物群集の摂食を通じて分解過程に及ぼす影響についても検証されている (Lawrence and Wise 2000)。

しかしながら、森林生態系では、リターが土壌層だけでなく樹冠層においても多様な形で存在する。枝葉や樹皮、着生植物 (コケ、地衣類、シダ植物) などは、枯死後もそのまま付着し続けたり、枝上や分岐点上に堆積したりしている。熱帯雨林では、樹冠層に生育する着生植物上に、リターが堆積し、そこで分解過程が進行して土壌 (懸垂土壌: suspended soils) が形成されている (Nadkarni 1981; Nadkarni and Matelson 1991)。このように、樹冠層に存在する多様なリターは、樹上の節足動物にとって好適な生息場所となっており、リターを利用する小型節足動物は土壌層だけでなく樹冠層においても優占していることが明らかとなっている (e.g. Yamashita and Ishii 1976; Hijii 1986, 1989; Nadkarni and Longino 1990; Paoletti *et al.* 1991; Prinzing and Wirtz 1997; Watanabe 1997; Walter and Behan-Pelletier 1999; Winchester *et al.* 1999; Karasawa and Hiji 2006)。したがって、森林内のリターは、空間的に複雑な存在様式を示しており、その結果、小型節足動物群集も森林空間全体にわたって生息しているといえる。

森林の樹冠層と土壌層の両層でリターが存在し、小型節足動物群集が生息していたとしても、両層におけるリターおよび小型節足動物の群集構造の動態は異なっていると考えられる。樹冠層と土壌層では、物理的な環境条件が大きく異なるために (Parker 1995)、リターを利用する生物種の構成も異なっているだろう (Rogers and Kitching 1998; Walter and Behan-Pelletier 1999; Prinzing and Woas 2003)。また、樹冠層では、小型節足動物が多数存在していたとしても、土壌層に匹敵する微生物活性と有機物分解速度を期待することはできない。それゆえ、樹冠層における小型節足動物では、分解過程に果たす機能よりも捕食者に対する餌資源としての機能のほうが大きいと推察される。いずれにせよ、小型節足動物群集は、森林生態系のなかでいくつかの機能を有しており、それらの相対的重要性は、樹冠層と土壌層では異なっていることが予想される。

森林全体における生物群集の機能を解明するためには、まず

その群集構造と動態を、対象生物が利用する資源の量および質の時間的・空間的な変化（資源動態）との関連から明らかにしていく必要がある（Ishii *et al.* 2004）。しかしながら、これまでの森林における生物群集の研究の多くは、樹冠層と土壌層を独立して扱うものや、資源動態を考慮しないものが多く、森林の構造特性、資源動態、群集構造の3つの観点から包括的に検証したものはきわめて少ない。こうした状況は小型節足動物群集についても同様で、森林全体における小型節足動物群集の機能を解明するためには、森林の垂直構造におけるリターの時空間分布と小型節足動物群集の時空間分布を、互に対応させる形で明らかにすることがまず重要となる。

本研究では、日本の固有の常緑針葉樹であるスギ（*Cryptomeria japonica* D. Don）と、そこに生息する小型節足動物群集によって構成される系を対象とした。スギでは、枯枝葉が数年にわたって樹幹に付着し続けるために、樹冠層に多量のリターが存在している（勝野ら 1984）。それゆえ、スギ林は他の森林に比べ、より多くの樹上リターを持つ特徴的な系を形成している。多量のリターが樹冠層に保持される結果、スギ林の樹冠層には、顕著な腐食連鎖系が成立しており、他の森林に比して小型節足動物群集の機能的な重要性が高いことが推測される（Hijii 1989）。また、スギは造林樹種であるために、単一樹種で同齢の人工林として植栽されることが多い。このような人工林は、樹冠層、樹幹部、土壌層と単純な層構造となっているため、混交林と比較して森林の垂直構造の効果が考慮しやすい。したがって、スギ人工林は、土壌層だけでなく、節足動物群集にとって地上部最大の生息空間となりうる樹冠層における腐食連鎖系の構造と機能を検証するうえで好適な系といえる。

小型節足動物群集の構造を明らかにするためには、まずそれらの資源の量やそれらの時間的・空間的な動態を明らかにする必要がある。そこで最初に、小型節足動物群集の利用資源であるリターの時間的・空間的な分布を調査した（第3章）。次に、樹冠層の小型節足動物の群集構造を明らかにするにあたり、調査方法の検討をおこなうとともに、樹冠層における基質を資源量として、これらを利用する小型節足動物群集の分類群構成とその季節変化について調査した（第4章）。第5章では、スギ樹冠層の小型節足動物のなかで優占する動物群である、トビムシの時間的・空間的な分布様式を明らかにした。第6章においては、樹上性トビムシのなかで最優占種である *Xenylla brevispina* の生活史、およびその季節変化を樹冠層と土壌層において調査し、森林の垂直構造を利用するトビムシの個体群動態を明らかにした。続いて樹冠層と土壌層における小型節足動物のリターへの定着過程を比較するために、リターバッグによる操作実験をおこない、それらの違いを検討した（第7章）。以上の結果にもとづいて、森林における小型節足動物群集の群集構造を、森林の構造特性と資源動態と関連させながら考察した。そして最後に、森林の生態系機能において重要な役割を果たすと考えられる土壌層と樹冠層の生物群集間の相互作用系を提示し、その相互作用系から、森林の生態系機能を解明していく上での本研究の位置付けと今後の展望について議論した（第8章）。

第2章 調査地と材料

2-1. 調査地の概要

本研究の調査は、愛知県豊田市稲武町にある名古屋大学フィールド教育研究支援センター稲武フィールド（旧演習林）月ヶ平地区（北緯 35°11′，東経 137°33′）においておこなった（図 2-1）。本調査地区は、標高 980 ~ 1100 m，年平均気温 8.6 °C，年平均降水量 2197 mm（1981 ~ 2004）である。調査期間の日平均気温，日平均地温，日降水量を図 2-2 に示す。

月ヶ平地区の沢沿いに生育する 30 年生（2000 年現在）スギ人工林内に、調査プロットを設定した（図 2-1）。プロットは隣接する小班（5 林班い小班，5 林班ろ小班）を含んでいる。プロット内のスギは 1970 年に植栽されているが，調査時には 15 年以上枝打ちがおこなわれておらず，比較的低い地上高から枯枝葉が付着していた（写真 2）。

調査プロットは林冠が閉鎖していたために，林床に下層植生はほとんどみられない。土壌は褐色森林土壌（B_D もしくは B_{D(d)}）であり，リター層（L 層；litter layer）の厚さは約 3 cm であった。L 層の下層の腐葉層（F 層；fermentation layer）と腐植層（H 層；humus layer）の判別は難しく，F 層以下にはスギの細根が繁茂していた。本調査地域は雨が多く，また調査プロットは沢沿いに位置しているため，調査プロット内の土壌は比較的湿潤であった。

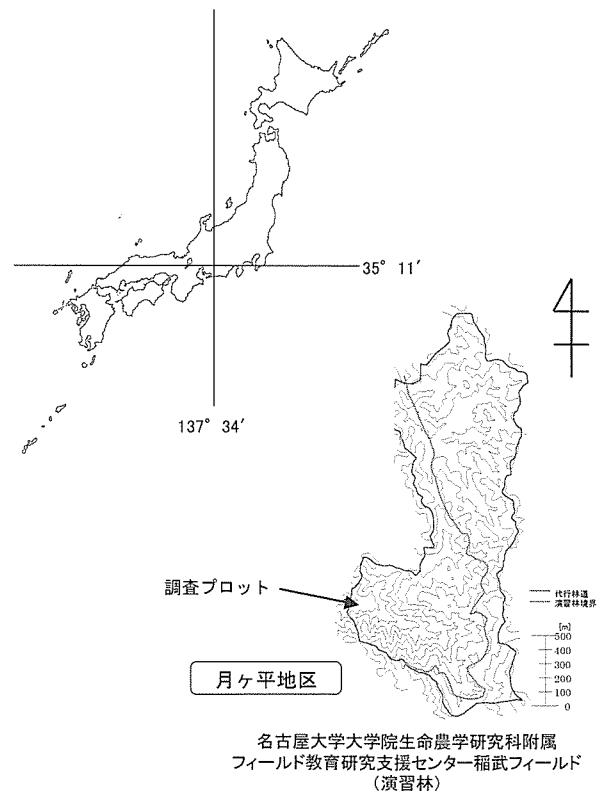


図 2-1. 調査地，調査プロットの位置

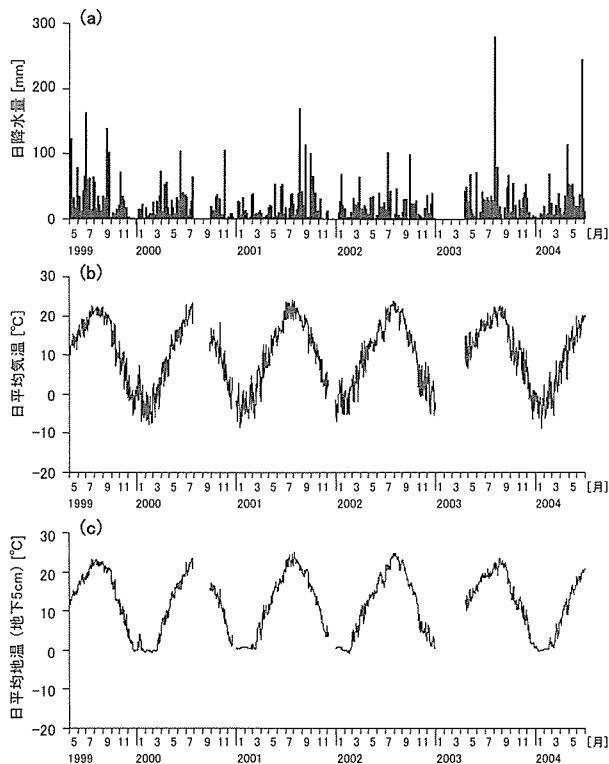


図2-2. 調査期間中(1999年5月～2004年6月)の(a)日降水量, (b)日平均気温, (c)日平均地温(地下5cm)
2000年7月27日～9月27日, 2000年12月20日～12月31日, 2001年12月6日～12月31日, 2003年1月4日～4月17日の値は欠測。

本研究の調査林分では、1971年から1985年の間に、リター量の調査(宮浦 1989)と、燻煙法による樹上性節足動物群集の調査(肘井 1987)がおこなわれている。

2-2. スギについて

スギ(*Cryptomeria japonica* D. Don)は、日本特産の常緑針葉樹であり、日本の主要な造林樹種として日本国内において人工林で植栽されている。陽樹で適潤な土地を好むため、谷筋の緩傾斜地において旺盛な生育を示す(橋詰ら 1993)。樹幹は直立し、円錐形の樹幹となる。針葉は、枝部の先端にいくにしたがい、枝部の全体を螺旋状に覆う形で着生しているので、その部分では枝と葉の判別が難しい。

スギ枝葉の枯死は8月～10月にかけて発生する(宮本ら 1972; 丹下ら 1987, 1989; Miyaura and Hozumi 1993)。枯死した枝葉は半年から数年の間付着し(勝野ら 1984)、枯死後25年以上残存する枝も存在する(小出 1941)。枯枝は基部から折れて落下することが多く、落下時の枯枝の長さは30 cmから1 m前後になる(齋藤・四手井 1973; 金子ら 1997)。スギ人工林におけるリターフォール(litterfall: 枯死器官の組織の落下)量は冬季に多いという報告が多いが(宮浦 1987; 片桐ら 1990; 金子ら 1997)、春と秋にピークがあるという報告もある(勝野ら

1984)。

2-3. 小型節足動物について

土壌動物は体サイズから、大型土壌動物(macrofauna)、中型土壌動物(mesofauna)、小型土壌動物(microfauna)の3つのグループに区分される。小型節足動物(microarthropods)は、中型土壌動物の一群に分類され、土壌中において種数、個体数ともにきわめて多く、腐食連鎖系において重要な位置を占めている(Swift *et al.* 1979; Petersen and Luxton 1982; Wallwork 1983; Seastedt 1984; Moore *et al.* 1988; Petersen 2002)。これらは、菌類、バクテリアのような微生物やセンチュウなどを摂食することによって小型土壌動物と、一方、クモ類、コウチュウ、アリ、ヤスデなどに捕食されることによって大型土壌動物と結びついている(Coleman *et al.* 2004)。また、小型節足動物の多くは、リターや微生物を摂食する腐食・菌食者(detritivore, fungivore)であり、摂食により微生物の成長・活性を促し、分解過程に大きな役割を果たしている(Hanlon 1981; Seastedt 1984; Moore *et al.* 1988; Petersen 2002)。

腐食・菌食者は、口器の形態や消化管内容物から、さらに細かく食性が区分される場合もあるが(Luxton 1972; 武田 1982; Kaneko 1988)、本研究では、リターやリター由来の細菌や菌類のような微生物を摂食する動物群を総称して、‘腐食・菌食者’として定義する。

小型節足動物で代表的な分類群は、ササラダニ類(Acari: Oribatida)とトビムシ目(Collembola)である。ササラダニ類は、個体数は多いものの、他の小型節足動物と比べ、温帯での年間世代数は年1～2世代と生存期間が長く、産卵数も大部分が100個以下と少ない(金子 1988)。しかしながら、これらの動物群は、一般に、成熟すると外骨格(exoskeleton)を持つために捕食されにくくなると考えられている(Coleman *et al.* 2004)。また、ササラダニ類の中には、針葉の内部に穿孔する種もあり、その場合、それらは他の節足動物による捕食を回避することができるため、死亡率はきわめて低い(Hågver 1998)。一方、トビムシ目は、温帯での年間世代数は年1～4世代である(e.g. Takeda 1987)。それらの産卵数はササラダニ類よりも多く、数十から500個程度であるとされている(青木 1973; Nijima 1973)。そして、大部分のトビムシは、卵から成熟個体まで、捕食者の餌となりやすい(Hopkin 1997)。以上のことから、ササラダニ類とトビムシはいずれも、土壌層では個体数の上で優占しているが、生活史戦略は異なり、それぞれ、MacArthur (1972)の提唱する“K”戦略(長寿命、少産)、“r”戦略(短寿命、多産)を示していると考えられる(Coleman *et al.* 2004)。

第3章 スギ人工林におけるリターの時空間分布とその動態

3-1. 緒言

森林の樹冠層は、光合成による有機物生産の場であると同時に、林床における分解過程への基質(リター)の供給源である(Coxson and Nadkarni 1995)。しかしながら、樹冠層で発生し

リターは、すぐにリターフォールとして土壌層へと落下するわけではなく、一定期間その場に付着し続けたり、上部で生じたものが落下の途中で下部の枝葉に引っかかったりすることによって、樹冠層に滞留し続けることが知られている (Nadkarni and Matelson 1991)。熱帯雨林では、樹冠層に生育する着生生物 (コケ、地衣類、シダ植物) 上に、枯枝葉や枯死した着生植物のようなリターが堆積し、そこで分解過程は進行して土壌 (‘懸垂土壌, suspended soils’) が形成されている (Nadkarni 1981; Nadkarni and Matelson 1991; Coxson and Nadkarni 1995)。それらは、樹上の節足動物の好適な生息場所として利用されている (Nadkarni and Longino 1990; Paoletti *et al.* 1991)。

温帯においても、常緑針葉樹では、枝葉は枯死後も落下せずに付着しているため、樹冠層にリターが滞留、蓄積していることが多い (e.g. Ishii and Wilson 2001)。とくに、日本固有の造林樹種であるスギ (*Cryptomeria japonica* D. Don) は、枯枝葉を数年の間、樹幹に付着し続けるために、他の樹木よりも多量の枝葉リターを樹幹に付着させている (勝野ら 1984; 宮浦 1989)。それゆえ、スギ人工林は、他の森林に比べてより多くのリターを持つ特徴的な系を形成し、樹冠層にはそのリターを利用する腐食・菌食性節足動物が多数生息している (Hijii 1989)。

これまでスギ人工林では、リター量 (枯枝葉量) についてさまざまな調査がなされている。とくに、新規枯死量 (宮本ら 1972; 丹下ら 1987, 1989; Miyaura and Hozumi 1993) やリターフォール量 (伊藤ら 1964; 佐藤ら 1977; 勝野ら 1984; 宮浦 1986, 1987; 片桐ら 1990; 金子・山下 1987; 金子ら 1997) についての報告例は多い。また、樹冠層における枯枝葉の付着量についても、伐倒調査による単木ごとの実測値にもとづき、樹木のサイズパラメータによってその量を推定する式が導かれている (Miyaura and Hozumi 1989; 片桐ら 1990)。しかしながら、樹冠層の付着枯枝葉量は、新規枯死量やリターフォール量とは異なり、時間的な変化や空間的な分布はほとんど明らかにされていない。リターフォール量や土壌層における堆積量と同時に、樹冠層に存在する付着枯枝葉量を測定することは、森林の垂直構造の中で存在するリターの動態を明らかにすることにつながる。リターの動態は、森林生態系の物質循環や、リターを利用する腐食連鎖系の構成生物 (腐食・菌食者) の群集構造を明らかにするうえで重要である。

そこで本章では、樹冠層および土壌層に存在するリター量と、樹冠層から土壌層へのリターの移動量 (リターフォール量) を調査し、スギ人工林におけるリターの存在様式を明らかにした。

3-2. 材料と方法

3-2-1. 樹冠層と土壌層のリター採集

樹冠層と土壌層のリター量調査は、2003年5月から2004年4月までの間の各月後半におこなった。樹冠層調査は2~3日かけておこない、土壌層調査は樹冠層調査の約一週間後におこなった。各調査回において毎回異なる4本のスギをランダムに選定した。各回の調査には、調査木の胸高直径、生枝下高、生枝下高直径、枯枝葉最低付着高 (樹冠層の最も下部に付着した

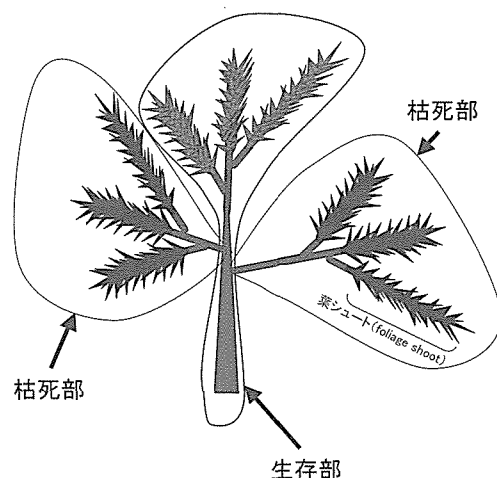


図3-1. スギ生枝葉における生存部と枯死部の判断基準についての模式図

先端部分が生存していた場合、それが樹幹部までつながる枝部は生存しているものとし、分枝部分で生存部と枯死部を区別する。

枯枝葉の地上高) を測定した。各調査木の樹幹に1本はしごをかけ、調査木に付着していたすべての枯枝葉を、地上高1 m間隔でまとめながら採集した (写真3-1)。樹冠層内での枯枝葉の採集は、剪定ばさみやのこぎりを用いておこない、得られた試料は直接ポリエチレン袋 (幅850 mm; 深さ1000 mm; 厚さ0.05 mm) 内に投入するか、もしくは調査木の周囲に敷かれたビニル製シート (3 × 3 m) 上に枝葉を落下させた後、ポリエチレン袋内に回収した。また、樹上での採集の際に、小型節足動物の調査 (第5章, 第6章) 用の試料として、枯葉の一部を採集して別のポリエチレン袋に封入した。生枝のうち、一部の葉が枯死していた場合には、枯死部分を含む先端から枝の分岐点までを枯死部とみなして採集した (図3-1)。各袋は紐で口を縛り、実験室に持ち帰った。回収した試料は、実験室において枯葉と枯枝、もしくは生葉と生枝に区分した。スギでは葉と枝の判別は困難であるが、本研究では直径5 mm以下の葉シュート (foliage shoot: 針葉と緑軸からなる部分) を葉と定義した (Miyaura and Hozumi 1989)。葉と枝に分けた後、通風乾燥機 (85 °C, 48時間) を用いて乾燥し、それぞれの重量を測定した。

一方、土壌層では、各調査日に、樹冠層での枯枝葉採集を行なった調査木とは異なるスギ立木の樹幹から、半径1 m以内に方形区 (25 × 25 cm) を10ヶ所ランダムに設置し、各方形区内で剪定ばさみとナイフを用いてL層をすべて採集した。また、採集時に、方形区の4辺においてL層の厚さを測定し、これを平均してその方形区でのL層の厚さとした。採集した土壌リターも樹上リターの場合と同様に、通風乾燥機 (85 °C, 48時間) を用いて乾燥し、その重量を測定した。

3-2-2. リターフォール量

2002年4月に、リタートラップ (1 × 1 m; 写真3-2) を10基設置した。2002年5月から2004年4月にかけてトラップ内に

落下したリターを、約1ヶ月間隔で回収した。回収したリターを枯葉、枯枝、その他（他樹種のリター、樹皮、種子、球果、虫遺体、虫糞等）のカテゴリーで分類し、通風乾燥機（85℃、48時間）を用いて乾燥した後、それぞれの重量を測定した。リタートラップ上に雪が堆積していた冬季には、トラップ上の雪を枝葉とともにポリエチレン袋（幅800mm、深さ600mm、厚さ0.05mm）につめて回収した。そして実験室に持ち帰り、ポリエチレン製バケツ（直径33cm、深さ32cm、容量18L）内で熱湯を用いて雪を溶かした後、2mmメッシュのステンレス製ふるい（直径18cm、深さ5cm）を用いてバケツ内のリターを回収した。

本調査において得られた樹冠層と土壌層のリター量、およびリターフォール量は、1haあたりの量に換算した。樹冠層のリター量については、立木密度（2000 ha⁻¹）から以下のように換算した。

枯葉（枯枝）量 [ton dry wt ha⁻¹]

$$= \text{スギ単木枯葉（枯枝）量 [g dry wt tree}^{-1}] \times \text{立木密度 [ha}^{-1}] \times 10^{-6}$$

3-3. 結果

3-3-1. 調査木の概要

本研究で用いた調査木の概要を表3-1に示す。各調査回における調査木の胸高直径、生枝下高直径、生枝下高、枯枝葉最低付着高の平均値はいずれも調査回間で有意差はなく（one-way ANOVA, $F=0.669, 0.624, 1.900, 1.012, P>0.05$ ），調査木の条件は調査回ごとに違いはないものと仮定した。本研究で対象としたスギ人工林では、枯枝葉は地上高約7mより上に付着しており、それ以下では15年以上前の枝打ちのために存在していなかった。樹高は約20mであることから、樹冠層の厚みは約13mと推定された。

3-3-2. 樹冠層と土壌層のリター量とリターフォール量の時空間分布

(1) 時間的分布

調査期間におけるスギ樹冠層のリター量、リターフォール量、土壌層に堆積するリター量の季節変化を図3-2に示した。樹冠層に存在する平均リター量は、枯葉量19.53 ton dry wt ha⁻¹、枯枝量14.56 ton dry wt ha⁻¹、全リター量34.09 ton dry wt ha⁻¹であり、それらに季節変化はほとんどみられなかった。

年間全リターフォール量は、2002年5月～2003年4月で4.17 ton dry wt ha⁻¹ yr⁻¹、2003年5月～2004年4月で5.88 ton dry wt ha⁻¹ yr⁻¹であった。月平均全リターフォール量は0.075～1.440 ton dry wt ha⁻¹の範囲であり、2002～2003年と2003～2004年とでは季節変化の傾向が異なっていたが、いずれの期間もリターフォールは冬季に多かった。

土壌層に存在する年平均リター量では7.95 ton dry wt ha⁻¹であった。月平均リター量は、5.6～9.9 ton dry wt ha⁻¹の範囲であり、7月～10月にかけて減少する傾向がみられた。

(2) 空間的分布

スギ人工林の樹冠層と土壌層に存在するリターの垂直分布

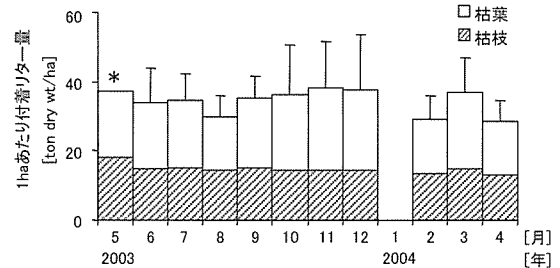
表3-1. 調査木の概要

立木密度 [ha ⁻¹]	約 2000		
平均樹高 [m]	約 20		
平均生枝下高 [cm] ^a	1015 ±	111	(n=44)
枯枝葉最低付着高 [cm] ^a	697 ±	62	(n=44)
生枝下高直径 [cm] ^a	15.8 ±	2.5	(n=44)
胸高直径 [cm] ^a	23.3 ±	3.0	(n=44)

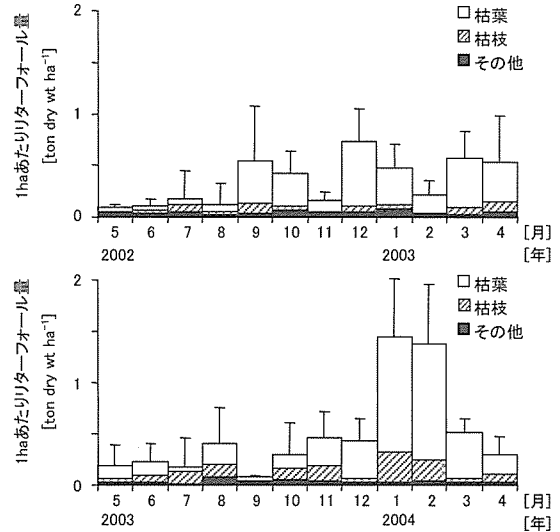
n: 調査木の木数.

^a: 平均±標準偏差.

(a) 樹上リター量



(b) リターフォール量



(c) 土壌リター量

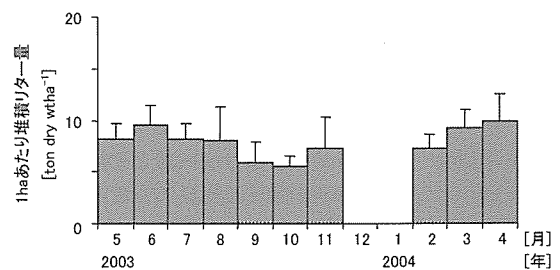


図3-2. スギ人工林における樹上リター量、リターフォール量、土壌リター量の季節変化
バーは合計値の標準偏差を示す。*は2サンプルのみ。

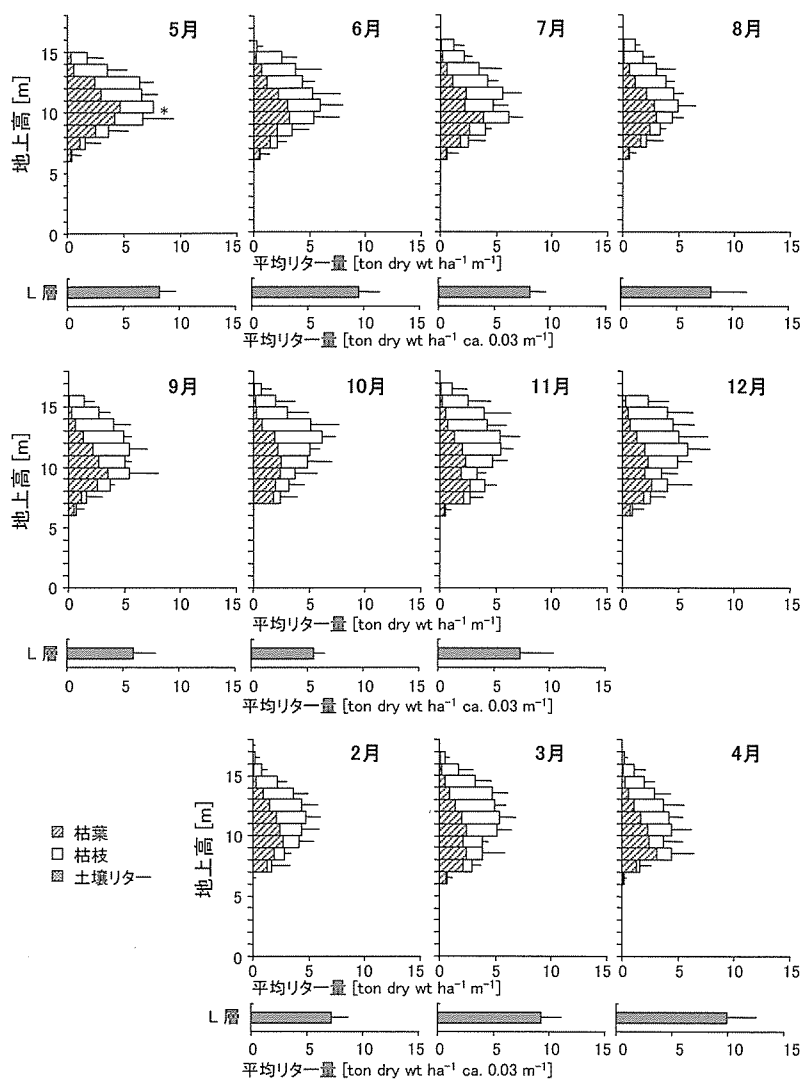


図 3-3. スギ人工林における樹冠層と土壌層のリターの垂直分布
 棒は各採取高の合計値の標準偏差を示す。*は2サンプルのみ。

を、図 3-3 に示した。樹冠層の付着枯枝葉の垂直分布には、季節による違いはほとんどみられなかった。本林分では、枯葉は地上高 12～13 m の範囲に最も多く付着しており、枯枝は 9～10 m もしくは 10～11 m の範囲に最も多かった。樹冠層でもっとも枯枝葉が多い高さには、土壌層 (L 層) のリター量に匹敵する量が付着していた。

3-3-3. 樹木サイズパラメータとリター量との関係

樹木のサイズパラメータ (D^2 , D_B^2 : D , D_B はそれぞれ胸高直径, 生枝下高直径) と単木あたりのリター量 (枯葉量, 枯枝量, 枯枝+枯葉量) の関係をみたところ (表 3-2), いずれの関係においても両対数軸上でほぼ直線で近似された。($P < 0.01$)。なかでも、胸高直径—枯枝量が最も高いサイズ依存性を示していた ($r^2 = 0.852$, r^2 は決定係数)。

表 3-2. スギ人工林における樹冠層のリター量と樹木のサイズパラメータとの相対生長関係

相対生長式	n	a	b	R^2	P
$W = a(D^2)^b$					
W , 枯葉	42	95.7	0.728	0.294	<0.05
W , 枯枝	42	16.1	0.970	0.852	<0.05
W , 全リター量	42	78.7	0.852	0.584	<0.05
$W = a(D_B^2)^b$					
W , 枯葉	42	28.8	0.632	0.381	<0.05
W , 枯枝	42	20.8	0.642	0.642	<0.05
W , 全リター量	42	47.5	0.646	0.578	<0.05

n , 調査木本数; a, b , 回帰定数; R^2 , 決定係数; W , リター量 [g dry wt tree⁻¹]; D , 胸高直径 [cm]; D_B , 生枝下高直径 [cm].

サンプル処理のミスにより 2 サンプルをデータ分析から除外。

3-4. 考 察

一般に、スギは他の樹種よりも多くのリターを樹上に保持していることが知られている。本研究の結果、調査したスギ林分の樹冠層には、 $34.1 \text{ ton dry wt ha}^{-1}$ と合わせて多量のリターが存在していた。この値は、本林分での過去の報告 ($3.6 \text{ ton dry wt ha}^{-1}$; 宮浦 1989) および他林分での報告 ($5.5 \sim 9.5 \text{ ton dry wt ha}^{-1}$; 表 3-3) と比べて、きわめて大きい。このように、本林分において樹冠層のリターが多く着生していた要因として、ふたつの可能性が考えられる。

第一に、本林分では、樹冠層上部および隣接する他の樹木個体の樹冠によって被陰される枝葉が多いことが考えられる。本林分の林齢は 33 年生と他の調査林分 (16 ~ 29 年生) よりも高く、林冠が閉鎖してからの経過時間が長いものと推察される。また、林分の平均樹高が約 20 m であり、他の調査林分 (約 8 ~ 13 m) よりも高い。したがって、枝葉の被陰部分が増加するにつれて、枯死量も増加し、それらが蓄積し続けた結果、リター量が多くなったことが考えられる。

また、もうひとつの可能性として、本林分は、最も生葉量の多い時期に生産された生葉が枯死する時期であったことが考えられる。安藤ら (1968) は、スギ人工林では、生葉量は林齢が 20 ~ 25 年の頃に最大となることを報告している。また、スギの葉の寿命は 5 ~ 6 年であることが明らかとなっていることから (宮浦ら 1995)、本林分では、最大葉量であった時期の葉が枯死し、それらが付着し続けていたために、過去の報告と比べて、リター量が多かったのかもしれない。

樹冠層に存在するリター量は、一年を通じてほとんど変化がみられなかった (図 3-2a)。これは、樹冠層に加入する量 (新規枯死量) と出ていく量 (リターフォール量 ($4.17, 5.88 \text{ ton dry wt ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$)) が、付着量 ($34.09 \text{ ton dry wt ha}^{-1}$) と比較して小さいためか、もしくは新規枯死量とリターフォール量がある程度釣り合いが取れていたためと推察される。

過去の報告によれば、スギ人工林の年間リターフォール量は $2.95 \sim 6.71 \text{ ton dry wt ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ であるが (表 3-4)、本調査で得られた値 ($4.17, 5.88$) は、ほぼこの範囲内であった。また、その季節変化は、冬季に多い傾向を示していた (図 3-3b)。スギ枝葉の枯死は 8 月 ~ 10 月にかけて発生するが (宮本ら 1972; 丹下ら 1987, 1989; Miyaura and Hozumi 1993)、枯死しても付着し続けるため、リターフォールの発生要因は、降雪 (片桐ら 1990; 金子・山下 1987; 金子ら 1997) や強風・台風の影響 (勝野ら 1984; 宮浦 1987) などの物理的なものであるとされている。本林分では、冬季のリターフォールは降雪により生じており、冬季以外のリターフォール量の多い月 (2002 年 9 月や 2003 年 8 月) の落下は、台風や強風により生じているものと考えられる。

土壌層の L 層のリター量は夏季から秋季にかけて減少し、冬季に増加していた (図 3-2c)。これは、夏季にはリター分解が進むものの、リター供給がなく、一方、冬季には降雪により樹冠層からリターフォールが供給されたためと考えられる。

樹冠層と土壌層におけるリターの垂直分布をみると、本林分に存在するリターのは半は樹冠層に存在し、樹冠層下部と土壌層の L 層に層状に存在することが明らかとなった (図 3-3)。こ

表 3-3. スギ人工林における樹冠層のリター量

全リター [t dry weight ha ⁻¹]	枯葉 ¹ [t dry weight ha ⁻¹]	枯枝 ¹ [t dry weight ha ⁻¹]	林齢 [年]	樹高 [m]	DBH [cm]	立木密度 [trees ha ⁻¹]	文献
7.4	4.8	2.6	21	12.9	13.6	3500	勝野ら (1984)
3.6	3.5	0.1	16	8.4	11.4	2158	宮浦 (1989)
9.5	4.1	5.4	24	11.9	15.7	2543	片桐ら (1990)
5.5	—	—	29	13.2	19.0	2425	金子ら (1997)
34.1	19.5	14.6	33	約 20	24.3	約 2000	本研究

DBH は胸高直径を示す。

¹ 枯葉と枯枝の区分方法は、文献によって異なる。

表 3-4. 異なるスギ人工林における年リターフォール量

全リター [t dry weight ha ⁻¹ yr ⁻¹]	枯葉 ¹ [t dry weight ha ⁻¹ yr ⁻¹]	枯枝 ¹ [t dry weight ha ⁻¹ yr ⁻¹]	林齢 [年]	樹高 [m]	DBH [cm]	立木密度 [ha ⁻¹]	文献
—	3.19	—	<15	—	—	—	齋藤 (1981) ²
2.56	2.03	0.17	17	13.7	15.7	3300	三浦 (2000)
6.28	4.79	1.22	21	12.9	13.6	3500	勝野ら (1984)
2.95	—	—	23	—	16.0	2700	金子ら (1997) ³
4.37	—	—	24	11.9	15.7	2543	片桐ら (1990)
5.15	—	—	>30	—	—	—	齋藤 (1981) ²
3.88	2.62	0.33	31	19.6	22.7	2200	三浦 (2000)
6.71	—	—	31	—	—	—	金子ら (1997) ³
3.6	2.1	0.5	33	9.9	14.8	1887	市川ら (2003)
5.1	3.9	0.8	33	13.8	19.0	1818	市川ら (2003)
4.3	3.0	0.6	33	17.1	20.7	1960	市川ら (2003)
5.88	4.18	1.28	33	約 20	24.3	約 2000	本研究
5.54	—	—	35	19.6	25.8	1075	Nakane (1995)
6.16	—	—	38	19.3	24.6	1200	Yamashita <i>et al.</i> (2004)
6.06	2.57	0.08	53	20.5	29.1	820	三浦 (2000)
—	4.05	—	>65	—	—	—	齋藤 (1981) ²
7.12	5.00	1.00	71	25.0	29.0	750	生原・相埒 (1982)

DBH は胸高直径を示す。

¹ 枯葉と枯枝の区分方法は、文献によって異なる。

² 過去の報告のデータの平均値を示す。

³ データの最大値と最小値を示す。

⁴ 最大樹高。

れは、樹冠層においても「L 層」が形成されているとみなすことができる。樹冠層の枯枝の分布は枯葉よりも下部に偏っていたが、これは枯枝葉が樹冠層の下部ほど長期間付着していることから、下部の枯枝から枯葉が脱落したためであろう。肉眼による観察結果からも、枝葉の劣化の程度は、樹冠の上部よりも下部においてより進行している。こうした枯れの進行程度は、それらを利用する小型節足動物群集に対しても影響を与えるものと予想される。

図 3-4 は、本林分におけるリターの現存量の動態に関するコンパートメントモデルを示したものである。過去の報告から (只木ら 1965; 安藤ら 1968; 只木 1976)、30 ~ 40 年生スギ人工林における全生枝葉量は $28 \sim 36 \text{ ton dry wt ha}^{-1}$ と推定され、本研究の 33 年生林の樹上リター量と同程度の値を示した。また、樹冠層のリター蓄積量は土壌層 (L 層) の堆積量の約 4.3 倍、移動量 (リターフォール量) の約 5.8 倍であった。土壌層への移動量と樹冠層での蓄積量が一定とみなして、樹冠層のリターの回転率 (turnover rate) を計算すると、 0.17 yr^{-1} (枯葉 0.21 yr^{-1} , 枯枝 0.09 yr^{-1}) であった。金子ら (1997) は、山陰地方における 29 年生スギ人工林の枯枝葉の回転率を 0.51 yr^{-1} 、また勝野ら (1984) は、本調査地の 21 年生スギ人工林において枯葉 1.9 yr^{-1} , 枯枝 0.25 yr^{-1} と推定していることから、本林分の樹冠層におけるリターの回転率は非常に低いといえる。

一方、土壌層におけるリターの堆積量は移動量の約 1.35 倍であった。したがって、土壌層におけるリター量が、毎年のリターフォールの供給と分解による FH 層への移動によって、動

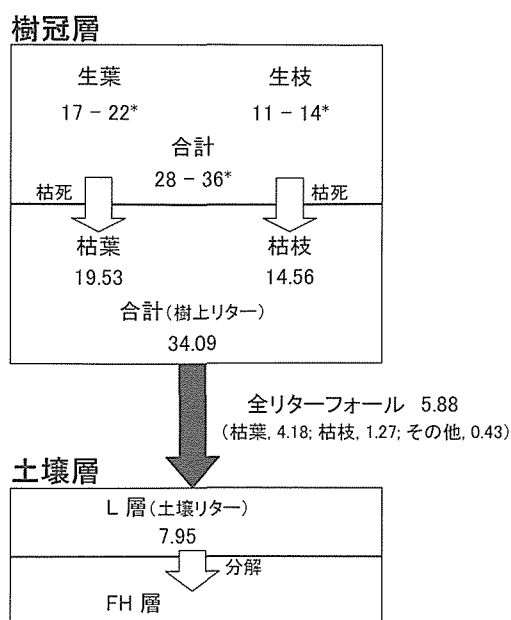


図3-4. スギ人工林におけるリターの現存量の動態に関するコンパートメントモデル

数値の単位は $\text{ton dry wt ha}^{-1}$ 。ただし、リターフォール量は $\text{ton dry wt ha}^{-1} \text{ yr}^{-1}$ 。アスタリスクの数値は只木(1965)、安藤ら(1968)、只木(1976)より推定した値を示す。

的に平衡状態であると仮定すると、L層のリターは1.35年で入れ替わっているとみなすことができる。

スギの各サイズパラメータと枯葉、枯枝量の関係から(表3-2)、樹冠層に存在する枯枝葉量は、胸高直径や生枝下高直径から高い精度で推定することができた。この結果は、胸高直径一付着枯葉量間(Miyaura and Hozumi 1989), D^2H (D , H はそれぞれ胸高直径、樹高)一付着枯葉量・枯枝量間(片桐ら1990; 金子ら1997)には高い相関(相対成長関係)があるという過去の報告と一致している。枯葉が枯枝よりもサイズパラメータとの依存性が低かったのは、枯葉は風雨により脱落しやすく、誤差が生じやすいためと考えられる。

森林の樹冠層に生息する節足動物の定量調査では、枝葉を節足動物の利用資源として、資源量あたりの個体数密度や現存量を算出することがある(e.g. Basset *et al.* 1992; Schowalter 1994, 1995; Schowalter and Ganio 1998; Hiji *et al.* 2001; Progar and Schowalter 2002)。その値を単木レベルや単位森林面積レベルに拡張することができれば、森林全体における節足動物群集の構造や個体群動態の解明に有用な情報を得ることができる(Hiji *et al.* 2001)。本調査の結果は、樹木のパラメータから単木あたりの節足動物の利用資源量(リター量)の推定が可能であることを示している。したがって、資源量あたりの節足動物(腐食・菌食者)の個体数密度を明らかにすることができれば、それらの値から、森林レベルでの節足動物群集の定量化が可能となる。

第4章 スギ人工林における小型節足動物群集の構造

4-1. 緒言

これまで樹冠層における節足動物群集の調査では、樹冠層へのアクセスが困難であったことから、採集が比較的容易で一度に多くの動物群が得られる燻煙法(殺虫剤による樹幹部の燻蒸; chemical knockdown method)によりおこなわれてきた(Stork and Hammond 1997)。この方法は、1960年代からおこなわれたIBP(国際生物学事業計画)において取り入れられ、また現在でも、熱帯林の生物多様性や現存量を評価するための有効な手段として用いられている(e.g. 越智ら1968; Yamashita and Ishii 1976, 1977; Moran and Southwood 1982; Southwood *et al.* 1982; Hiji 1986, 1989; Stork 1991; Kitching *et al.* 1993; Basset 2001)。しかしながら、燻煙法は、単位面積あたりの生物量(個体数や現存量)という尺度で密度を評価するため、森林に生息する生物量そのものを把握するには適した方法であるが、それらの利用する資源と関連づけて、定量的に評価することはできない(Basset *et al.* 1997; Hiji *et al.* 2001)。すなわち、樹冠層に存在するさまざまな資源のなかで、節足動物は何を利用しているのか、また節足動物の密度変動が何によってもたらされているのかを知ることができない。

資源量あたりの節足動物の生物量の推定が可能な枝葉刈り取り法(branch-clipping method)は、資源量の時間的変化および資源量と樹木のサイズパラメータとの相関性を明らかにすることができれば、燻煙法の場合と同様に、単木レベルや森林レベルでの節足動物の生物量の推定をおこなうことができる(Hiji *et al.* 2001)。第3章では、小型節足動物(とくに腐食・菌食者)の利用資源であるリターの時間的・空間的分布と、それらが樹木のサイズパラメータから推定可能であることが明らかとなった。したがって、小型節足動物の個体数密度を資源量から明らかにできれば、枝葉レベル、単木レベル、林分レベルにおいて、それらの群集構造を資源の動態とのかかわりにおいて解明することが可能となる。

小型節足動物を対象として、その利用資源である枝葉の採取に刈り取り法を用いた場合、その後の節足動物の抽出には、洗浄法(washing method)とツルグレン法(Tullgren-funnel method)の2種類の方法がある。しかしながら、これら2つの方法についてはこれまでのところ、抽出効率など方法論的な検討はほとんどおこなわれていない(Karasawa and Hiji 2005)。したがって、第4章では、樹冠層の小型節足動物の群集構造を明らかにするにあたり、まず初めに調査方法の検討をおこなった。また、森林には質の異なるさまざまな基質(substrate)が存在しており、それらの基質ごとに節足動物を調査することが小型節足動物群集の構造を知るうえで重要である。そこで、本研究では、樹冠層における小型節足動物の代表的な食物・住み場所資源(Takeda 1995c)と考えられる枯葉、枯枝、生葉をそれぞれ基質と定義し(Yoshida and Hiji 2005a)、これらを利用する小型節足動物群集の分類群構成とその季節変化について調査し、さらに土壌層の群集と比較した。

4-2. 材料と方法

4-2-1. 樹冠層の調査方法

本研究では、樹冠層にある枝葉を高枝ばさみやのこぎりなどを用いて直接採取する刈り取り法によって小型節足動物を枝葉とともに採集し、その後、洗浄法またはツルグレン法を用いて抽出した。

本調査では、調査木にはアルミ製の1本はしご（巴化成工業製）を設置し、そのはしご上で高枝ばさみ（長さ約2 m）、剪定ばさみ、およびのこぎりを用いて枯枝葉を採取した。調査に用いた高枝ばさみの先端には、アルミパイプ（直径8 mm）を用いて作成した円形のわくを取り付け、そこに枝葉サンプルを入れるためのポリエチレン袋（幅800 mm; 深さ600 mm; 厚さ0.05 mm または幅400 mm; 深さ600 mm; 厚さ0.05 mm）をダブルクリップで4ヶ所固定し、採取した枝葉サンプルをもれなく回収できるようにした。

洗浄法とは、植物の葉や枝などを洗浄することによって動物を抽出する方法であり（Southwood and Henderson 2000）、これまでおもに日本において、樹上のササラダニ類の調査に用いられてきた（栗本 1978; Ito 1986; 一澤ら 1999; 一澤 2001; Karasawa and Hiji 2004a, b）。本調査では、一澤ら（1999）の方法にしたがって、洗浄法により動物の抽出をおこなった。

一方、ツルグレン（Tullgren）法とは、ツルグレン装置と呼ばれる装置を用いて動物を抽出する方法であり、土壌動物の調査においては一般的な方法である（青木 1973）。ツルグレン装置は、熱や乾燥に対する動物の負の走性を利用したものであり、これまでに抽出効率を上げるための様々な検討がなされてきた（MacFadyen 1961; Takeda 1979; André *et al.* 2002）。リターは動物質を含む土壌サンプルよりも急激に乾燥しやすいため、本研究の樹冠層調査用には、土壌層のものに比べて熱の発生を抑えたツルグレン装置（写真 4-1）を使用し、試料暴露時間も土壌層のものよりも長め（6 日間）に設定した。

(1) 洗浄法

洗浄法を用いた樹冠層の節足動物調査は、2001 年 5 月から 2003 年 4 月までの各月におこなった。各回の調査において、プロット内で任意に選んだ 3 本のスギを調査木とし、各調査木の樹冠層下部（地上高約 6 ~ 9 m）に付着している葉の着生した状態の枯枝葉および生枝葉を、刈り取り法により採取した。枝葉の採取量は、調査木 1 本につき長さ 100 cm 前後の枝 1 ~ 数本（ポリエチレン袋の 3 分の 1 程度）とし、1 袋を 1 試料とした（生枝葉の採取を始めた 2000 年 4 月以降は、枯枝葉と生枝葉各 1 試料ずつの合計 2 サンプルを回収）。

回収した枝葉は、実験室において枯葉と枯枝、もしくは生葉と生枝に区分した。生枝葉は、枝葉の緑色の部分を生葉とし、生葉の付着している枝部部分を生枝とした。

植物組織を軟化させ、組織内に穿入した動物の抽出を容易にするため、水酸化ナトリウム水溶液（水 12 L に対し NaOH 約 3.5 g）を入れたポリエチレン製バケツ（直径 33 cm, 深さ 32 cm, 容量 18 L）を用意し、葉と枝を別々のバケツに投入して約 24 時間静置した後、よく攪拌して洗浄した。次に試料を、はじめに 2 mm メッシュのステンレス製ふるい（直径 25 cm, 深さ 5 cm）

で、つぎに 100 μ m メッシュのステンレス製ふるい（直径 18 cm, 深さ 5 cm）を用いて篩別した。

2 mm メッシュの篩上の残留物は、枝、葉それぞれの乾重または表面積を測定するために、他の洗浄済みの枝・葉試料に加えた。一方、100 μ m メッシュのふるい上の小型節足動物を含む残留物は、80%エタノール中で保存した。その後、その残留物から、実体顕微鏡下（ $\times 35$ ）で小型節足動物をピンセットやピペットを用いて採集し、分類群ごとにバイアル瓶（20 ml）に入れた 80%エタノール中で液浸保存した。

1999 年 5 月分の枯葉と枯枝から抽出した小型節足動物については、ホイヤー氏液（ガム・クロラール：アラビアゴム 15 g, 抱水クロラール 100 g, 蒸留水 25 g, グリセリン 10 g）でプレパラートに封入したのち、光学顕微鏡下で科まで同定した。分類群の判別は、青木（1999）や江原（1980）、伊藤ら（1977）の文献を用いておこなった。

採集した小型節足動物の個体数密度は、葉もしくは枝の乾重あたりの個体数（ g^{-1} dry wt）として表した。ただし枯枝については、小型節足動物が利用しない木質部分が多く、基質乾重あたりで算出した個体数密度では過小評価となる可能性があるため、乾重よりも妥当な指標と思われる表面積もあわせて測定した。なお表面積は、長さ、末口直径、元口直径から算出した。

洗浄法の結果について、ツルグレン法との比較では、調査期間のすべての調査回のデータを用いたが、基質間の比較では、一年分のデータのみを用いておこなった。

(2) ツルグレン法

ツルグレン法による樹冠層の節足動物調査は、2001 年 5 月から 2003 年 5 月までの各月におこなった。各回の調査において、毎回異なる 5 本のスギを選定し、各樹木の樹冠層下部（地上高約 6 ~ 9 m）から刈り取り法によって、枯枝葉を 1 本あたり 1 試料ずつの計 5 試料、ポリエチレン袋を用いて回収した。

実験室において枯枝葉を枯葉と枯枝に分け、小型節足動物をツルグレン装置（20 W, 6 日間）によって抽出し、60%エタノール中に保存した。その後、実体顕微鏡下（ $\times 45$ ）で小型節足動物をピンセットやピペットを用いて採集し、分類群ごとにバイアル瓶に入れた 80%エタノール中で液浸保存した。小型節足動物を抽出後、すべてのリターサンプルを乾燥機（85 $^{\circ}\text{C}$, 48 時間）で乾燥後、乾重を測定した。

4-2-2. 土壌層の調査方法

土壌層における調査では、ツルグレン法を用いて小型節足動物を抽出した。土壌層調査で用いたツルグレン装置は、新島式を改良したものをを用いた（栗本 1978; 写真 4-2）。

本調査は、2001 年 5 月から 2002 年 6 月まで、樹冠層調査と並行しておこなった。樹冠層の調査で用いた 3 本の調査木の周囲 1 m 以内の地表において、鉄製の採土缶（容積 100 cc, 上面積 $5 \times 4 = 20 \text{ cm}^2$, 深さ 5 cm）を用いて、リターを含めた地表から 0 ~ 5 cm 層の土壌サンプル（以下、本章における基質：土壌）を、1 本の調査木につき 3 試料ずつ、計 9 試料採取した。土壌試料は、それぞれ 1 サンプルごとにプラスチックカップ（容量 200 cc）に入れて、実験室に持ち帰った。

実験室では、土壌試料は湿重を測定した後、ツルグレン装置（40 W, 72 時間以上）に設置して小型節足動物を抽出した。その後、15 試料のうち 9 試料から、実体顕微鏡下（× 45）で小型節足動物をピンセットやピペットを用いて採集し、分類群ごとにバイアル瓶に入れた 80% エタノール中で液浸保存した。1999 年 5 月分の小型節足動物については、ホイヤー氏液でプレパラートに封入したのち、光学顕微鏡下で科まで同定した。同定は、青木（1999）や江原（1980）の文献を用いておこなった。土壌層から採集した動物の個体数密度は単位面積当たり個体数（ m^{-2} ）として表した。

4-3. 結 果

4-3-1. 洗浄法とツルグレン法によって得られた樹冠層の小型節足動物群集

洗浄法とツルグレン法により、スギ樹冠層の枯枝葉からは、36594（洗浄，枯葉），8503（洗浄，枯枝），16111（ツルグレン，枯葉），4125（ツルグレン，枯枝）個体の小型節足動物が採集された（表 4-1）。いずれの採集方法によっても類似した動物群が採集されたが、その個体数占有率は、方法により大きく異なっていた。洗浄法では、ササラダニ類（Oribatida）、トビムシ目（Collembola）、コウチュウ目（Coleoptera）・ハエ目（Diptera）幼虫が、一方ツルグレン法では、ササラダニ類とトビムシ目が多数採集された（写真 4-3）。ササラダニ類は、洗浄法では枯葉と枯枝ともに総個体数の 70% 以上を占めていたのに対し、ツル

グレン法では約 27% しか採集されなかった。これに対してトビムシ目は、洗浄法では枯葉で 7.7%，枯枝で 4.2% であったが、ツルグレン法ではそれぞれ 64.4%，59.7% と、総個体数に占める割合が大きかった。

洗浄法とツルグレン法により採集された小型節足動物の、月平均個体数密度の季節変化を図 4-1 に示した。調査期間を通じて、枯葉と枯枝の両方において、洗浄法ではササラダニ類の個体数密度が高く、ツルグレン法ではトビムシ目の密度が高かった。枯葉では、洗浄法によるササラダニ類とトビムシ目の月平均個体数密度の最大値は、それぞれ $8.03 g^{-1} dry wt$, $1.80 g^{-1} dry wt$ であったのに対して、ツルグレン法によるササラダニ類とトビムシ目の最大値は、 $3.93 g^{-1} dry wt$, $9.50 g^{-1} dry wt$ であった。

4-3-2. 異なる基質から得られた小型節足動物の分類群構成と季節変化

(1) スギ樹冠層と土壌層における分類群構成

調査期間を通じて、枯葉，枯枝，生葉，土壌の各基質から、それぞれ 23156（洗浄），8503（洗浄），16917（洗浄），23934（ツルグレン）個体の小型節足動物が採集された（表 4-2）。樹冠層の基質（枯葉，枯枝，生葉）からは、腐食・菌食性であるササラダニ類，トビムシ目，ユスリカ（Chironomidae）幼虫が優占していた。なかでも、全小型節足動物個体数に対するササラダニ類の個体数占有率は 70% 以上に達していた。また、ユス

表 4-1. スギ樹冠層の枯枝葉から洗浄法とツルグレン法により得られた小型節足動物の個体数占有率 [%]

		洗浄法		ツルグレン法	
		枯葉	枯枝	枯葉	枯枝
クモ綱	Arachnida				
ザトウムシ目	Pseudoscorpiones	—	—	+	—
ダニ目	Acari				
トゲダニ・ケダニ類	Gamasida and Prostigmata	0.3	0.2	1.8	4.0
ハダニ類	Tetranychidae (Spider mites)	+	—	—	2.5
ササラダニ類	Oribatida	74.4	78.7	27.0	27.7
ダニ目不明	Acari unknown	0.1	+	0.3	0.6
クモ目	Araneae	0.5	—	1.6	—
コムカデ綱	Symphyla	+	—	—	—
昆虫綱	Insecta				
トビムシ目	Collembola	7.7	4.2	64.4	59.7
チャタテムシ目	Psocoptera	0.1	+	2.4	0.9
バッタ目	Orthoptera	—	—	+	—
カメムシ目	Hemiptera	+	+	0.3	—
アザミウマ目	Thysanoptera	0.1	+	0.5	0.5
コウチュウ目成虫	Coleoptera (adult)	+	+	0.1	—
ハエ目成虫	Diptera (adult)	0.2	0.2	0.8	3.3
コウチュウ目・ハエ目幼虫	Coleoptera and Diptera (larvae)	15.9	16.3	0.4	0.2
ユスリカ科（幼虫）	Chironomidae (larvae)	6.5*	8.7*	+	+
ハチ目	Hymenoptera	0.1	+	0.3	0.4
チョウ目	Lepidoptera	—	—	+	0.2
不明	Unknown	0.6	0.3	0.1	+
合計 [%]	Total	100.0	100.0	100.0	100.0
全個体数	No. individuals	36594	8503	16111	4125

洗浄法：枯葉 1999 年 5 月～2001 年 4 月，枯枝 1999 年 5 月～2000 年 6 月。

ツルグレン法：枯葉 2001 年 5 月～2003 年 5 月，枯枝 2001 年 5 月～2002 年 12 月。

+は<0.1%を示す。

—は該当する分類群が得られなかったことを示す。

*は全個体数に対する個体数占有率を示す。

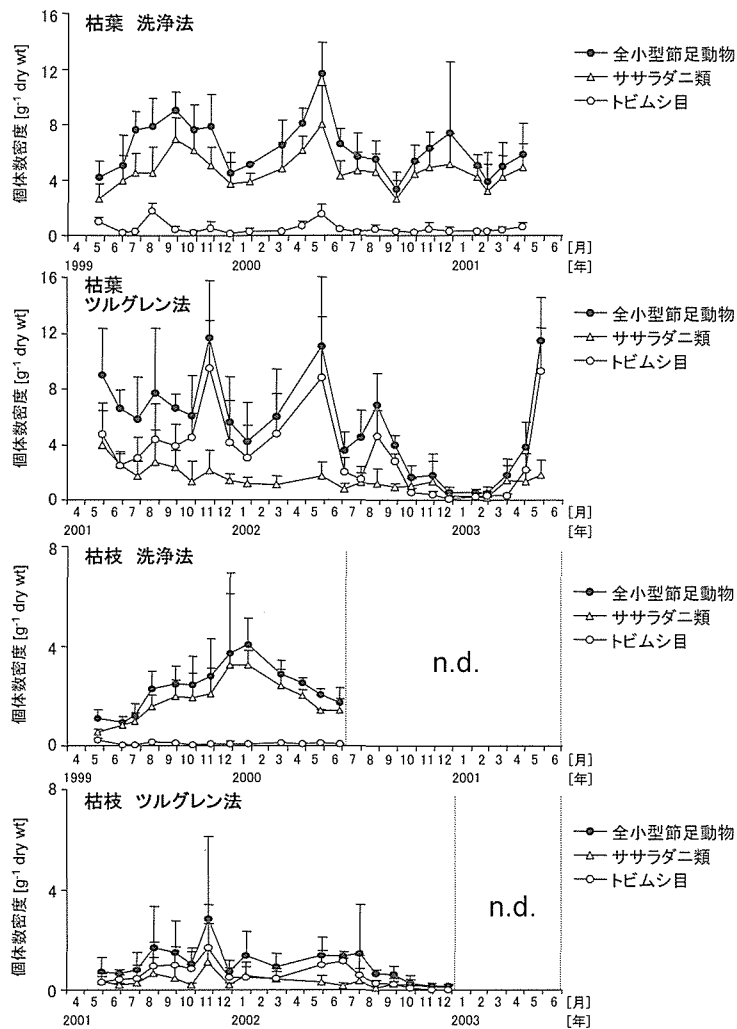


図 4-1. 洗浄法とツルグレン法によりスギ樹冠層の枯葉および枯枝から抽出された小型節足動物の個体数密度の季節変化
バーは標準偏差を示す。n.d. はデータがないことを示す。

リカ幼虫は、枯葉中に穿孔しているのが高い頻度で観察された。ハダニ類 (spider mites; Tetranychidae), クモ類 (Araneae), チャタテムシ目 (Psocoptera), アザミウマ目 (Thysanoptera) は、生葉において枯葉や枯枝よりも高い個体数占有率を示した。土壌では、ササラダニ類とトビムシ目の個体数占有率は、それぞれ 55.0%, 33.2% にのぼった。また、樹冠層の各基質よりも、トゲダニ・ケダニ類 (Gamasida and Prostigmata) が多数採集された。

ダニ目 (Acari) は枯葉から 10 科、枯枝で 7 科、土壌から 24 科が確認された (表 4-3)。一方、トビムシ目は枯葉から 5 科、枯枝から 4 科、土壌から 9 科が確認された (表 4-4)。ササラダニ類とトビムシ目の合計科数は、土壌よりも樹冠層の枯葉、枯枝において少なかった。両分類群とも、枯葉と枯枝で確認された科の大部分は土壌においても確認された。枯葉と枯枝から得られたほぼすべてのダニ目はササラダニ類であったのに対し

て、土壌から得られたダニ目では、ササラダニ類の他にも 2 つの亜目がみられた (表 4-3)。ササラダニ類の科レベルでは、枯葉においてモンツキダニ科 (Trypochthoniidae), フリソデダニ科 (Galumnidae), オニダニ科 (Camisiidae) が、枯枝ではフリソデダニ科、マブカダニ科 (Oripodidae), コナダニモドキ科 (Malaconothridae), オニダニ科が優占していた。これに対して、土壌では、ヨスジダニ科 (Quadropiidae), ヒワダニ科 (Hypochthoniidae), マドダニ科 (Suctobelbidae) が優占していた (写真 4-4)。ウズタカダニ科 (Liodidae), オトヒメダニ科 (Scheloribatidae), エンマダニ科 (Phenopelopidae), フリソデダニ科は枯葉、枯枝から確認されたが、土壌からは得られなかった。トビムシ目では、ムラサキトビムシ科 (Hypogastruridae), ヤマトビムシ科 (Pseudachorutidae) が枯葉と枯枝において多数採集されたのに対して、土壌では、ツチトビムシ科 (Isotomidae) とトゲトビムシ科 (Tomoceridae) が優占し

表 4-2. スギ人工林の各基質における小型節足動物の分類群構成の個体数占有率 [%]

		食性	樹冠層			土壌層
			枯葉	枯枝	生葉	土壌
クモ綱	Arachnida					
ザトウムシ目	Pseudoscorpiones	P	—	—	—	+
ダニ目	Acari					
トゲダニ・ケダニ類	Gamasida and Prostigmata	P	0.1	0.2	3.0	9.3
ハダニ類	Tetranychidae (Spider mites)	H	—	—	2.2	—
ササラダニ類	Oribatida	D,F	70.8	78.7	77.2	55.0
ダニ目不明	Acari unknown		0.2	+	1.1	+
クモ目	Araneae	P	0.4	—	0.8	0.1
甲殻綱	Crustacea					
ワラジムシ目	Isopoda	D	—	—	—	+
ヤスデ綱	Diplopoda	D	—	—	—	+
ムカデ綱	Chilopoda	P	—	—	—	0.1
コムカデ綱	Symphyla	D	+	—	—	0.3
昆虫綱	Insecta					
カマアシムシ目	Protura	F	—	—	—	0.9
トビムシ目	Collembola	D,F	8.7	4.2	8.4	33.2
コムシ目	Diplura	D	—	—	—	0.1
チャタテムシ目	Psocoptera	F	0.1	+	0.7	+
カメムシ目	Hemiptera	H,P	+	+	0.2	+
アザミウマ目	Thysanoptera	H	0.1	+	0.5	—
コウチュウ目成虫	Coleoptera (adult)	D,H,P,T	+	+	+	0.1
ハエ目成虫	Diptera (adult)	D,H,P,T	0.3	0.2	0.1	0.1
コウチュウ目・ハエ目幼虫	Coleoptera and Diptera (larvae)	D,H,P	18.4	16.3	5.5	0.4
ユスリカ科 (幼虫)	Chironomidae (larvae)	D	9.3*	8.9*	1.2*	—
ハチ目	Hymenoptera	H,P,T	0.1	+	0.3	0.2
不明	Unknown		0.8	0.3	0.1	0.3
合計 [%]	Total		100.0	100.0	100.0	100.0
全個体数	No. individuals		23156	8503	16917	23934

枯葉, 枯枝, 土壌: 1999 年 5 月～2000 年 6 月, 生葉: 2000 年 4 月～2001 年 4 月.

+は<0.1%を示す.

—は該当する分類群が得られなかったことを示す.

*は全個体数に対する個体数占有率を示す.

D = 腐食者, F = 菌食者, H = 植食者, P = 捕食者, T = 一時滞在者
(青木 1973; Moran and Southwood 1982; Stork and Blackburn 1993; Hiji 1989).

ていた (表 4-4)。以上のことから、樹冠層と土壌層いずれの層、いずれの基質においてもダニ目とトビムシ目が優占していたが、科構成は両層間で大きく異なっていることが明らかとなった。

(2) 主要分類群の個体数密度および個体数占有率の季節変化

枯枝の乾重と全小型節足動物個体数の間には有意な相関がみられなかったが ($r = 0.307$, $P = 0.058$), 枯枝の表面積と、全小型節足動物およびササラダニ類の個体数の間には正の相関が認められた (ササラダニ類, $r = 0.360$, $P = 0.024$; 全小型節足動物, $r = 0.356$, $P = 0.026$)。したがって、枯枝から得られた小型節足動物の個体数密度は、枯枝の単位表面積あたりの個体数 (cm^{-2}) として表すことが妥当であると判断された。

全小型節足動物の月平均個体数密度は、枯葉で $4.2 \sim 11.7 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$, 枯枝で $0.13 \sim 0.48 \text{ cm}^{-2}$, 生葉で $1.3 \sim 6.4 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$, 土壌で $24000 \sim 220000 \text{ m}^{-2}$ の範囲にあった (図 4-2)。枯葉と枯枝の個体数密度は、調査期間を通じてほぼ一定の値を推移した。小型節足動物の個体数密度の季節変化を変動係数 (C.V.: 各月の密度の調査期間を通じての平均値に対する標準偏差の比) で表したところ (表 4-5), 樹冠層の方が土壌層よりも小さい値を示した。とくに、枯葉におけるササラダニ類は 0.39 と最も低い値であった。

主要分類群の個体数占有率の季節変化では、ササラダニ類

が、枯葉, 枯枝, 生葉において、調査期間を通じて優占していた (図 4-3)。しかしながら、生葉では、ササラダニ類以外の分類群が春から夏にかけて増加し、その後冬にかけて減少するという傾向を示した。対照的に、土壌のトビムシ目は、調査期間を通じて、樹冠層の各基質よりも有意に高い個体数占有率を示した (Kruskal-Wallis test, $P < 0.001$)。

4-4. 考 察

4-4-1. 樹冠層の調査方法の比較

本調査では、樹冠層から刈り取りにより採取した枯枝葉から異なる二つの方法で節足動物を抽出した。その結果、両抽出方法ともにほぼ同様の動物群が採集されたが、全小型節足動物に対するそれらの個体数占有率や個体数密度は大きく異なっていた (表 4-1, 図 4-1)。洗浄法はササラダニ類とコウチュウ目・ハエ目幼虫の抽出に適しており、一方、ツルグレン法はトビムシ目の抽出に適していることが明らかとなった。

両方法による抽出効率に違いが生じた要因として、トビムシ目は移動性が高いのに対して、ササラダニ類やコウチュウ目・ハエ目幼虫は、基質に付着しているか、もしくは隙間や内部に潜入していることが考えられる。移動が活発なトビムシ目は、光や熱によって基質から節足動物を追い出すツルグレン法によ

表 4-3. 1999 年 5 月のサンプルから得られたダニ目の科構成の個体数占有率 [%]

ダニ目	Acari	樹冠層		土壌層
		枯葉 (n = 3)	枯枝 (n = 3)	土壌 (n = 3)
トゲダニ亜目	Gamasida			
ツブトゲダニ科	Ologamasidae	—	—	0.6
マルノコダニ科	Zerconidae	—	—	2.1
ユメダニ科	Epicriidae	—	—	0.2
ホコダニ科	Partholaspidae	0.1	—	2.3
ダルマダニ科	Pachylaelapidae	—	—	0.2
不明	Unknown	—	—	3.6
ケダニ亜目	Prostigmata			
ヒサシダニ科	Scutacaridae	—	—	0.2
コツメダニ科	Tarsocheylidae	—	—	0.2
ササラダニ亜目	Oribatida			
ヒワダニ科	Hypochthoniidae	—	—	14.1
ダルマヒワダニ科	Brachychthoniidae	—	—	4.2
イレコダニ科	Phthiracaridae	1.3	0.9	2.1
ツツハラダニ科	Lohmanniidae	—	—	0.2
トノサマダニ科	Perlohmanniidae	—	—	0.8
オニダニ科	Camisiidae	12.3	11.7	0.2
モンツキダニ科	Trhypochthoniidae	25.4	2.7	1.9
コナダニモドキ科	Malaconothridae	7.3	13.5	2.3
ウズタカダニ科	Liodidae	0.5	—	—
ジュズダニ科	Damaeidae	—	—	0.2
クモスケダニ科	Eremobelbidae	—	—	0.2
アミメマントダニ科	Heterobelbidae	—	—	0.2
クワガタダニ科	Tectocepheidae	—	—	2.5
ツブダニ科	Oppiidae	—	—	1.1
ヨスジダニ科	Quadroppiidae	—	—	34.0
マドダニ科	Suctobelbidae	—	—	10.1
オトヒメダニ科	Scheloribatidae	0.1	—	—
マブカダニ科	Oripodidae	9.3	17.1	0.2
コバネダニ科	Ceratozetidae	—	—	0.2
エンマダニ科	Phenopelopidae	3.9	4.5	—
フリソデダニ科	Galumnidae	23.0	21.6	—
科不明	Unknown	16.4	27.9	14.1
亜目不明	Others	0.3	—	2.1
合計 [%]	Total	100.0	100.0	100.0
全個体数	No. individuals	861	111	524

n はサンプル数を示す。

り高い効率で抽出されるが、ササラダニ類やコウチュウ目・ハエ目幼虫は、光や熱を照射しても、移動しないかさらに内部に潜り込んでしまう可能性がある。洗浄法では、このような動物も水で洗い流すことで採集できる。Karasawa and Hiji (2005) は、広葉樹の樹冠層の生枝葉に生息するササラダニ調査を例にあげ、洗浄法が効率的でバイアスの少ない方法であることを示した。

しかしながら、洗浄法には、本研究のように基質として枯死部を扱った場合、洗浄中にリター断片が大量に生じるため、ふるい上の残渣からの節足動物の抽出に時間がかかるという欠点がある。また、トビムシ目などでは、表面張力によって基質や残渣に付着し、抽出効率が落ちることがあった。本調査において、トビムシ目が洗浄法で少なかったのは、この理由によるものと考えられる。

以上の結果から、樹冠層の小型節足動物の調査には、対象とする動物群によって抽出方法を使い分けることが望ましく、ササラダニ類の調査では洗浄法、トビムシ目の調査ではツルグレン

法を用いるのが妥当であると考えられる。

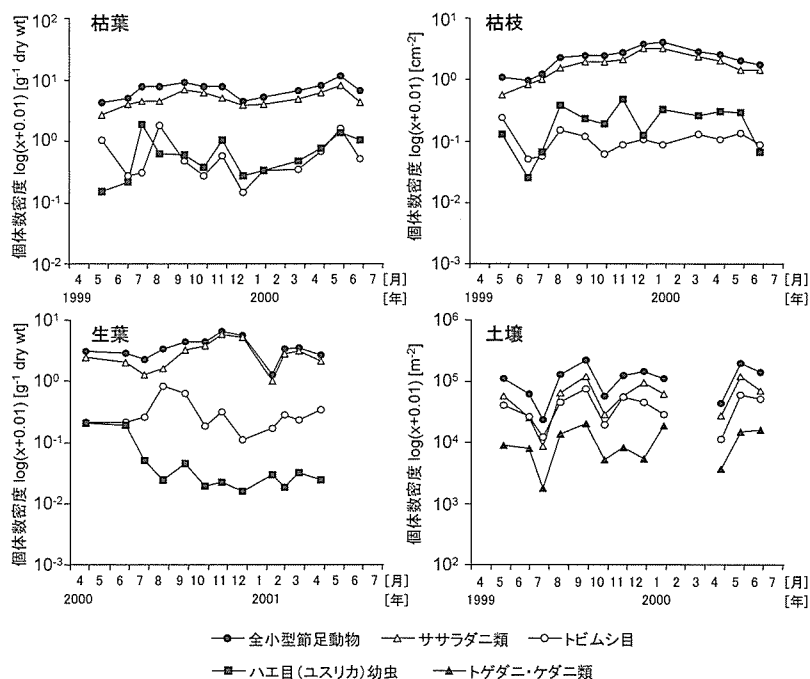
4-4-2. 各基質から得られた小型節足動物群集

スギ人工林の樹冠層において、腐食・菌食性節足動物として知られるササラダニ類、トビムシ目、ユスリカ幼虫が優占的なグループであったことは（表 4-1, 表 4-2）、樹冠層においてもリターの分解過程（粉碎）が生じていることを示唆している。とくに、樹冠層の各基質（枯葉、枯枝、生葉）においてユスリカ幼虫が多く採集されたことは、本調査結果の特徴である（表 4-2）。過去の燻煙法による樹冠層の節足動物調査では、ハエ目やコウチュウ目の成虫は多数採集されているが、幼虫はほとんど確認されていない（e.g. 菊沢・四手井 1967; Hiji 1989）。本調査では、ユスリカ幼虫はスギ枯葉の内部において頻繁に観察されていることから、これらは樹冠層では枯葉の内部か樹皮の割れ目に穿孔しているものと推察され、このため、過去の燻煙法による調査では得られなかったものと考えられる。今回の調査においても、ツルグレン法では土壌からユスリカ幼虫はほとんど

表 4-4. 1999 年 5 月のサンプルから得られたトビムシ目の科構成の
個体数占有率 [%]

		樹冠層		土壌層
		枯葉 (n = 3)	枯枝 (n = 3)	土壌 (n = 9)
トビムシ目	Collembola			
フシトビムシ亜目	Arthropleona			
ムラサキトビムシ科	Hypogastruridae	80.1	68.3	2.7
シロトビムシ科	Onychiuridae	0.3	—	2.3
ヤマトトビムシ科	Pseudachorutidae	9.8	26.8	1.2
イボトビムシ科	Neanuridae	—	—	0.3
ツチトビムシ科	Isotomidae	—	—	79.2
トゲトビムシ科	Tomoceridae	—	—	9.0
アヤトビムシ科	Entomobryidae	0.9	2.4	2.0
マルトビムシ亜目	Symphyleona			
ミジントビムシ科	Neelidae	—	—	0.7
マルトビムシ科	Sminthuridae	4.6	2.4	1.8
不明	Unknown	4.3	17.1	0.8
合計 [%]	Total	100.0	100.0	100.0
全個体数	No. individuals	327	48	734

n はサンプル数を示す。

図 4-2. スギ人工林の各基質における小型節足動物の個体数密度の季節変化
枯葉, 枯枝, 生葉は洗浄法, 土壌はツルグレン法により小型節足動物を抽出した。

抽出されなかったが、おそらく土壌層のリター内においても多数生息しているものと思われる。ユスリカ幼虫は、他に優占していたトビムシ目やササラダニ類に比べて体サイズが大きく、また樹冠層において一年中一定の密度で生息していた(図 4-2)。これらの結果は、ユスリカ幼虫の内部摂食によるリターの粉碎が、スギ人工林における分解過程において重要な役割を果たしている可能性を示唆している。

今回の樹冠層の調査では、枯葉だけでなく生葉においても、

多くの腐食・菌食性の小型節足動物が確認された(表 4-2)。葉面上に見出されるササラダニ類は、藻類、菌類、地衣類を摂食していると考えられている(Walter and O'Dowd 1995; Walter and Behan-Pelletier 1999)。本調査においても、生葉の洗浄後のふりい上の残渣中に多くの藻類や菌類が認められた。以上のことから、スギ樹冠層の腐食・菌食性の小型節足動物は生葉上にも生息しており、そこで葉面上の藻類や菌類を摂食しているものと推察される。

表 4-5. 調査期間における小型節足動物の主要分類群の個体数密度の変動係数 (C.V.)

		樹冠層			土壌層
		枯葉	枯枝	生葉	土壌
		(n=13)	(n=13)	(n=12)	(n=12)
ササラダニ類	Oribatida	0.39	0.56	0.71	0.85
トビムシ目	Collembola	0.91	0.60	1.06	0.72
ユスリカ幼虫	Chironomid larvae	0.78	0.62	2.03	-
トゲダニ・ケダニ類	Gamasida and Prostigmata	—	—	—	1.39
全小型節足動物	All microarthropods	0.34	0.51	0.60	0.73

枯葉, 枯枝, 土壌: 1999 年 5 月～2000 年 6 月, 生葉: 2000 年 4 月～2001 年 4 月.

変動係数 (C.V.) = 標準偏差 / 平均値.

n はサンプリングの回数を示す.

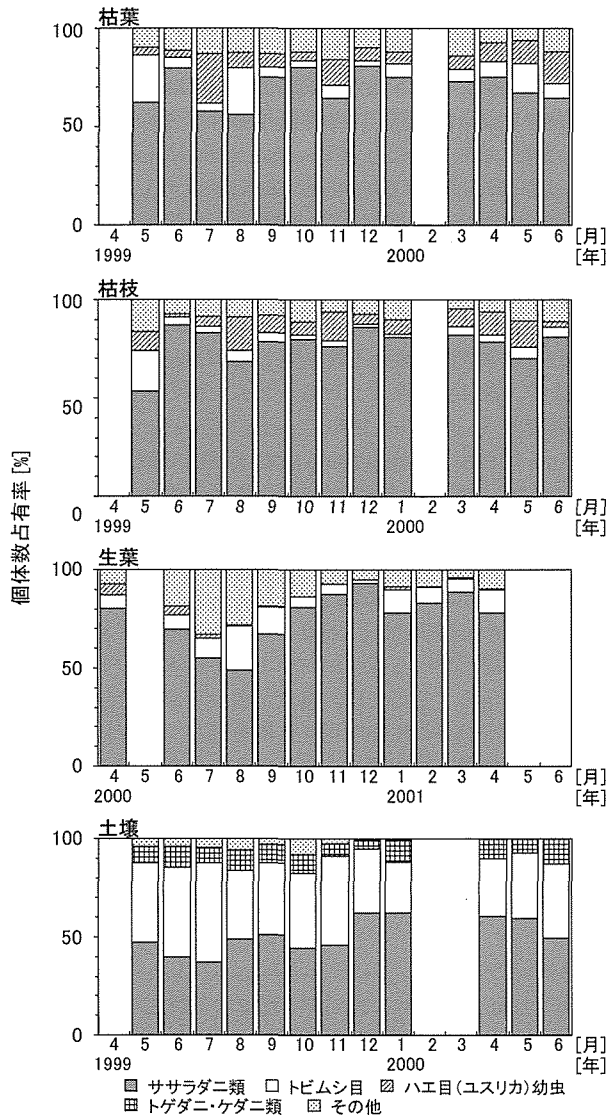


図 4-3. スギ人工林の各基質における小型節足動物の個体数占有率の季節変化

枯葉, 枯枝, 生葉は洗浄法, 土壌はツルグレン法により小型節足動物を抽出した.

また, ササラダニ類とトビムシ目の科構成は, 洗浄法による樹冠層の基質とツルグレン法による土壌の間で大きく異なっていた (表 4-3, 表 4-4)。本研究において樹冠層の枯枝葉から採集されたササラダニ類のうち, マブカダニ科については, 一澤ら (1999) もスギ樹冠層の枝葉において優占していたことを報告している。枯葉と枯枝間では, ササラダニ類の科構成は類似していたが, モンツキダニ科, マブカダニ科, コナダニモドキ科の個体数占有率は大きく異なっており, とくにマブカダニ科は, 枯枝上での占有率が高かった。枯葉は針葉が密集しており, 構造が複雑であるため隠れ場所 (refuge) が多いのに対して, 枯枝は比較的平滑で, 表面の薄い樹皮の部分しか利用することができない。マブカダニ科のような樹皮下に穿入する一群 (一澤 2001) だけが, 枯枝上でも生息することができるのかもしれない。

一方, トビムシ目は, 土壌層ではツチトビムシ科が優占していたのに対し, 樹冠層ではムラサキトビムシ科が優占していた (表 4-4)。樹冠層で得られたムラサキトビムシ科などのトビムシは, 全体的に有色でキチン質に富む体表を持つものが多く, これに対して, 土壌層から得られたツチトビムシ科などは, 白色もしくは半透明の色の薄い脆弱な形態のものが多かった。トビムシの生存には生息場所の水分条件が重要な要因となるため (Joosse 1970; Verhoef and Witteveen 1980; Vegter 1983), 土壌層と比べて水分条件が厳しいと考えられる樹冠層では, 体表構造を発達させている種類のみが生息することができるものと考えられる。

ササラダニ類のなかで, イレコダニ科 (Phthiracaridae) は, 低密度ではあるが, 樹冠層と土壌層の両層から採集された。イレコダニ科は, 日本の針葉樹林の土壌層では比較的個体数の多い動物群であり (中村ら 1970; 金子ら 1990b; Fukuyama and Ito 1992; Soma 1998), 他地域のスギ樹冠層からも記録されている (一澤ら 1999)。一般に, イレコダニ科は樹皮や針葉に穿孔してその内部を摂食するため (Webb 1977; 金子ら 1990a; 相馬 1990; Fukuyama and Ito 1992; Hågvar 1998), 抽出が困難であることから, これらの個体数密度は過小評価になりがちである。もし, イレコダニ科やユスリカ幼虫のような内部摂食性の節足動物が, 土壌層だけでなく樹冠層においても多数生息しているとすれば, 針葉内部での葉肉の摂食や糞の排出による枯死部の

粉碎が、森林の分解過程において、予想されるよりも重要なものになっている可能性がある。

本調査の結果、洗浄法による樹冠層での全小型節足動物の月平均個体数密度は、調査期間を通じて一定の傾向を示した(図4-2, 表4-5)。本研究の結果とは対照的に、過去の常緑針葉樹林における燻煙法による樹上性節足動物の調査では、腐食・菌食性の小型節足動物の個体数密度は土壌層のそれに比べて季節的に大きく変動しており(菊沢・四手井 1967; Hiji 1989)、それは、土壌層では温度や水分条件などの物理的な変動が緩和されるために、樹冠層と比較して安定的な生息環境が維持されているからであると推論している(Hiji 1989)。

本研究の枯葉と枯枝における小型節足動物の個体数密度の季節変動が、燻煙法による樹冠層全体の調査による変動よりも小さいことに関しては、二つの要因が考えられる。一つは、調査方法が利用資源の状態の変動を含むかどうかということである。樹冠層の森林面積あたりの基質の量は季節的に変動しないが(図3-2)、枝葉の伸長や枯死、リターフォールにより、秋季にはおもに枯死直後の枯枝葉が、夏季には一年近く風雨の影響を受けた枯枝葉が着生しており、樹冠層の全基質量に占める劣化の進んだ基質の割合は季節的に変化する。そのため、樹冠面積上のすべての基質に存在する節足動物を採集する燻煙法は、動物個体数の季節変化だけでなく、このような基質の状態の季節変化も含む。一方、樹冠層に付着する個々の枝葉内の基質の量(枯葉および枯枝量)は、風雨や降雪により落下しなければ、季節によってそれほど大きくは変化しない。また本調査では、目視により同質、同程度の量の枝葉を採取し、小型節足動物の個体数密度を、対象とする基質の乾重、もしくは表面積あたりの値として算出している。それゆえ、本研究の値は、基質の質や量の季節変化に影響されない。このように、本調査結果は、小型節足動物の利用資源の状態の季節変化を含まなかったために、それらを含む燻煙法よりも個体数密度の変動が小さかったのかもしれない。

もう一つの要因として、樹冠層に生息する小型節足動物が枯葉内部や樹皮の割れ目に生息していることが挙げられる。これまでも、多くの樹上性の小型節足動物が、樹皮の割れ目や地衣類、着生植物内から採集されてきた(e.g. Gjelstrup 1979; André 1983, 1984; Ito 1986; Nicolai 1986, 1989; Prinzing and Wirtz 1997; Walter and Behan-Pelletier 1999; Karasawa and Hiji 2006)。このような生息様式を持つ小型節足動物は、基質表面に生息する他の節足動物よりも環境変化の影響を受けることは少なく、また、燻煙法では採集されにくい(Walter and Behan-Pelletier 1999)。その結果、洗浄法による個体数密度の方が、燻煙法による個体数密度よりも変動が小さくなったとも考えられる。

第5章 スギ樹冠層と土壌層における樹上性トビムシ群集の時空間分布と生活史

5-1. 緒言

第5章と第6章では、スギ樹冠層の小型節足動物のなかで優占してみられたトビムシに着目する。第5章では、樹上に生息

するトビムシの時間的・空間的な分布様式を明らかにする。第6章では、樹上性トビムシの最優占種である *Xenylla brevispina* Kinoshita, 1916 (キノボリヒラタトビムシ) の個体群動態を明らかにし、樹冠層と土壌層の両層を利用するトビムシの生活様式とその適応的意義について議論していく。

食物および生息場所資源としてリターを利用しているトビムシは(Takeda 1987, 1995c)、森林の垂直構造の上部(樹冠層)から下部(土壌層)にいたるまであらゆる場所に生息している代表的な腐食・菌食者であり(Bowden *et al.* 1976; Hiji 1989; Nadkarni and Longino 1990; Paoletti *et al.* 1991; Rogers and Kitching 1998)、微生物の摂食を通じて、腐食食物網の機能面で大きな役割を果たしている(Seastedt 1984; Moore *et al.* 1988; Petersen 2002)。

トビムシには、生活史のなかで異なる生息場所を使い分けている種が存在することが知られている。たとえば、*Entomobrya nivalis* (Linnaeus, 1758) と *E. maginata* (Tullberg, 1871) は、夏季に樹幹や根元に存在し、冬季に林床へと移動する(Leinaas 1983)。また、Itoh (1991) と Hisamatsu and Matsunaga (1994) は、*Xenylla brevispina*, *Tomocerus cuspidatus*, *Entomobrya aino* (Matsumura *et al.* 1931) が、樹冠層と土壌層の間を季節的に移動していることを報告している。したがって、樹冠層のトビムシ群集は、土壌層からの移動・分散により供給される種と、樹上のみを利用する種によって成立し(Bowden *et al.* 1976)、その垂直分布は季節的に変化していることが推測される。

これまで、森林生態系におけるトビムシ種の垂直分布の調査は、土壌層内(e.g. Usher 1970; Takeda 1978; Hågvar 1983)、樹幹部(André 1983; Prinzing 1997, 2001)、樹幹部-土壌層(von Allemen and Zettel 1982; Itoh 1991; 一澤 2001)において多数おこなわれているが、森林のなかでも一定量のリターを有する樹冠層に着目して、地上部と地下部に存在するリターの垂直分布と関連させてトビムシの垂直分布を明らかにした研究はほとんどない(Rogers and Kitching 1998)。本調査地のような樹上にリターを多く保持している森林において、トビムシの垂直分布パターンを明らかにすることは、腐食・菌食者が、分解はもとより、食物連鎖や様々な生物間相互作用を通じて、森林生態系の中でどのような機能的位置を占めているのかを評価するうえで重要である。

そこで、本章では、樹上性トビムシ群集の垂直分布とその季節変化を明らかにし、スギ人工林の垂直構造に対応したトビムシ群集の存在様式と樹上への進出過程について議論した。

5-2. 材料と方法

調査は、2003年5月から2004年4月まで各月1回おこなった。土壌層からのリターの採取は、樹冠層調査の約一週間後におこなった。第4章の結果から、トビムシの抽出には、ツルグレン法が妥当であると判断したため、樹冠層調査では、刈り取り法によってリターを採取し、ツルグレン法によって節足動物を抽出した。プロット内で、毎回異なる4本のスギを選定した。樹幹に前出の一本はしごをかけて、ポリエチレン袋(幅400 mm; 深さ600 mm; 厚さ0.05 mm)を用いて、地上高1 m 間隔で枯葉

(以下、樹上リター)を採取した(3-2-1)。各調査日において、4本の調査木から合計30～39サンプルを回収した。

土壌層調査では、樹冠層調査に用いた4本の調査木以外のスギをプロット内で数本任意に選び、その樹幹から半径1m以内の円内に25×25cmの方形区を10ヶ所ランダムに設置した。その方形区から、表層3cmの深さまでのリター(以下、土壌リター)を採取した。なお、節足動物の抽出には、10サンプルのうち5サンプルを用いた。

樹上リターと土壌リターの湿重を測定した後、ツルグレン装置(20W, 7日間)によって節足動物を抽出し、60%エタノール中に保存した。その後、実体顕微鏡下(×45)で小型節足動物をピンセットやピペットを用いて採集し、分類群ごとにバイアル瓶に入れた80%エタノール中で液浸保存した。両層のリターから得られたトビムシをプレパラートに封入後、光学顕微鏡(×100, ×400)を用いて種まで同定した(4-2-1)。抽出された樹上性トビムシの体長(頭部から尾部, マルトビムシ科については胸部から尾部)を0.01mm間隔で計測し、0.05mmのサイズクラスごとに集計した。採取したリターは、動物抽出前に湿重を、抽出後に乾燥機(85℃, 48時間)で乾燥し、乾重を測定した。樹冠層と土壌層から採集した動物の個体数密度は、リター乾重1gあたりの個体数(g^{-1} dry wt)として表した。

本研究では、リターの含水率C(%)を、質重 W_w (g)と乾重 W_d (g)から次式により算出した。

$$C = \{(W_w - W_d) / W_d\} \times 100 [\%]$$

5-3. 結果

5-3-1. 樹冠層と土壌層のリターの含水率

調査期間を通じて、樹冠層と土壌層から採取したリターの含水率は、樹冠層の6月、土壌層の6月、11月を除いてほぼ一定の値を示した。また、すべての調査回において、樹上リターの含水率は、土壌リターよりも有意に低かった(Welch's t -test, $P < 0.01$; 図5-1)。

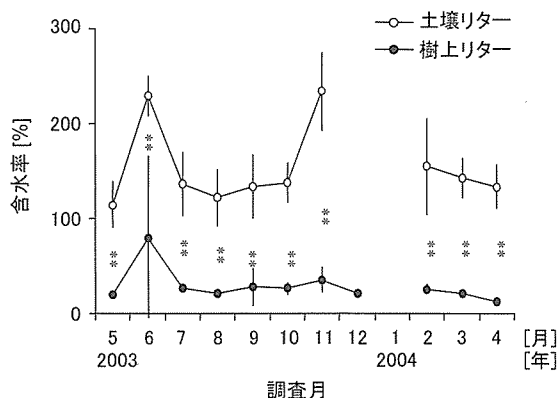


図5-1. スギ樹上リターと土壌リターの含水率の季節変化
バーは標準偏差を示す。アスタリスクは各調査回において樹上リターと土壌リターの値に有意差があることを示す(Welch's t -test, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, n.s.: $P > 0.05$)。

5-3-2. 樹冠層と土壌層のリターにおけるトビムシの種構成

調査期間を通じて、6種の樹上性トビムシが確認された(表5-1, 写真5)。樹上リターでは、*Xenylla brevispina* (82.8%), *Choreutinus inermis* (11.3%), *Entomobrya* sp. (5.3%)が優占しており、これら上位3種で、樹冠層の全トビムシ個体数の99.4%を占めていた。一方、土壌リターでは、*X. brevispina* (31.7%), *Folsomia octoculata* (20.0%)が優占しており、30以上の形態種(morphospecies)が確認された。樹冠層と土壌層では、最優占種は同じ*X. brevispina*であったが、トビムシ群集の種構成は両層間で大きく異なり、樹冠層の種構成は土壌層のものに比べて著しく単純であった。

5-3-3. 樹上性トビムシの個体数密度の季節変化

全小型節足動物、ササラダニ類、トビムシ目の個体数密度の季節変化は、いずれも夏に増加し、冬に減少する一山型のパターンを示した(図5-2, 図5-3, 図5-4)。トビムシ目全体の個体数密度は、樹冠層では0.98～17.25 g^{-1} dry wt, 土壌層では1.42～30.87 g^{-1} dry wtの範囲にあった。また、全体的に、一年を通じて土壌層の方が樹冠層よりも大きな値を維持していた(図5-4a)。トビムシ全体の垂直的な分布としては、土壌層のトビムシ密度が増加した約1ヶ月から2ヶ月後に樹冠層の密度が増加したが、樹冠層内では高さによって個体数密度にほとんど違いがみられなかった(図5-4b)。

優占してみられた6種の樹上性トビムシは、樹冠層と土壌層の両層から同程度の密度が記録されるグループと、大部分の個体が樹冠層でのみ得られるグループの、2つのグループに大別された(図5-5)。*X. brevispina*, *Tomocerus cuspidatus*, *Sphyrrothea multifasciata*の個体数密度は、樹冠層と同程度か、樹冠層よりも土壌層の方が大きかった(図5-5a-c)。*X. brevispina*の個体数密度は、土壌層では6月から8月の間に高く、樹冠層では7月から8月にかけて増加しており、10月を除くいずれの月も、すべての高さにおいてほぼ一定の値を示していた。対照的に*T. cuspidatus*は、樹冠層では6月から11月の間でのみ採集され、土壌層では、ほぼすべての月で採集された。*S. multifasciata*は、土壌層で4月から7月の間に高密度で存在しており、樹冠層では6月から8月にかけて、土壌層よりも低い密度で存在していた。

他の3種(*C. inermis*, *Entomobrya* sp., *Sminthurus serrulatus*)は、調査期間中、土壌層でみられなかったか、もしくは著しく低密度($< 0.3 \text{ g}^{-1}$ dry weight)であり、大半の個体が樹冠層に存在していた(図5-5d-f)。*C. inermis*と*Entomobrya* sp.は、一年を通して樹冠層に存在しており、*C. inermis*は樹冠層全体(おもに樹冠層の下部のリター)を利用し、*Entomobrya* sp.はおもに樹冠層の上部を利用していた。対照的に、*S. serrulatus*は4月と5月においてのみ樹冠層を利用していた。

5-3-4. 環境要因とトビムシ個体数密度との関係

樹冠層と土壌層における全トビムシ個体数密度は、ともに月平均気温と正の相関があった(Spearmanの順位相関係数; 樹冠層, $r=0.746$, $P < 0.01$; 土壌層, $r=0.891$, $P < 0.01$)。一方、

表 5-1. スギ人工林の樹上リターと土壌リターから得られたトビムシ種の個体数および個体数占有率[%]

	樹上リター		土壌リター	
	個体数 [No.]	個体数 占有率 [%]	個体数 [No.]	個体数 占有率 [%]
Hypogastruridae				
<i>Choreutinus inermis</i> (Tullberg, 1871)	6102	11.3	135	0.4
<i>Xenylla brevispina</i> Kinoshita, 1916	44683	82.8	10027	31.7
Isotomidae				
<i>Folsomia octoculata</i> Handschin, 1925	—	—	6324	20.0
Tomoceridae				
<i>Tomocerus cuspidatus</i> Börner, 1909	41	0.1	283	0.9
Entomobryidae				
<i>Entomobrya</i> sp.	2864	5.3	12	+
Sminthuridae				
<i>Sphyrotheca multifasciata</i> (Reuter, 1878)	178	0.3	1922	6.1
<i>Sminthurus serrulatus</i> Börner, 1909	22	+	—	—
不明	56	0.1	12965	40.9
全個体数	53946	100.0	31668	100.0

+は<0.1%を示す。

—は該当する分類群が得られなかったことを示す。

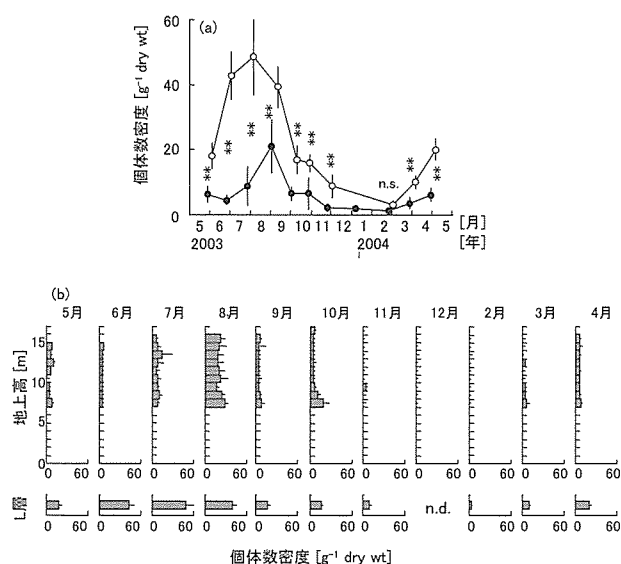


図 5-2. スギ人工林の (a) 樹上リター (●) と土壌リター (○) における全小型節足動物の個体数密度の季節変化と、(b) 個体数密度の垂直分布の季節変化

バーは標準偏差を示す。アスタリスクは各調査回において樹上リターと土壌リターの値に有意差があることを示す (Welch's *t*-test, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, n.s.: $P > 0.05$). n.d. はデータがないことを示す。



図 5-3. スギ人工林の (a) 樹上リター (●) と土壌リター (○) におけるササダグニ類の個体数密度の季節変化と、(b) 個体数密度の垂直分布の季節変化

バーは標準偏差を示す。アスタリスクは各調査回において樹上リターと土壌リターの値に有意差があることを示す (Welch's *t*-test, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, n.s.: $P > 0.05$). n.d. はデータがないことを示す。

樹上リター、土壌リターの含水率と全トビムシ個体数密度の間と、月降水量と全トビムシ個体数密度の間には、いずれも有意な相関関係はみられなかった (Spearman の順位相関係数; $P > 0.05$)。

5-3-5. 樹上性トビムシの体サイズ分布の季節変化

(1) 体サイズ分布の季節変化

本調査で得られた樹上性トビムシの体サイズ分布の季節変化

と成長曲線を、図5-6と図5-7に示す。樹冠層と土壌層の両層でみられた3種のうち、*X. brevispina* は、土壌層において5月から6月に大型の個体が存在し、6月から10月にかけては小型の個体が出現した。一方、樹冠層では5月から7月にかけて大型個体が存在し、7月には小型個体が出現した。8月から4月までの間は、いずれの層においても一定の体サイズ分布を示していた。*T. cuspidatus* は、土壌層では5月から6月にかけては前年の世代がみられ、7月に次世代の新規個体が出現した。そして、その後翌年までは、ほぼ一定の体サイズであった。これに対

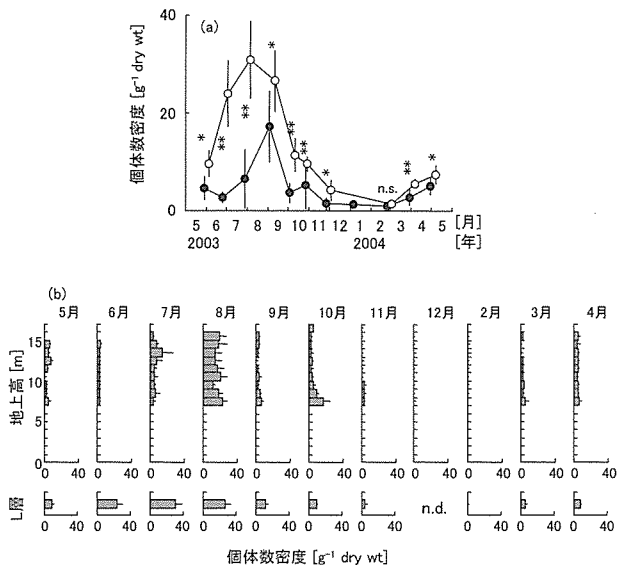


図 5-4. スギ人工林の (a) 樹上リター (●) と土壌リター (○) におけるトビムシ目の個体数密度の季節変化と、(b) 個体数密度の垂直分布の季節変化

バーは標準偏差を示す。アスタリスクは各調査回において樹上リターと土壌リターの値に有意差があることを示す (Welch's *t*-test, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, n.s.: $P > 0.05$). n.d. はデータがないことを示す。

し、樹冠層では、6月から11月にかけて分布の中央値は体サイズの大きい方へと移動した。*S. multifasciata* は、土壌層と樹冠層で3つの世代がみられた。5月から6月に第1世代が出現し、その後、6月から9月、7月から10月に、それぞれ別の世代が出現した。

一方、大部分の個体が樹冠層においてのみ得られた3種のうち、*C. inermis* は、土壌層において5月から6月に大型個体が存在し、7月に新規個体が加入したが、その後は一定の体サイズを示した。*Entomobrya* sp. は、樹冠層において5月から6月にかけて大型個体の出現ピークがみられ、6月に新規個体が加入した後、9月上旬まで体サイズが増加した。そして、9月上旬には再び次の世代が加入し、9月以降は一定の体サイズのまま推移した。したがって、*Entomobrya* sp. は、調査期間中、3世代出現していたものとみられる。*S. serrulatus* は、樹冠層においてのみ4月と5月に出現しており、2回ともほぼ同程度の体サイズであった。

(2) 高さ別体サイズ分布

多くの個体が得られた樹上性トビムシ3種について、リター採取高とそのリターから得られたトビムシの平均体サイズの関係をみたところ、*X. brevispina* は、7月と2月を除く各月において、土壌層から樹冠層上部にいくにつれて体サイズが大きい傾向を示していた (図 5-8; Kruskal-Wallis test; $P < 0.05$)。これに対し *Entomobrya* sp. は9月、10月、11月に採取高と体サイズとの間に有意な相関がみられたが (Kruskal-Wallis test; $P < 0.05$)、一定の傾向はなかった。*C. inermis* では、樹冠層上部ほど体サイ

ズが大きくなる月と、相関性がみられない月とがあった。

5-4. 考 察

5-4-1. 樹上性トビムシの時空間分布と生活史

森林内の微気候は垂直的に連続的变化を示しており (Parker 1995)、また、樹冠層と土壌層では大きく異なっている。たとえば、本研究においても、樹上リターの含水率は一年を通じて土壌リターの含水率よりも有意に低かった (図 5-1)。また、リターの分布パターンも、樹冠層と土壌層とは全く異なっている。一般に、土壌層のリターは、林床の表面全体に堆積し、薄く (本研究では約 3 cm) 連続的な層を形成しているのに対して、樹冠層のリターは樹木上にパッチ状に存在していて、かつ垂直的に大きな層 (本研究では約 10 m) の中で分布している (第 3 章)。このような、樹冠層におけるリターの分布パターンは、リターの物理的な特性を土壌層のそれとは異なるものにし (図 5-1)、トビムシやクモ類のような徘徊性の節足動物の分散や侵入・定着を制限し、その垂直・水平的な分布に大きな影響を及ぼしていることが考えられる。

本調査では、スギ樹冠層のリター (樹上リター) には *X. brevispina* が優占していた (表 5-1)。これは過去の日本における針葉樹林の樹冠層の節足動物調査の報告と一致している (内田・小島 1966; Yoshida and Hiji 2005a)。スギ樹上リターのトビムシ群集は、おもに土壌層にも生息する種によって構成されていた。このことは、トビムシにとって、樹冠層は土壌層と明瞭に分離した生息場所ではなく、土壌層の延長上の場所であるという Watanabe (1997) の見解を支持している。

森林の樹冠層と土壌層の小型節足動物群集が異なっているかどうかについては、近年多くの議論がなされている (Walter and Behan-pelletier 1999; Prinzing and Woas 2003)。Watanabe (1997) は、樹冠層と土壌層のトビムシ群集にはそれほど違いはみられないであろうと述べている。その理由として、腐食・菌食性であるトビムシは主としてリターを利用するため、植食性昆虫が示すような寄主植物 (樹木) に対する特異性はなく、土壌層と同様に樹冠層に存在する樹皮や枯枝葉などを餌やすみ場所としていることを挙げている。しかし、いくつかの亜熱帯林の例では、トビムシ群集は樹冠層と土壌層の間で異なっているという報告もある (Rogers and Kitching 1998; 須磨・唐沢 2005)。樹冠層・土壌層間の動物相の違いや樹冠層での種の豊富さには、樹冠層の構造の複雑性 (たとえば葉のモジュール構造、着生植物、コケ、地衣類の存在など) や森林構造 (純林か混交林か、樹高、林齢など) が関係していると考えられる。本調査地のような人工林では、一般に亜高木層や着生植物など、樹冠層の構造を多様化するものはほとんど存在しないため、節足動物の利用資源の種類は乏しく、多様な生物は定着しにくい。また、樹高も天然林と比較すると低いために、土壌層由来の小型節足動物は樹冠層へと移動しやすい。これらの結果、両層の動物相には明瞭な違いが生じにくいのではないかと推察される。しかしながら、樹冠層における温度や湿度のような物理的環境は、土壌生息性のトビムシにとっては、決して好ましいものではない (図 5-1)。そのため、土壌層から樹冠層への移動そのものは容易で

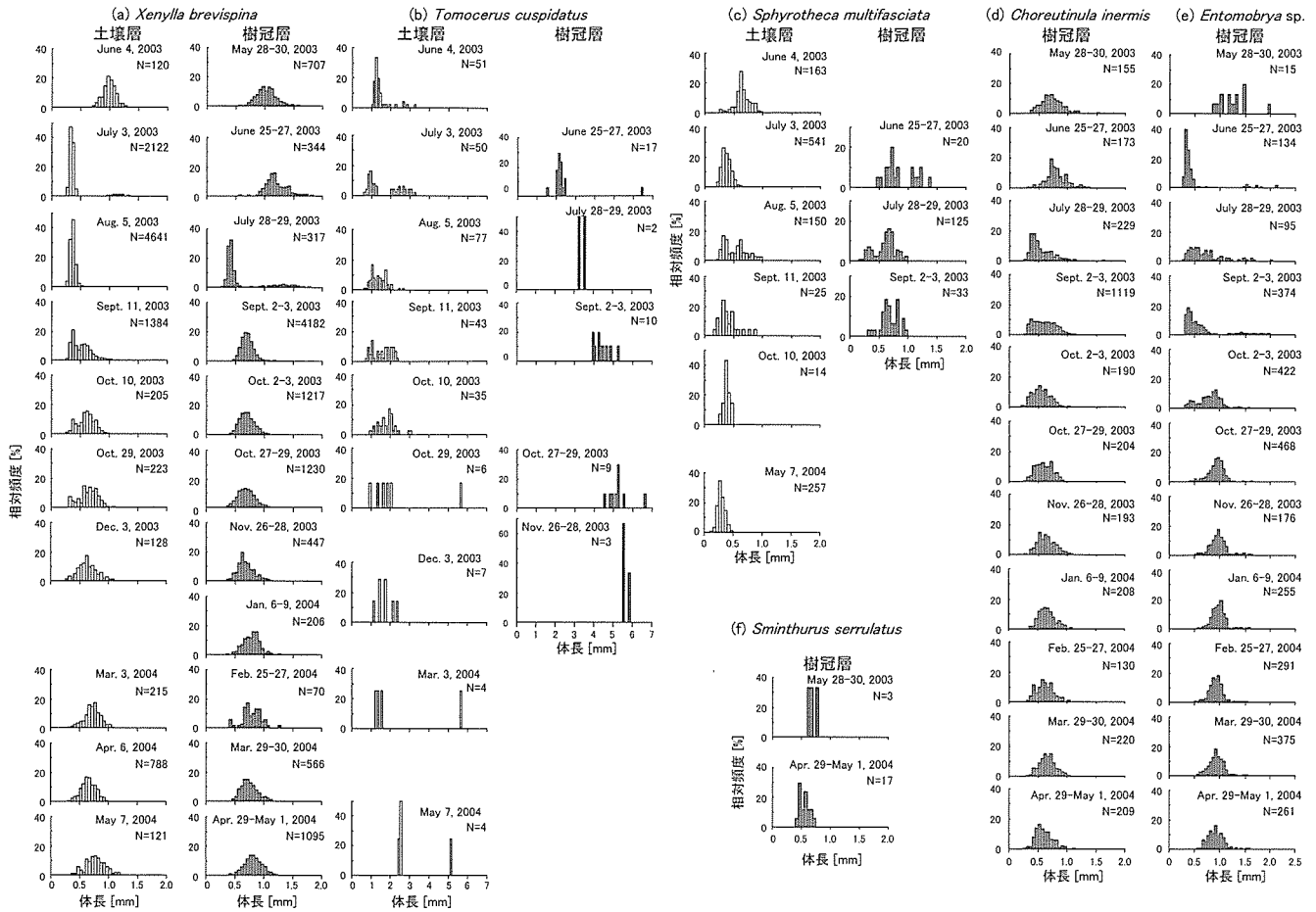


図5-6. スギ人工林における樹上性トビムシ優占6種の体サイズ分布の季節変化
Nは測定個体数を示す。日付はトビムシの採取日を示す。

卵、孵化しているものと推察された。

両層を利用するグループでは、3種ともに土壌層で小型個体が出現した後に、樹冠層でも出現していることから、土壌層で孵化し、その後、樹冠層へと移動していることが示唆された(図5-5a-c, 図5-6)。3種とも樹冠層の個体の方が土壌層の個体よりも大きく、とくに樹冠層の *T. cuspidatus* は、土壌層のものと比較して、時間経過とともに体サイズが著しく増加していた。これは、耐乾性の高い大型個体のみが樹冠層に移動することができるためか、もしくは樹冠層において成長を促進する何らかの要因(餌の質、量など)が存在するためかもしれない(後述)。

樹冠層のみを利用する3種(*C. inermis*, *Entomobrya* sp., *S. serrulatus*)は、真樹上性というグループ内でそれぞれ異なる時空間分布を示すだけでなく、異なる生活史戦略も持っていることが示された。*C. inermis* と *Entomobrya* sp. は1年を通じて存在しており、それぞれ年1化と年2化の生活史を持っていた。これら2種に対して、*S. serrulatus* は、春季のみ活動をおこなう年1化の生活史を示した(図5-5d,e, 図5-6)。*S. serrulatus* と同属の樹上性トビムシ *Sminthurus arborealis* は、夏季に土壌層において卵休眠し、冬季に樹冠層において活動していることが報告

されていることから(Itoh 1994)、*S. serrulatus* も同様に春季以外には卵休眠をおこなうことによって樹上環境に適応している可能性がある。

トビムシ3種の採取高別の体サイズ分布はそれぞれ異なるパターンを示していた(図5-8)。得られた *X. brevispina* の体サイズが、樹冠層上部ほど大きかったのは、本種が土壌層から樹冠層へと移動しており、前述のように、大型個体にしか環境条件(温度、乾燥)への耐性が備わっていないか、もしくは小型個体は移動能力がないために樹冠層上部まで到達できないためではないかと考えられる。対照的に、*Entomobrya* sp. は、採取高と体サイズ分布の間に一定の傾向はみられなかった。これは、本種が樹冠層においてのみ確認されていることから、樹冠層内の生息場所で産卵、孵化が起こることによって、様々な体サイズの個体が樹冠層内に存在するためであると考えられる。*C. inermis* が *X. brevispina* と *Entomobrya* sp. の中間的な傾向を示したのは、*C. inermis* がおもに樹幹部の樹皮下を利用し、樹幹上で樹冠層と土壌層の間を季節的に移動するため(R. Itoh, unpublished data)と推測される。このように、本林分の樹上性トビムシは、時空間分布が種特異的なだけでなく、それらの中には、

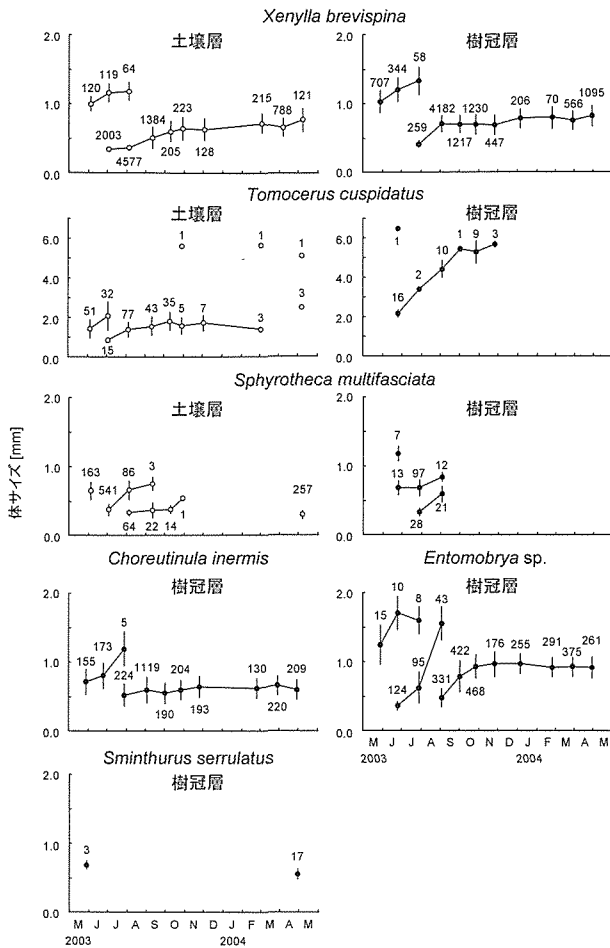


図 5-7. スギ人工林における樹上性トビムシ優占 6 種の成長曲線
バーは標準偏差を示す。図中の数値は測定個体数を示す。

森林の垂直構造に対応して、集団の齢構造が変化している種も存在していることが明らかとなった。

5-4-2. 樹上性トビムシの時空間分布を引き起こす要因

過去の研究から、トビムシの垂直分布や土壌層から樹冠層への移動は、気温や降水量によって大きく影響を受けていることが強く示唆されている。たとえば、Takeda (1978) は、アカマツ (*Pinus densiflora*) 林の土壌層におけるトビムシ群集が種によって異なる垂直分布を示し、土壌表面の乾燥が下層への垂直移動を引き起こしていることを報告した。また、降雨直後のように樹幹表面が湿潤状態になった時、トビムシは樹上へと分散する (Grinbergs 1960; Bowden *et al.* 1976; Bauer 1979)。本調査地では 8 月に降水量が多く (図 2-2)、樹冠層と樹幹では他の月よりも比較的湿度が高い状態になることが多い。トビムシの各月の個体数密度と月降水量、リターの含水率の間には有意な相関はみられなかったが、全トビムシ (図 5-4b) や土壌層から樹冠層へと移動している 2 種 (図 5-5a,b) が示すように、降雨は

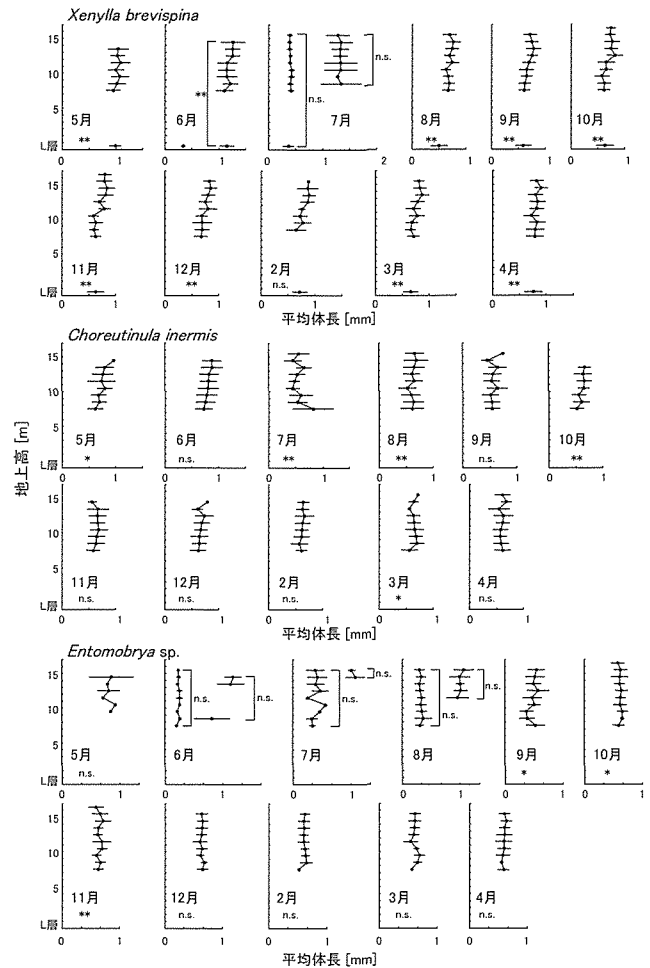


図 5-8. スギ人工林における樹上性トビムシ優占 3 種の採取高別体サイズ分布

バーは標準偏差を示す。アスタリスクは各調査回におけるリター間の体サイズの値に有意差があることを示す (Kruskal Wallis test, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, n.s.: $P > 0.05$)。

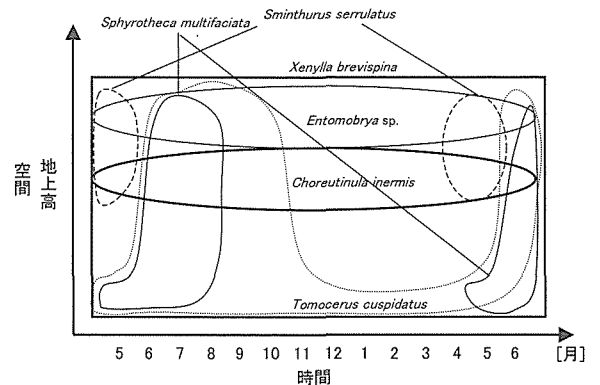


図 5-9. スギ人工林における樹上性トビムシ優占 6 種の時空間分布の模式図

何種かのトビムシで垂直移動を引き起こしていると思われる。樹冠層と土壌層の両層における全トビムシ個体数密度は、夏季のこの時期に著しく増加しており（図 5-4a）、このことは、多くの個体が雨の多い時期に樹上の生息場所へと移動していることを示唆している。一方、トビムシ個体数密度と気温の間には有意な正の相関が認められた。冬季の温度の低下は、土壌に生息するトビムシの下方への移動を引き起こすことが知られており（Tamura *et al.* 1969; Usher 1970; Hijii 1987）、温度の変動もまた、樹上性トビムシの垂直移動を引き起こしているものと考えられる。

さらに、餌の量・質とそれらの分布パターンもまた、トビムシの時空間分布に影響を及ぼしているものと考えられる。一澤（2001）は、常緑広葉樹であるスダジイ（*Castanopsis cuspidata*）の樹幹から採集された 3 種のトビムシの消化管内容物に、植物遺体、花粉、藻類、菌糸、胞子が含まれていたことを報告した。また、Kevan and Kevan（1970）は、トビムシが花粉を摂食していると述べている。針葉樹の樹冠層のリターにみられるトビムシもまた、そうした様々な餌を摂食している可能性がある。本研究では、リターの分解は森林の樹冠の上部よりも下部の方がより進行していることが観察されている（T. Yoshida, unpublished data）。資源（基質）の質の連続的な変化はまた、いずれかのトビムシ種の潜在的な餌資源となる菌類相や藻類相の違いを引き起こし（Tokumasu 1998a, b; Osono 2002）、それらのトビムシの垂直分布を決定する要因の一つとなっているかもしれない。

第 6 章 スギ樹冠層と土壌層における樹上性トビムシ *Xenylla brevispina* の時空間動態

6-1. 緒言

第 6 章では、第 5 章の結果から、樹冠層と土壌層の両層のリターにおいて最も優占的であった *Xenylla brevispina*（キノボリヒラタトビムシ）の生活史および個体数密度の季節変化を通じて、本種の樹冠層と土壌層の利用様式を明らかにする。

トビムシの中には、樹上と土壌の生息場所の間を移動する種がいることが知られている（Bowden *et al.* 1976; von Allmen and Zettel 1982; Leinaas 1983; Hisamatsu and Matsunaga 1994; 一澤 2001; Yoshida and Hijii 2005b）。トビムシの移動（migration）を引き起こす要因として、理想的な微気候（Usher 1970; Hijii 1987; Hopkin 1997）や良質な餌（Hassel *et al.* 1986; Prinzing and Woas 2003）の探索が挙げられる。しかしながら、樹上における環境条件は土壌のものとは大きく異なり、また樹冠内の位置によっても様々である。そうした樹上の環境条件は、土壌層の環境よりも、トビムシにとって繁殖に好適とはいえず（Nicolai 1986; Prinzing 1997）、たとえば樹上性のトビムシには、卵の乾燥を避けるために土壌層で産卵を行なう種も存在する（von Allmen and Zettel 1982; Hisamatsu and Matsunaga 1994）。

日本の針葉樹林の樹冠層で優占する *Xenylla brevispina*（内田・小島 1966; Yoshida and Hijii 2005b; 第 5 章）もまた、産卵を土壌層で行ない、成熟個体になると樹冠層と土壌層の間を移動し、樹冠層のみでは生活史を完結できないトビムシの一種である。

Itoh（1991）によれば、本種は土壌表層のリター中で 1 回の産卵時に平均 60 個の卵を産み、飼育実験下では、相対湿度条件が 70% を下回ると卵の孵化が起こらない。樹冠内での相対湿度は、日中では通常 70% を下回ることから、たとえ樹冠層で産卵したとしても、卵の生存率はきわめて低いものと考えられる。本種は、春季に土壌層において繁殖し、初夏に樹冠層へと移動し、夏季に樹冠層で過ごした後、冬季に土壌層へと下降して、越冬することが報告されている（Itoh 1991）。このように、*X. brevispina* は、繁殖のために土壌層を、成長のために樹冠層を利用することによって、森林内で大きな個体群を維持しているものと考えられ、樹冠層から土壌層までの森林の垂直構造を効果的に利用している種であるといえる。

したがって、両生息場所における *X. brevispina* の生活史や個体群の時空間動態を明らかにすることは、本来土壌生活者であるトビムシが、土壌層以外の場所へと生息場所を拡大してきたことの適応的意義や、トビムシを餌とする捕食者までも含めた樹上性節足動物群集全体の構造を明らかにするための手がかりを与える。そのためにはまず、トビムシ個体群の密度やそれらが利用する資源を、樹冠層と土壌層において同時に、かつ定量的に明らかにしていく必要がある。しかしながら、過去の *X. brevispina* に関する研究（Itoh 1991）では、樹冠層と土壌層におけるトビムシの個体群動態の定量化に同一の方法を用いていないために、両層間での本種の時空間的な関連性については検証されていない。

そこで本章では、樹冠層に多量のリターを保持するという特色を持つスギ人工林において、樹上および土壌のリターを利用資源とする、*X. brevispina* の生活史、および個体数密度とサイズ分布の季節変化を調査した。また、本種個体群の維持における樹冠層と土壌層間の移動の適応的意義について議論した（Yoshida and Hijii 2006）。

6-2. 材料と方法

本章では、2001 年 5 月から 2004 年 4 月にかけて月 1 回おこなった、ツルグレン法による樹上リター、土壌リターの節足動物調査（第 4 章、第 5 章）において採集された *Xenylla brevispina* を用いた。抽出された一部の *X. brevispina* 個体の体長（頭部から尾部）を 0.01 mm 間隔で計測し、0.05 mm サイズクラスごとに集計した。*X. brevispina* の個体数密度は、樹冠層、土壌層ともに、リター乾重 1 g あたりの個体数（ g^{-1} dry wt）として表した（第 5 章）。

6-3. 結果

6-3-1. 体サイズ分布の季節変化

2003 年 5 月から 2004 年 4 月のいずれの調査月においても、樹上リターから得られた *Xenylla brevispina* の体サイズは、土壌リターの個体の体サイズよりも有意に大きかった（*t*-test, $P < 0.01$ ）。体長は、樹冠層では 0.26 mm（最小）～1.81 mm（最大）、土壌層では 0.20 mm～1.58 mm の範囲にあった。樹冠層では、大型の個体は 5 月から 7 月の間に、一方、小型の個体は 7 月後半と 8 月だけに出現し、小型個体は、出現後 8 月から 4

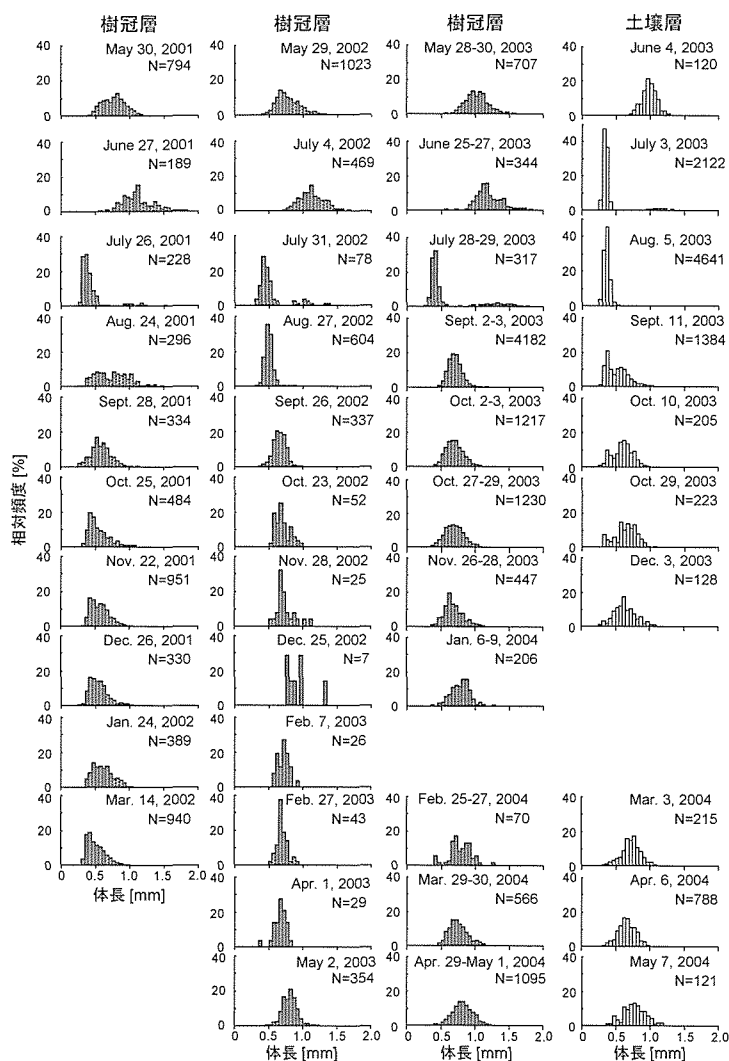


図 6-1. スギ樹冠層と土壌層における *X. brevispina* の体サイズ分布の季節変化
N は測定個体数を示す。日付はトビムシの採取日を示す。

月にかけては、ほぼ一定の体サイズ分布を示した (図 6-1)。他方、土壌層では、小型個体は 7 月から 10 月にかけて出現しており、サイズ分布の季節変化は、樹冠層の集団のそれと類似していたが、小型個体の出現期間は樹冠層よりも長かった。

体サイズ分布の結果から得られた *X. brevispina* の各世代の成長曲線を図 6-2 に示す。樹冠層の集団の結果は、本種が調査期間中に 4 世代出現していたことを示している。樹冠層では、小型個体は 6 月に出現し、翌年の 3 月まで比較的一定の体サイズを維持したが、その後急激に増加していた。他方、土壌層の集団の小型個体は 7 月に出現したが、7 月から翌年の 8 月まで、徐々に成長していった。樹冠層の集団の平均個体サイズは、6 月から 7 月、8 月にかけて減少した。

6-3-2. 個体数密度および個体数占有率の季節変化

Xenylla brevispina の月平均個体数密度は、樹冠層 (最小 0.06 ± 0.08 ~ 最大 $14.57 \pm 7.18 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$) と土壌層 ($0.44 \pm 0.25 \sim 18.99 \pm 6.86 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$) で、ほぼ同程度であった (図 6-3)。樹冠層の個体数密度は、2001 年から 2004 年を通じて (2003 年 8 月を除く) $10 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$ を超えなかった。2003 年 8 月の増加は、土壌層の個体数密度が増加した数週間後に認められた。土壌層の個体数密度は、2003 年 7 月から 8 月にかけて著しく増加し、ピーク時には $20 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$ に達した。樹冠層における、全トビムシ個体数に対する *X. brevispina* の個体数占有率は、一年を通じて樹冠層では 50% 以上であったのに対し、土壌層では 5 ~ 67% の範囲であった (図 6-4)。また、樹冠層での占有率は、2001 年以外は 7 月と冬季に低下する傾向があり、対照的に土壌層での占有率は、7 月と冬季に高い傾向がみられた。

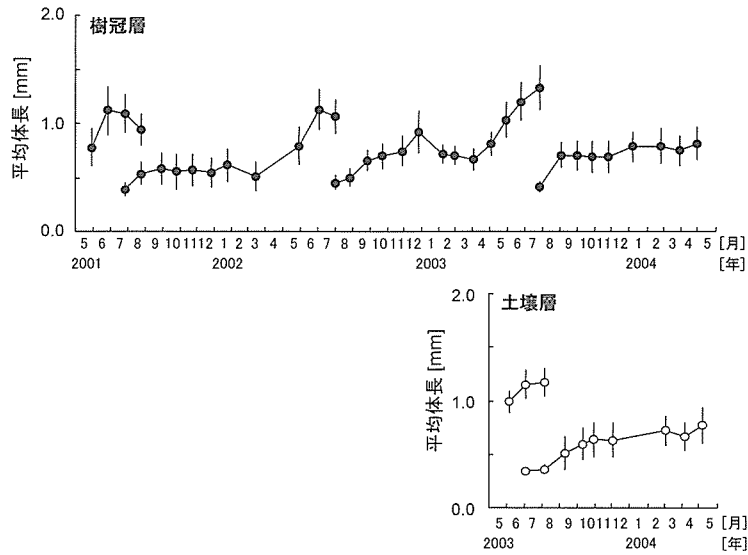


図 6-2. スギ樹冠層と土壌層における *X. brevispina* の成長曲線
バーは標準偏差を示す。

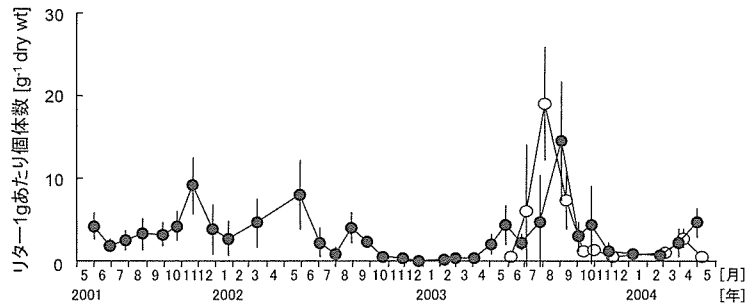


図 6-3. スギ樹冠層 (●) と土壌層 (○) における *X. brevispina* の個体数密度の季節変化
バーは標準偏差を示す。

6-4. 考 察

6-4-1. *X. brevispina* の生活史

本調査地では、*X. brevispina* は3年間、年1化の生活史を有していた (図 6-1, 図 6-2)。本種では、6月から10月にかけて産卵が行なわれ、越冬期には一定の体サイズを維持し、その後、翌年の3月から急激に成長し始める。6月以降は大型個体が死亡し、10月までには前年の同時出生群の個体 (cohort) はすべて死亡する。本スギ林における *X. brevispina* の生活史は、別の研究で調べられた温帯のアカマツ (*Pinus densiflora*) 林の樹冠層、土壌層における同種の生活史と類似しているが (Itoh 1991)、発生時期は過去の研究結果に比べて遅く、これは本調査林分の方が地温が低かったためと考えられる (第2章)。

個体数密度および占有率の季節的なパターン (図 6-3, 図 6-4) は、樹冠層と土壌層の集団が互いに関連していることを示唆している。本種の時空間動態は、土壌層における繁殖と生息場所間の季節的な垂直移動を含んでいる。夏には、樹冠層の個体数密度は土壌層の個体数密度よりも数週間遅れて増加していた。樹冠層における本種の個体数占有率は、おそらく樹冠層におけ

る前年の世代の死亡のために7月に減少し、その後、土壌層で出現した新世代が樹冠層に移動した結果 (図 6-1, 図 6-2)、8月に増加したことを示唆している。

一方、冬季においては、本種の樹冠層での個体数占有率の低下と土壌層での上昇が同時に生じていた (図 6-4)。これは、樹冠層の *X. brevispina* が土壌層へと移動し (Itoh 1991)、土壌層における *X. brevispina* 以外のトビムシ種が、低温回避のために土壌層下層へと移動したためか (Tamura *et al.* 1969; Usher 1970; Hiji 1987)、もしくは、土壌層の *X. brevispina* の幼若個体が樹冠層へと移動せず、土壌リター内に留まっていたため、のいずれかによるものと考えられる。

X. brevispina 個体群の体サイズ分布の季節変化のパターンは、樹冠層集団と土壌層集団の間で類似した傾向を示したが、樹冠層の集団の新規個体の加入 (recruitment) 期間は、土壌層のそれと比較して短かった (図 6-1)。この結果は、土壌層から樹冠層へと幼若個体が移動する際には、乾燥や物理的距離といった障害が存在することを示唆している。トビムシの中には雨の多い時期において樹上へと移動する種もみられるが (Grin-

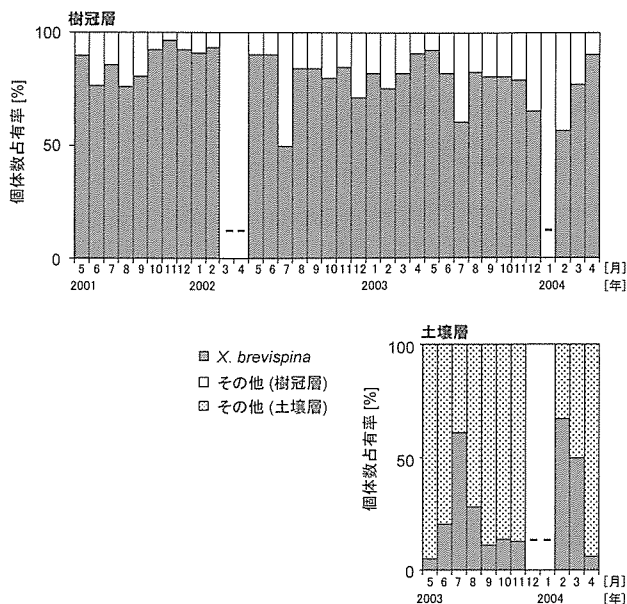


図 6-4. スギ樹冠層と土壌層における *X. brevispina* の個体数占有率の季節変化
2003 年 4 月以前の土壌層のデータはなし。—はデータがないことを示す。

bergs 1960; Bowden *et al.* 1976; Bauer 1979), 今回の結果が示唆しているように、乾燥する時期には、幼若個体は上方へ移動することができないか、もしくは乾燥耐性をもつ大型個体だけが、樹上の生息場所へと侵入・定着することができるのかもしれない。

6-4-2. *X. brevispina* が樹冠層と土壌層間を移動する適応的意義

樹冠層と土壌層における *X. brevispina* の個体数密度が同程度であったことは、両層のリターがいずれも、本種にとって不可欠な資源（餌、すみ場所、微環境条件など）を提供していることを示している（図 6-3）。トビムシの種の大部分は土壌層にのみ生息しているため、全トビムシでみた場合の個体数密度は樹冠層よりも土壌層において有意に高い（第 5 章）。*X. brevispina* が樹冠層に存在する樹上リターにおいて優占していたのは、本種が高い乾燥耐性を持ち、活発に移動することができるため（Itoh 1991）、他のトビムシ種が生息場所として利用できない資源を利用することができるためか、もしくは、樹冠層の厳しい微気候に適応できたためでないと考えられる。岩や地衣類、樹幹のような、厳しい環境条件にさらされた生息場所では、トビムシは生理的な適応を示したり、乾燥に対する戦略を持ったりすることが知られている（Leinaas and Sømme, 1984; Prinzing, 1997; Prinzing and Wirtz, 1997）。Leinaas and Fjellberg（1985）は、地衣類上に生息するトビムシは、2 種類の戦略を持つ種に分けられることを報告している。すなわち、厳しい環境条件に耐えるために生理的適応をする種（staying strategy）と、それに対して、生息場所内や場所間を移動することによっ

て厳しい環境条件を回避する種（migration strategy）である。これに従えば、本研究における *X. brevispina* は、後者の戦略を取っているものと考えられる。

本研究の結果は、*X. brevispina* が、森林の垂直（三次元）構造を効果的に利用している種であることを示している。本種の卵の孵化が土壌層で起こり、その後樹冠層へと分散していくことから、樹冠層と土壌層の集団はそれぞれ、sink-source の関係（Pulliam 1988）にあるとみなすことができる。全トビムシのリターあたりの個体数密度は土壌層よりも樹冠層で小さいことから（Yoshida and Hiji 2005b）、トビムシ種内・種間あるいは他の腐食・菌食性の小型節足動物との競争は、樹冠層よりも土壌層において強いと考えられる。したがって土壌層（source）において生じた個体が樹冠層（sink）へと分散することにより、土壌層におけるトビムシ種内・種間あるいは他の節足動物との競争を回避し、環境収容力（carrying capacity）を拡大させているといえる。

しかしながら、樹冠層は一般にトビムシ種にとって、とくに微気候的には好ましい環境とはいえない。そのため、もしトビムシが樹冠層で繁殖するならば、たとえ競争が土壌層よりも低いとしても、それらはこのような高い個体群レベルに達成することはできないと考えられる。したがって、*X. brevispina* は、土壌層と樹冠層の間の垂直的な移動によって、競争の回避と繁殖に適した場所を選択し、これが高い密度レベルの維持に大きく貢献した結果、森林全体において最も優占的な種となることができたものと推察される。

樹冠層における *X. brevispina* の存在はまた、樹冠層のトビムシが樹上性節足動物の群集構造にも影響を及ぼしていることを示唆している。本調査林分の樹冠層では、クモ類がトビムシを捕食する場面が高頻度に観察されている。トビムシは、クモのような捕食者の潜在的な餌資源であり（Wise 1993, 2004）、このような、土壌層から樹冠層へと移動するトビムシは、食物連鎖系の一部をなす腐食流入（detrital infusion）（Polis and Strong 1996）とみなすことができる。つまり、樹上の捕食者に対するエネルギー添加、すなわち腐食連鎖系からの生食連鎖系へのエネルギーの流入が生じている可能性がある（Winchester 1997; Halaj *et al.* 2000）。森林の食物網と分解過程におけるトビムシの機能的役割を明らかにするためには、地上部（樹冠層）と地下部（土壌層）をつなぐ経路（樹幹部）も含めた両層間の移動（流入）のより詳細な検討と、食物網構造の解明が必要である。

第 7 章 スギ樹冠層と土壌層における小型節足動物のリターへの定着過程

7-1. 緒言

第 3 章では小型節足動物の利用資源であるリターの存在様式を、第 4 章、第 5 章、第 6 章では小型節足動物群集、とくにトビムシ群集、個体群の時空間動態について検討してきた。第 7 章では、樹冠層と土壌層に存在するリターに対する小型節足動物の定着過程について検討する。

1970 年代以降、森林の土壌層において、リターの分解過程にともなう小型節足動物の群集構造の変化が、リターバッグ

(litter bag) 法と呼ばれる方法によって明らかにされてきた (e.g. Anderson 1975; Hågvar and Kjøndal 1981; Kaneko 1995; Takeda 1995a, b; Hasegawa and Takeda 1996)。リターバッグ法とは、一定量のリターを封入した網の袋を野外に設置し、その後、回収した袋内のリターの重量や養分量の変化、定着した動物の個体数を測定することによって、リターの分解速度やリターを利用する動物相の遷移を調査する方法である (Crossley and Hoglund 1962; Coleman *et al.* 2004)。Hasegawa (1997) は、リターの分解過程におけるトビムシ目とササラダニ類の定着時期にずれが生じていることを報告した。また、Hasegawa and Takeda (1995) は、餌資源の違いから、菌食性のトビムシは落葉直後からリターを利用し始め、腐食性のトビムシはそれに遅れて定着を始めることを明らかにした。Takeda (1995b) は、毎年、リターフォールにより、樹冠層から土壌層へと供給されるリターと、分解過程の進行したリターに対して、様々なトビムシ種が移入と移出を繰り返すことにより、全体的にトビムシ群集が動的に維持されていることを示した。

これまでの章で明らかにしたように、森林においてリターは土壌層だけでなく樹冠層においても多量に存在し、多数の小型節足動物がそれぞれのリターを利用していることから、土壌層と同様に、樹冠層のリターに対する定着過程を明らかにすることは、森林における節足動物群集の動態や有機物の分解過程、物質循環を明らかにする上で重要である。

すでに述べたように、樹冠層と土壌層のリターは、大きく異なる物理的環境条件の下で存在している (図 2-2)。また、樹冠層では、新規の枯枝葉が枝葉単位、もしくはシュート単位で樹冠層の様々な場所から発生するのに対して、土壌層では、おもに冬季のリターフォールによって土壌層最上部に堆積する。このような、両層間のリターの存在様式の違いは、小型節足動物の定着過程にも大きな違いをもたらすことが予想される。

そこで本章では、スギ人工林の樹冠層と土壌層においてリターバッグを設置し、時間の経過とともにリター内の小型節足動物群集がどのように変化していくのかを、樹冠層と土壌層で比較して検討した。

7-2. 材料と方法

2002 年 4 月 22 日に数本のスギを伐倒し、それらの樹体上から、目視によって、なるべく同質と思われる茶色もしくは黒色の枯葉を採集し、通風乾燥機 (40 °C, 48 時間) を用いて乾燥した。次に、枯葉の先端部を約 5 cm の長さに切り、枯葉の重量が 2.0 g dry wt になるように、寒冷紗で作成したリターバッグ (10 cm × 10 cm, 2 mm メッシュ) 内に詰めた (写真 7-1)。

2002 年 4 月 30 日に、スギの樹木上 (地上高約 7 m の樹幹部) と地表 (樹木の周囲 1 m 以内) に 1 本あたり 5 個ずつ、隣接する約 50 本のスギ樹木上と土壌にそれぞれ 250 個ずつのリターバッグを設置した (写真 7-2)。樹木上に設置したリターバッグ (以下、樹上リターバッグ) は、ガンタッカーとナイロン製糸によって樹幹部に固定した。また、地表のリターバッグ (以下、土壌リターバッグ) も、バッグの移動を防ぎ、地表と密に接触させるために、鉄製の釘を用いて設置地点に固定した。設置

後、2002 年 8 月から 2004 年 6 月まで約 3 ヶ月おきに樹木上と地表から各 20 個回収した。2004 年 2 月の回収時には、林床が凍結していたため、土壌リターバッグの回収は行えなかった。

回収したリターバッグは、実験室において、バッグ表面に付着したリター、細根、鉍物質土壌などをピンセットで取り除き、ツルグレン装置 (20W, 7 日間) によって節足動物を抽出した。抽出した小型節足動物は、実体顕微鏡下 (× 45) でピンセットやピペットを用いて分類し、分類群ごとにバイアルビン中に入れた 60% エタノール中で液浸保存した。リターバッグ内のリターは乾燥機 (85 °C, 48 時間) で乾燥後、重量を測定した。リターバッグ内の動物の個体数密度は、リターバッグあたりの個体数 (litter bag⁻¹) として表した。

7-3. 結果

7-3-1. 樹冠層と土壌層におけるリターの重量減少過程

スギ樹冠層および土壌層に設置したリターバッグ内の枯葉の重量残存率を図 7-1 に示す。樹上リターバッグにおける残存率は、12 ヶ月後に 82.8%, 25 ヶ月後に 68.9% であったのに対し、土壌リターバッグでは、12 ヶ月後に 70.0%, 25 ヶ月後に 51.6% であった。両層における重量減少は、3 ヶ月後以降、有意な差が認められた (Welch's *t*-test, $P < 0.01$)。

各調査回におけるリターバッグ間の枯葉重量のばらつきの程度を変動係数 (C.V.: 各月のリター重量の平均値に対する標準偏差の比) で表したところ (図 7-2)、樹冠層と土壌層の両層のリターバッグの C.V. は、ともに 3 ヶ月後に大きい値を示したが、その後は異なる傾向を示した。すなわち、土壌リターバッグでは時間が経過するにつれてリター重量はバッグ間で大きく変動したが、樹上リターバッグでは、3 ヶ月後以降はほぼ一定の値を示した。

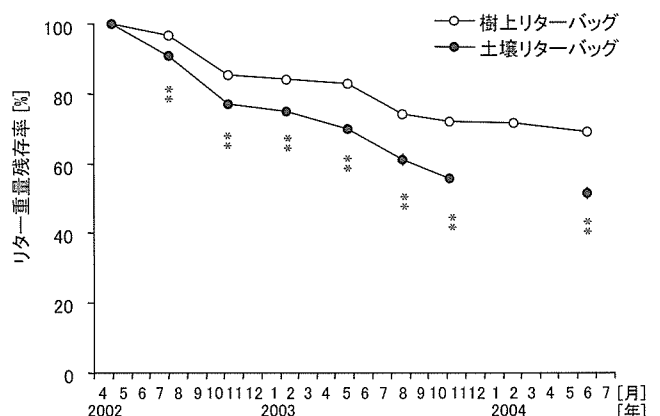


図 7-1. スギ樹冠層と土壌層に設置したリターバッグ内の枯葉の重量減少

バーは標準誤差を示す。アスタリスクは各調査回において樹冠層と土壌層の枯葉の値に有意差があることを示す (逆正弦変換後, Welch's *t*-test, *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, n.s.: $P > 0.05$)。

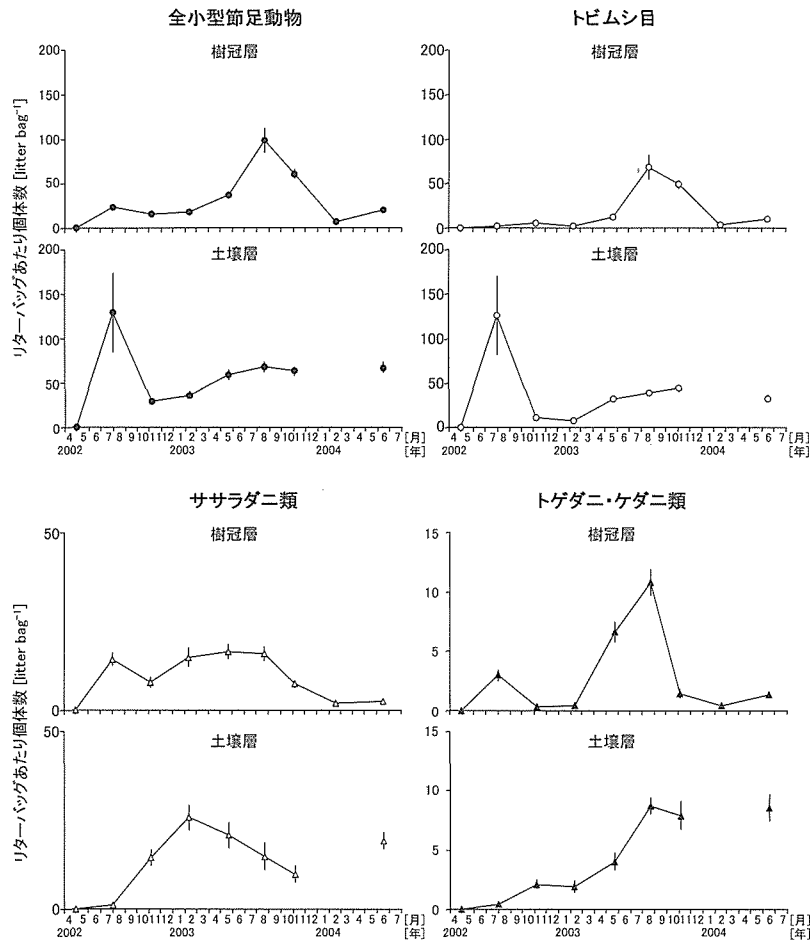


図 7-3. スギ樹冠層と土壌層に設置したリターバッグから得られた小型節足動物の個体数密度の経時変化
バーは標準誤差を示す。

設置開始から徐々に増加していった。

7-4. 考 察

7-4-1. 樹冠層と土壌層におけるリターの経時変化

スギ樹冠層と土壌層に設置したリターバッグ内の枯葉には、その後の重量減少に顕著な差がみられた (図 7-1)。枯死有機物からの溶脱は降雨により両層で生じているので、この差は微生物や節足動物などによる生物的作用の強度の違いであると考えられる。本調査では、土壌層における枯葉の重量残存率は、12 ヶ月後に 70.0%、25 ヶ月後に 51.6% であった。金子ら (1990a) は、24 年生スギ人工林において行なった同様の調査で、12 ヶ月後に 67.8% という、本調査結果とほぼ同様の値を示した。スギの枝葉は、土壌層に設置した 18 ヶ月後には、有機物組成が著しく異なる F 層に類似したものになっていることから (堤ら 1961)、樹冠層から土壌層へと移動したリターは、溶脱や土壌生物の分解作用により、時間が経過するにつれて質的に大きく変化していくものと考えられる。また、その上部へ新たなリターが堆積することにより、空間的にも、落下直後のリ

ターの状態は大きく異なったものになっていくことが推察される。スギの枝葉は枯死後も長期間樹幹に付着し続けることから (勝野ら 1984; 宮浦 1989)、スギ枯枝葉においては、時間経過にともなう質の変化と空間的な分布の変化は樹冠層では緩やかであるのに対し、土壌層では生物的作用による分解過程が進行していくため、質、量、空間構造の変化は大きい。このことは、時間経過に対するリターの変化が、両層間で大きく異なっていることを示している。

個々のリターバッグ間の枯葉の重量は、土壌層では時間とともにバッグ間の変動が大きくなる傾向を示したのに対して、樹冠層ではそれほど違いがなかった (図 7-2)。土壌層では、同様の傾向が他の森林においてもみられている (Anderson 1973; Takeda 1988)。リターの分解速度は乾燥条件において低下することが明らかとなっており (Salamanca *et al.* 2003)、樹冠層のリターは土壌層のものよりも乾燥していることから (図 5-2)、樹冠層ではリターの分解過程の進行が遅れていると考えられる。そのため、土壌層のリターが時間の経過とともに分解過程の進行によって不均一になっていくのに対して、樹冠層のリターは

分解の進行が遅いため、均一性を維持し続けているものと推察される。

一般的に、温度や湿度などの物理的な環境条件の日周的・季節的な変動は、土壌層よりも樹冠層において大きい（図 2-2）。しかしながら、本調査の結果は、樹冠層における小型節足動物の利用資源の質的・空間的な変化が、土壌層よりも比較的緩やかであり、各生息場所の質もほぼ均一であることを示唆している。したがって、もし小型節足動物が物理的環境条件に対して生理的、形質的に適応するか、それらを克服するような戦略（e.g. 内部穿孔など）を持つことができれば、他の生物が利用できない樹冠層の資源を利用できるという点で、その動物にとって有利に働くかもしれない（6-4-2）。

7-4-2 樹冠層と土壌層における小型節足動物群集の経時変化

今回のリターバッグ調査では、樹冠層において土壌層と同程度の割合のトゲダニ・ケダニ類が採集され、またクモ類も土壌層よりも多くの個体が採集された（表 7-1）。第 4 章の調査結果では、樹冠層の枯葉からは洗浄法、ツルグレン法ともに、トゲダニ・ケダニ類やクモ類はごくわずかししか採集されていない（表 4-1）。この要因として、本調査では樹冠層のリターバッグを樹幹部に固定したため、実際に野外で存在している枯葉よりも定着しやすかったことが考えられる。もしそうであれば、これらはいずれも捕食者であることから、樹幹部は枝先の枯葉よりも捕食圧が高く、樹上では捕食圧が生息場所によって大きく異なっている可能性がある。

今回の結果によれば、小型節足動物のリターへの定着過程は、樹冠層と土壌層で大きく異なっている（図 7-3）。アカマツ林の例では、土壌層へリターが供給されたとき、トビムシ目は供給直後からリターに定着し始め、一方、ササラダニ類やトゲダニ類はトビムシ目よりも遅れて定着することが報告されている（Hasegawa and Takeda 1996; Hasegawa 1997）。本調査においても、土壌層におけるこれらの分類群は同様の傾向を示していたが、樹冠層では、いずれの分類群ともに土壌層とは異なる変化を示していた。

トビムシ目は、樹冠層では、設置後 1 年目にはほとんど定着しなかったが、翌年の夏季に密度のピークを示した。樹冠層の環境条件では菌類の定着が抑制されているため（Anderson 1973）、樹冠層のリターには、最初の年にはまだ菌類が定着しておらず、菌食性のトビムシにとって利用資源として好適ではなかったために、定着がほとんどみられなかったものと推測される。しかし、2 年目以降には菌類が定着し始め、温度や水分条件も適した資源となったためにトビムシが利用し始めたものと考えられる。

一方、ササラダニ類は、樹冠層では 3 ヶ月後から定着し始め、個体数はほぼ一定の値を示した後、減少していった。樹冠層のササラダニ類は葉や樹皮の隙間に潜入して生息していることが多く（Walter and Behan-Pelletier 1999）、また、イレコダニ科のような内部食性のササラダニ類が、樹冠層からも採集されていることから（一澤ら 1999; 表 4-3）、7-4-1 で述べたように、質が比較的安定した資源に対して潜入や内部穿孔によって環境条件

の変動を緩和した結果、比較的安定した定着傾向を示したのではないかと推察される。

トゲダニ・ケダニ類は、樹冠層では夏季に密度のピークを持つ季節変化を示し、土壌層では時間経過とともに徐々に増加していく傾向を示した。樹冠層で採集されたトゲダニ・ケダニ類は、夏季に増加するハダニ類のような植食性の小型節足動物を捕食している可能性があることから、それらの動物群に伴う形で増減していることが考えられる。一方、土壌生息性のトゲダニ類は、比較的土壌層の下層に生息し、地中性のトビムシと類似した垂直分布を示すと言われている（青木 1973）。したがって、上部からのリターの堆積によりリターバッグが土壌層下部へと移動するにつれて、地中性のトビムシが定着し始め、同時にそれらを捕食するトゲダニ・ケダニ類も増加していったものと考えられる。

以上の結果から、スギ樹冠層（樹幹部）と土壌層では、小型節足動物群集は類似した分類群構成を示しているが、同一のリター（利用資源）が両層に供試されても、物理的環境の違いと時間経過にともなう利用資源の質的・空間的変化の違いから、小型節足動物群集の経時変化は、樹冠層と土壌層で大きく異なることが明らかとなった。

第 8 章 総合考察

8-1. 緒言

生態系レベルでの生物群集の構造や機能を明らかにするためには、地上部と地下部を結びつけたアプローチが不可欠である（Wardle 2002; Wardle *et al.* 2004）。しかしながら、森林生態系は他の陸上生態系と比べて、地上部（樹冠層）と地下部（土壌層）の発達が著しいため、各層内だけでも複雑な生物群集が形成されている。このため、過去の多くの研究は、森林の樹冠層と土壌層の生物群集を、それぞれ生食連鎖系、腐食連鎖系として単純化することによって、森林の生物群集の動態を解明するように努めてきた。しかしながら、森林の生物群集は、生息場所により単純化することはできない。とりわけ、腐食連鎖系におけるリターの分解や栄養構造に対して重要な役割を果たす腐食・菌食性の小型節足動物（microarthropods）は、土壌層だけでなく樹冠層にも多数生息する。森林における小型節足動物群集の機能を明らかにするためには、樹冠層と土壌層において、それらの資源動態に関連させた時間的・空間的構造の解明が不可欠である。

そこで本研究では、森林における小型節足動物群集の機能を明らかにするための基礎情報を得るために、スギ人工林の樹冠層と土壌層におけるリターおよび小型節足動物群集の時空間構造を明らかにした。本章では、両層における小型節足動物群集の空間分布構造とその経時変化を、リターの動態と関連させて考察する。さらに、森林の生態系機能において重要な役割を果たすと考えられる土壌層と樹冠層の生物群集間の相互作用の可能性について考察し、本研究の結果にもとづく、土壌層—樹冠層相互作用系の全体像を提示する。

8-2. スギ人工林におけるリターの動態と小型節足動物群集の時空間分布

小型節足動物の餌や住み場所となるリターの量は、生態系内における小型節足動物群集の生物量（個体数や現存量）を決定する。森林では、樹冠層において光合成により有機物が生産され、やがてそれらはリターとなってすみやかに土壌層へと落下し、いくつかの分解段階を経て、最後には無機化され、再び植物に吸収される (Swift *et al.* 1979)。しかしながら、リターが分解されずに系内に滞留すると、それらを餌や住み場所として利用する小型節足動物が多数存在することができるようになる。一般に、針葉樹のリターの分解速度は広葉樹のリターと比較して遅く、土壌層に堆積するリター量は多くなる (堤 1989)。さらに、本研究で対象としたスギ林のように、樹冠層においてリターが滞留し続けると、生態系内における小型節足動物の生物量は増大するだろう。結果として、このような森林では、小型節足動物群集の機能的役割は、他の森林や生態系と比べ相対的重要性を増すものと考えられる。

本研究では、スギの樹冠層には、単位森林面積あたりに換算すると、土壌層 (L 層) のリターの約 4.3 倍 (枯葉約 2.5 倍、枯枝約 1.8 倍) の量のリターが存在していた (第 3 章)。樹冠層の枯葉からツルグレン法で得られた小型節足動物の個体数密度の最大値 ($21.05 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$) は、土壌層における密度の最大値 ($48.47 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$) の約 1/2 であったが、腐食・菌食性のササラダニ類、トビムシ目、ユスリカ幼虫が優占していたことから (第 4 章)、樹冠層においても土壌層に類似した腐食物網が形成されていることが示唆された。

また、樹冠層では、リター量の季節的な変化はほとんどみられず、一年を通じてほぼ一定量のリターが存在していた (図 3-2)。すなわち、樹冠層における小型節足動物の餌や住み場所資源は、量的には安定しているといえる。一方、本林分における樹冠層の小型節足動物群集の個体数密度は、ツルグレン法による調査では、夏に増加し、冬に減少する一山型の季節変化を示した (図 5-3)。これは、燻煙法による小型節足動物群集の生物量の季節変化と同様の傾向である (菊沢・四手井 1967; Hiji 1989)。燻煙法では樹冠層に存在する資源量との変化との関連は明らかにされていないが、本研究により、樹冠層全体の小型節足動物の生物量の季節的な傾向は、樹冠層における動物群の利用資源 (リター) 量の季節的な傾向とは関連していないことが明らかとなった。

図 5-3 に示されたように、小型節足動物群集の個体数密度の季節変化は、樹冠層と土壌層間で類似した傾向を示していた。また、本研究では、それらの季節変化が、温度や降水量などの物理的環境条件の影響だけでなく、両層の群集間の移動の結果として生じていることが明らかとなった。とくに、個体数の多いトビムシ目では、優占 3 種が夏季に土壌層から樹冠層へと移動しており (図 5-6)、土壌層からの個体の供給が樹冠層の群集に大きな影響を及ぼしていた。

さらに、本スギ林では、小型節足動物群集は森林の樹冠層の上部から下部まで広い範囲に存在していた (図 5-3)。また、リターは樹冠層の下部 (地上高 10~12 m) に多く付着していたが、

小型節足動物の空間分布との直接的な関連性はみられなかった。もし、樹冠層の小型節足動物が土壌層から樹冠層へと移動しているとすれば、それらの個体数密度は樹冠層下部から上部に向かって減少していくことが予想される。しかし、本研究の結果からは、優占的な分類群やどの種のトビムシでもそのような傾向はみられなかった。しかしながら、土壌層から樹冠層への季節的な移動が明らかとなった樹上性トビムシ *Xenylla brevispina* では、個体数密度は樹冠層下部から上部までほぼ一定であったが (図 5-6)、平均体サイズは下部から上部にいくにしたがって増加していた (図 5-9)。このことは、少なくとも *X. brevispina* においては、物理的な距離は樹冠層における定着の制限要因になっておらず、むしろ物理的環境に対する抵抗性 (とくに乾燥耐性) の齢による違いが影響していることを示唆している。

一般に、温度や湿度などの物理的環境条件の変動は、樹冠層で大きく、土壌層で小さい (Parker 1995)。そのために、樹冠層の小型節足動物は、土壌層のそれと比較して個体数の季節変動が大きくなっていると考えられている (Hiji 1989)。しかしながら、本研究が示すように、リターの経時的な変化は、樹冠層に比べて土壌層で大きい。樹冠層のリターでは、分解過程は緩やかに進行していくため、時間の経過とともにその残存量はそれほど大きくは変化せず (図 7-1)、個々のリター間においても比較的長期間にわたって均一性を維持し続けている (図 7-2)。反対に土壌層では、主として土壌微生物の作用によって分解過程の進行が早いので、リターの量的、質的な変化も早く、また個々のリター間での違いも大きい。また、樹冠層では、着生したリターは落下するまで空間的な変化が生じないのに対して、土壌層では、徐々に上部へリターが堆積していくために、リターの空間構造は経時的に変化していく。したがって、樹冠層のリターは、土壌層のリターと比べて時間的・空間的な変化が小さいと考えられることから、物理的環境条件の変動は大きいものの、それらを利用する小型節足動物にとって安定的な生息場所 (資源) であるといえる。

このことは、小型節足動物にとって、物理的環境条件への適応が可能となれば、樹冠層はこれまでに考えられてきたよりも好適な生息場所となりうることを示している。リターバッグに対する小型節足動物の定着性の結果 (第 7 章) によれば、樹冠層の小型節足動物は、リターへの定着は土壌層のものより遅かったものの、多いときには土壌層と同程度の個体数密度を示しており (図 7-3)、なかでも、ササラダニ類は一定の密度を維持していた。樹冠層のササラダニ類は、基質の間隙や内部に穿孔することが知られており (Walter and Behan-Pelletier 1999)、本結果においても、樹皮下に潜り込むことが観察されているイレコダニ科やマブカダニ科のような種 (一澤 2001) が得られている。したがって、ササラダニ類やユスリカ幼虫のような小型節足動物群は、そのような行動様式をとることによって物理的環境条件の影響を緩和しているのであろう。

これに対して、樹冠層におけるトビムシ目やトゲダニ・ケダニ類の密度の変動は大きく、夏季にのみ増加する傾向を示した。本林分の樹冠層に優占するトビムシの多くは、土壌層から

移動してきていることから（第5章、第6章）、トビムシ目やトゲダニ・ケダニ類は好適な期間のみ土壌層から樹冠層へと移動し、そこに存在するリターを利用するものと考えられる。しかしながら、本林分には、樹冠層においてのみ得られるトビムシ種も存在する（第5章）。それらは、樹冠層のリターが不適な物理的環境条件に曝されているときには、そこで受けるストレスを少しでも緩和するために、樹冠層内の他の基質（樹幹部の樹皮、地衣類など）に回避する戦略を取っている可能性が考えられる（Prinzing 2001）。また、本研究では、リターバッグを地上高7mの位置に設置したが、リターは樹冠層上部（本林分では地上高約17m付近）まで付着している（図3-3）。樹冠層の上部と下部では微環境が異なっており（Parker 1995）、したがって樹冠層のリターは一様に不適な環境条件下にあるとはいえないため、小型節足動物はより好適な条件下のリターへと移動している可能性もある。今後、森林内での垂直的な微環境の違いも、考慮に入れていく必要があるだろう。

8-3. 小型節足動物が樹冠層に移動する適応的意義

土壌層に生息する多くの小型節足動物は、樹冠層のリターにまで到達することなくとも、樹上へと移動（climbing）することがよく知られている（Bowden *et al.* 1976; Itoh 1991; 一澤 2001）。一般に、小型節足動物が移動（migration）するおもな目的は、好適な微気候の生息場所や餌を探索するためであるといわれている（Hopkin 1997; Prinzing and Woas 2003）。たとえば、トビムシが樹上へと移動する近接要因としては、降雨がよく知られている（Grinbergs 1960; Bowden *et al.* 1976; Bauer 1979）。しかしながら、小型節足動物が樹冠層の生息場所を利用することの適応的意義、すなわち究極要因はまだよくわかっていない。これにはいくつかの仮説が考えられる。

第一に、樹冠層には土壌層にはない良質な餌が存在し、ある特定の小型節足動物に対する餌の「量」が土壌層よりも多いことが、樹冠層への移動を引き起こす要因となっていることが考えられる。トビムシの中には花粉を摂食する種も多くいることが知られており（Kevan and Kevan 1970）、また、樹冠層は土壌層よりも花粉が多い。Hassel *et al.* (1986) は、降雨後に土壌層上部のリターにおいて良質な餌となる微生物が増加し、これとともに、土壌層下部から上部へとある種のトビムシが移動することを報告している。同様に、樹冠層は土壌層よりも温度が高く、光条件も良いために、降雨後のような湿潤状態であれば、藻類や菌類の生育は良好となるだろう。一澤（2001）は、樹幹部から得られたトビムシ目とササラダニ類の消化管内容物を調査した結果、トビムシ目3種とササラダニ類1種が、樹幹上部において藻類を多く摂食していることを明らかにした。このように、樹冠層に存在する餌を利用することによって、小型節足動物の生存や繁殖に正の効果をもたらすとすれば、樹上へと移動することは適応的であると考えられる。

第二に、樹冠層への移動によって、腐食・菌食性の小型節足動物の種内競争、種間競争が回避されている可能性がある。小型節足動物にとって、樹冠層は土壌層よりも物理的な環境条件が厳しいため、そこに生息できる種は限定され、種内競争や種

間競争は土壌層よりも緩和されていることが予想される。実際に、樹冠層の小型節足動物のリターあたりの個体数密度は土壌層よりも小さい（図5-2）。また、出現するトビムシ種数も樹冠層では土壌層の約1/5倍である（Yoshida and Hiji 2005b）。したがって、種内・種間競争の影響が大きい土壌層から、相対的に競争の影響の小さい樹冠層へと移動することは、小型節足動物にとって適応的であると考えられる。

同様に、捕食性の動物による捕食の回避も、樹冠層へと移動する利点となるだろう。土壌層では、クモ類（Araneae）、トゲダニ・ケダニ類（Gamasida, Prostigmata）、コウチュウ目（Coleoptera）、アリ類（Formicidae）、ムカデ類（Chilopoda）のような様々な捕食者が小型節足動物を捕食する（Christiansen 1964; Wise 1993, 2004; Coleman *et al.* 2004）。本調査地のスギ人工林の土壌層においても、トゲダニ・ケダニ類が多く出現する（Yoshida and Hiji 2005a）。樹冠層でもクモ類やトゲダニ・ケダニ類のような捕食者が生息しているが（Hiji 1986; Halaj *et al.* 2000; Yoshida and Hiji 2005a）、樹冠層のリターは連続的に分布する土壌層のリターとは違ってパッチ状に分布しており、捕食者の移動・分散を制限していると考えられる。このため、樹冠層における捕食者に遭遇する確率、すなわち捕食圧は、土壌層と比較して相対的に低いものと推察される。

樹冠層の生息場所を利用することは、土壌層における捕食圧の軽減や、腐食・菌食性の小型節足動物の種内・種間競争、あるいは他の節足動物との競争の回避に有効な戦略であるといえる。本研究では、*Xenylla brevispina* が他種よりも高い個体数を維持している要因として、樹冠層へ移動することによって、競争を回避していることを示唆した（第6章）。Leinaas（1983）は、2種のトビムシが、夏季に樹幹部を利用し、冬季に雪上で分散することによって、捕食者が多い場所と時期を回避していることを報告している。同様に、Itoh（1994）もまた、樹上性トビムシの一種 *Sminthurus arborealis* が、冬季の樹上という、他の節足動物が時間的・空間的にほとんど利用しないニッチ（niche）において活動することにより、競争者や捕食者を回避していることを示唆している。

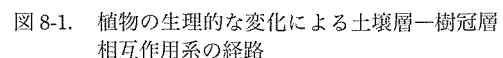
以上のように、小型節足動物が樹冠層の生息場所を利用する適応的意義を説明するには、いくつかの仮説が想定できるが、これらを検証するためには、資源や群集の構成種を操作する野外実験や、両層間での移動についての行動学的観察が必要である。

8-4. 樹冠層における小型節足動物群集の機能

森林に生息する小型節足動物群集のおもな機能として、有機物の分解過程に対する効果が知られている（Hanlon 1981; Wallwork 1983; Seastedt 1984; Moore *et al.* 1988; Petersen 2002）。Lavelle ら（1997）は、有機物の分解過程に影響を及ぼす土壌生物を、化学的な分解をおこなう菌類やバクテリアのような微生物（microflora）、微生物を摂食する原生生物（protozoans）やセンチュウ（nematodes）などの微生物食者（micropredators）、リターと微生物を混合して摂食する落葉変換者（littertransformers）、摂食や坑道の形成などによって土壌の物理的改変を行なう生態

さらに、上記で述べた小型節足動物群集の有機物分解以外の機能として、本研究では、それらの捕食者の餌資源としての重要性を示唆した(第6章)。樹冠層のリターの存在は、腐食連鎖系を生食連鎖系と物理的に近いところに形成させ、両連鎖系間の相互作用(捕食-被食関係)をもたらしているものと考えられる。すなわち、樹冠層の捕食者は、樹上のリターを利用する様々な小型節足動物を摂食する機会が増加する。さらに、トビムシなどの腐食・菌食者が土壌層から樹冠層へと季節的に移動(腐食流入: detrital infusion)していることは、捕食者の餌資源として、捕食性節足動物群集の形成や維持にきわめて重要であると考えられる。これについては次節で述べる。

しかしながら、森林では、植物体の現存量が大きく、植食者による食害率は植物の全葉量の数%にすぎない(古野 1972; 古野・山田 1974; 古野・斎藤 1981, 1982)。そのため、植食害による防御物質の生産(Bezemer and van Dam 2005)など、植物内の質的な変化は生じているかもしれないが、樹冠層や土壌層の生物群集によって生じた植物体内の量的な変化は、他方の生



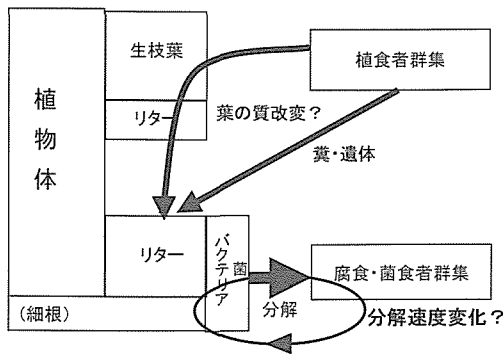


図 8-2. 資源の移動による土壌層—樹冠層相互作用系の経路

物群集へと伝わらないものと考えられる。

以上のような、植物の生理的な変化を介した土壌層—樹冠層相互作用系は、土壌層では、おもに FH 層やそれ以下の土壌層に生育している細根周囲の環境（根圏；rhizosphere）において発生している。本研究では、FH 層以下の生息環境を対象としなかったが、これらの経路を通じた土壌層—樹冠層の相互作用を明らかにするためには、今後、FH 層に形成されている根圏における生物群集に着目する必要がある。

(2) 資源・動物の移動を介した経路

第二の経路は、資源や動物が空間的に移動することによる樹冠層—土壌層のリンクである。地上部での一次生産物によって作り出された植物器官はやがて枯死し、リターフォールとして土壌層へと供給され、その分解の過程で土壌層に影響を及ぼす。さらに、地上部の植物の多様性が土壌層の生物群集に及ぼす影響について調査した報告もなされている (Wardle *et al.* 1997; Kaneko *et al.* 2005)。また、樹冠層において、植食者の加害によって質が変化した葉や植食者の糞や遺体が土壌層へと供給されることにより、土壌生物の個体数や密度に影響を及ぼし、分解過程へと波及していることも報告されている (Risley and Crossley 1993; Lovett and Ruesink 1995; Hunter 2001; Hunter *et al.* 2003; Reynolds *et al.* 2003; Fonte and Schowalter 2005; 図 8-2)。

節足動物の移動による土壌層—樹冠層のリンクの一つとしては、広食性捕食者 (generalist predators) による、地上部の植食者と地下部の腐食・菌食者の捕食が挙げられる (Scheu 2001; Scheu and Setälä 2002)。広食性捕食者による腐食連鎖系と生食連鎖系のリンクは、農地生態系において数多く研究されている

(Wise *et al.* 1999; Halaj and Wise 2002)。Halaj and Wise (2001) はその総説で、広食性捕食者のトップダウン効果 (top-down effects) による下位の栄養段階への影響 (trophic cascade) は、農耕地のような単純な系において頻繁に生じていると述べている。たとえば、水田において殺虫剤を使用した結果、地下部の腐食者の減少にとともに、それらを餌とする広食性捕食者の個体数が減少し、地上部の植食者が大発生したという報告がなされている (Itô *et al.* 1962; Settle *et al.* 1996)。一方、森林生態系においても、土壌層表層に生息する造網性クモ類が土壌層内か

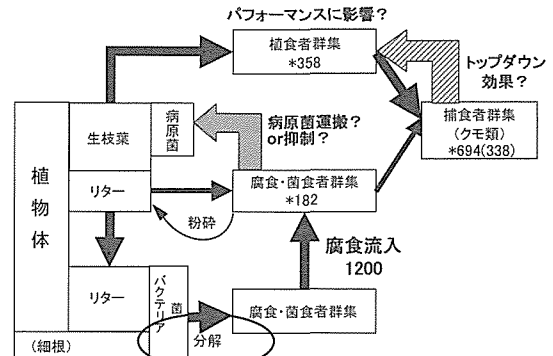


図 8-3. スギ林における腐食流入 (detrital infusion) がもたらす土壌層—樹冠層相互作用系

図中の数値は 1 ha あたりの現存量 (g dry wt ha⁻¹) を示す。アスタリスクの数値は Hiji (1989) をもとに算出した推定値を示す。

ら羽化する飛翔性の餌動物を摂食することによって、生食連鎖系と腐食連鎖系をつないでいることが報告されている (Miyashita *et al.* 2003; Shimazaki and Miyashita 2005)。広食性であるクモ類やザトウムシなどは、土壌表層と樹冠層間を頻繁に移動し、それぞれの生息場所に存在する餌動物を摂食することから、広食性捕食者は、樹冠層と土壌層に形成されている連鎖系をリンクさせている可能性が高い。

さらに、土壌層の動物の樹冠層への移動も、地上部—地下部のリンクを考える上で重要なものである。樹冠層の植食者の多くは幼虫期には土壌層において生息しているため (青木 1973)、土壌層から樹冠層へとエネルギーが移動しているといえる。Hiji (1989) は、スギ人工林における土壌層と樹冠層の小型節足動物群集の個体数密度をそれぞれ $510 \sim 1550 \times 10^6 \text{ ha}^{-1}$ 、 $2 \sim 35 \times 10^6 \text{ ha}^{-1}$ と推定し、土壌層は樹冠層よりも約 10^2 から 10^3 倍の個体数密度を維持していることを報告した。そのため、土壌層における全個体数のうちのごくわずかな割合の個体が樹冠層に移動してきたとしても、樹冠層の生物群集の生物量に対しては十分に大きい。本研究の結果から、土壌層から樹冠層へと移動していることが明らかとなった *X. brevispina* の樹上リター量あたりの最大個体数密度 (枯葉 $14.6 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$ 、枯枝約 $1 \text{ g}^{-1} \text{ dry wt}$) を樹冠層のリター量 (枯葉 $19.5 \text{ ton dry wt ha}^{-1}$ 、枯枝 $14.6 \text{ ton dry wt ha}^{-1}$) に乗じることにより、樹冠層における森林面積あたりの本種の個体数を算出すると、 $300 \times 10^6 \text{ ha}^{-1}$ という推定値が得られた。また、それらの現存量は、本種の属するムラサキトビムシ科の一種の体長—個体重の回帰式 (Tanaka 1970) より推定した平均個体重 ($4 \times 10^{-6} \text{ g}$) から、 $1200 \text{ g dry wt ha}^{-1}$ というきわめて大きな値を示した。それゆえ、これら腐食・菌食者の土壌層から樹冠層への季節的な移動 (腐食流入) は、樹冠層の生物間相互作用に様々な影響を及ぼすことが予想される (図 8-3)。

まず、こうした腐食流入による樹木の生育に対する影響が考えられる。腐食・菌食者は、樹木実生や農作物の病原菌を摂食により減少させ、病害を抑制したりすることが報告されている

(金子・隅本 1998; Shiraishi *et al.* 2003)。また逆に、腐食・菌食者が摂食によって、胞子を体内に保持したり、体表に付着することがあるとすれば、土壌層の病原菌の胞子を樹上の生息場所へと分散させ、感染率を高める可能性がある。いずれにせよ、腐食・菌食者は、病原菌を介して植物に対して影響を及ぼすことにより、地上部一地下部の生物群集を結び付けているのかもしれない。

また、腐食流入は、樹冠層の節足動物群集に大きな影響を及ぼしているだろう。スギの樹冠層ではクモ類に代表される捕食者の生物量が、他の森林と比べて多い (Hijii 1989; Hijii *et al.* 2001)。これは、クモ類の重要な餌であるトビムシが、土壌層から樹冠層へと供給されているためと考えられる。スギ林における樹冠層の動物群の現存量を Hijii (1989) による燻煙法による値をもとに推定すると、植食者、捕食者 (クモ類)、腐食者はそれぞれ、358 g dry wt ha⁻¹, 694 (338) g dry wt ha⁻¹, 182 g dry wt ha⁻¹ となる。上記で述べたように、本研究の結果から腐食流入量は 1200 g dry wt ha⁻¹ と推定されたことから、捕食者は、土壌層からの餌供給を受けた結果、樹冠層に恒常的に一定の大きさの個体群を維持することができているものと推察される。系外からエネルギー補償を受けた捕食者は、被食者に対するトップダウン効果を強めることから (Polis and Strong 1996; Polis 1999)、樹冠層の捕食者は腐食流入によって一定密度の個体群を維持し、それらのトップダウン効果が潜在的害虫となりうる植食者の個体数を制御し、その結果、植物の被害率を低く維持している可能性が考えられる。

植食者は、すでに述べたように、糞・死体の供給や植物体の質的な変化を通じて、土壌層の養分回転速度を変化させている。したがって、土壌層から樹冠層への腐食流入が、捕食者を通じて樹冠層の植食者に影響を及ぼしているとすれば、樹冠層の生食連鎖系と土壌層の腐食連鎖系の間の相互作用は、森林の物質循環速度を調節する重要な因子の一つとなっているといえよう。以上のように、森林生態系における複雑な空間構造は、生物に多様な生息環境を提供し、それぞれに特徴的な系を作り出すとともに、それらを結びつける様々な相互作用系を形成させている。森林の生態系機能に対する節足動物群集の役割を解明するためには、腐食・菌食性節足動物群集だけでなく、森林の三次元構造上に成立する様々な生物群集の時空間構造とそれらの資源動態を総合的にとらえることが不可欠である。

謝 辞

本研究は、名古屋大学大学院生命農学研究科森林保護学研究室の肘井直樹助教授のご指導のもとで行われた。本研究課題を与えていただき、研究の遂行から、論文の作成にあたるまで、温かく見守られ、丁寧かつ的確なご指導をいただいた。ここに心から感謝の意を表したい。

同研究室の梶村 恒博士には、本研究に関して貴重なご意見をいただいただけでなく、日頃より温かい励ましのお言葉をいただいた。ここに深く感謝したい。横浜国立大学大学院環境情報研究院土壌生態学研究室の金子信博教授、名古屋大学大学院生命農学研究科森林環境資源学研究室の竹中千里教授、土壌生物化学研究室の木村眞人教授からは、本論文の作成にあたり、それぞれ専門の立場から

数々の貴重なご意見、ご批評をいただいた。厚く御礼申し上げる。

昭和大学教養部生物学教室の伊藤良作教授、長谷川真紀子助教授からは、樹上性トビムシの同定や、それらに関する知見を快くご教示していただいた。神奈川県立生命の星地球博物館元館長の青木淳一博士、森林総合研究所本曾試験地の長谷川元洋博士からは、ササラダニ類やトビムシ類についての様々な知識や調査方法についてご助言をいただいた。厚く御礼申し上げる。また、演習林で野外調査を遂行するにあたり、今泉保次、山口法雄両技官には数々の便宜を図っていただいた。厚く御礼を申し上げる。

引用文献

- Anderson J.M. (1973) The breakdown and decomposition of sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) leaf litter in two deciduous woodland soils. *Oecologia* 12: 251-274.
- Anderson J.M. (1975) Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *J. Anim. Ecol.* 44: 475-495.
- 安藤 貴・蜂屋欣二・土井恭次・片岡寛純・加藤善忠・坂口勝美 (1968) スギ林の保育形式に関する研究. 林試研報 209: 1-76.
- André H.M. (1983) Notes on the ecology of corticolous epiphyte dwellers 2. Collembola. *Pedobiologia* 25: 271-278.
- André H.M. (1984) Notes on the ecology of corticolous epiphyte dwellers 3. Oribatida. *Acarologia* 25: 385-395.
- André H.M., Ducarme X. and Lebrun P. (2002) Soil biodiversity: myth, reality or conning? *Oikos* 96: 3-24.
- 青木淳一 (1973) 土壌動物学. 814pp. 北隆館, 東京.
- 青木淳一 (1999) 日本産土壌動物. 1076pp. 東海大学出版会, 東京.
- Baskin Y. (1997) The Work of Nature. How the Diversity of Life Sustains Us. Island Press, Washington D.C. (「生物多様性の意味. 自然は生命をどう支えているのか」 藤倉 良訳 (2001) 300pp. ダイアモンド社, 東京)
- Basset Y. (2001) Invertebrates in the canopy of tropical rain forests. How much do we really know? *Plant Ecol.* 153: 87-107.
- Basset Y., Aberlenc H.P. and Delvare G. (1992) Abundance and stratification of foliage arthropods in a lowland rain forest of Cameroon. *Ecol. Entomol.* 17: 310-318.
- Basset Y., Springate N.D., Aberlenc H.P. and Delvare G. (1997) A review of methods for sampling arthropods in tree canopies. In *Canopy Arthropods* (Stork N.E., Adis J. and Didham R.K. eds.). pp. 27-52. Chapman and Hall, London.
- Bauer T. (1979) Die Feuchtigkeit als steuernder Faktor für das Kletterverhalten von Collembolen. *Pedobiologia* 19: 165-175.
- Bezemer T.M., and van Dam N.M. (2005) Linking aboveground and belowground interactions via induced plant defenses. *Trends Ecol. Evol.* 20: 617-624.
- Bonkowski M., Geoghegan I.E., Birch A.N.E. and Griffiths B.S. (2001) Effects of soil decomposer invertebrates (protozoa and earthworms) on an above-ground phytophagous insect (cereal aphid), mediated through changes in the host plant. *Oikos* 95: 441-450.
- Bowden J., Haines I.H. and Mercer D. (1976) Climbing Collembola. *Pedobiologia* 16: 298-312.
- Bray J.R. (1964) Primary consumption in three forest canopies. *Ecology* 45: 165-167.
- Chen B. and Wise D.H. (1999) Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology* 80: 761-772.
- Christiansen K. (1964) Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Entomol.* 9: 147-148.
- Coleman D.C., Crossley D.A.Jr. and Hendrix P.F. (2004) Fundamentals of Soil Ecology. 386pp. Elsevier Academic Press, San Diego.
- Coxson D.S. and Nadkarni N.M. (1995) Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of forest ecosystems. In: *Forest canopies*

- (Lowman M.D. and Nadkarni N.M. eds.) . pp. 495-543. Academic Press, New York.
- Crossley D.A.Jr. and Hoglund M.P. (1962) A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. *Ecology* 43: 571-573.
- 江原昭三 (1980) 日本ダニ類図鑑. 562pp. 全国農村教育協会, 東京.
- Fonte S.J. and Schowalter T.D. (2005) The influence of a neotropical herbivore (*Lamponius portoricensis*) on nutrient cycling and soil processes. *Oecologia* 146: 423-431.
- Fukuyama K. and Ito M. (1992) Succession of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) community in soil and in needle litter after reforestation of *Cryptomeria japonica* in Japan. *J. Acarol. Soc. Jpn.* 1 (2) : 113-126.
- 古野東州 (1972) テーグマツ林の食葉性昆虫による被食量について. 京大演報 44: 20-37.
- 古野東州・齋藤秀樹 (1981) コナラ林におけるリターフォール量の季節変化および食葉性昆虫による被食量. 京大演報 53: 52-64.
- 古野東州・齋藤秀樹 (1982) 尾鷲および上北山にあるヒノキ林におけるリターフォールの季節変化および食葉性昆虫による被食量. 日林誌 64: 177-186.
- 古野東州・山田幸三 (1974) 和歌山演習林におけるモミ、ツガ林の生産力調査. 京大演報 46: 7-22.
- Gange A. (2000) Arbuscular mycorrhizal fungi, Collembola and plant growth. *Trends Ecol. Evol.* 15: 369-372.
- Gjelstrup P. (1979) Epiphytic cryptostigmatid mites on some beech- and birch-trees in Denmark. *Pedobiologia* 19: 1-8.
- Grinbergs A. (1960) On mass occurrence and migration of Collembola, with contributions to the ecology of Anurophorus laricis Nic. *Opuscula Entmol.* 25: 52-58.
- Hågvar S. (1983) Collembola in Norwegian coniferous forest soils II. Vertical distribution. *Pedobiologia* 25: 383-401.
- Hågvar S. (1998) Mites (Acari) developing inside decomposing spruce needles: Biology and effect on decomposition rate. *Pedobiologia* 42: 358-377.
- Hågvar S. and Kjendal B.R. (1981) Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. *Pedobiologia* 22: 385-408.
- 生原喜久雄・相場芳恵 (1982) スギ・ヒノキ壮齡林小流域における養分の循環とその収支. 日林誌 64: 8-14.
- Hairstion N.G.Jr. and Hairstion N.G.Sr. (1993) Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. *Am. Nat.* 142: 379-411.
- Halaj J., Ross D.W. and Moldenke A.R. (2000) Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90: 139-152.
- Halaj J. and Wise D.H. (2001) Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? *Am. Nat.* 157: 261-281.
- Halaj J. and Wise D.H. (2002) Impact of detrital subsidy on trophic cascades in a terrestrial grazing food web. *Ecology* 83: 3141-3151.
- Hanlon R.D.G. (1981) Influence of grazing by Collembola on the activity of senescent fungal colonies grown on media of different nutrient concentration. *Oikos* 36: 362-367.
- Hasegawa M. (1997) Changes in Collembola and Cryptostigmata communities during the decomposition of pine needles. *Pedobiologia* 41: 225-241.
- Hasegawa M. and Takeda H. (1995) Changes in feeding attributes of four collembolan populations during the decomposition process of pine needles. *Pedobiologia* 39: 155-169.
- Hasegawa M. and Takeda H. (1996) Carbon and nutrient dynamics in decomposing pine needle litter in relation to fungal and faunal abundances. *Pedobiologia* 40: 171-184.
- 橘詰隼人・中田銀佐久・新里孝和・染郷正孝・滝川貞夫・内村悦三 (1993) 図説実用樹木学. 214pp. 朝倉書店, 東京.
- Hassel M., Visser S. and Parkinson D. (1986) Vertical migration of *Onychiurus subtenis* (Collembola) in relation to rainfall and microbial activity. *Pedobiologia* 29: 175-182.
- Hijii N. (1986) Density, biomass, and guild structure of arboreal arthropods as related to their inhabited tree size in a *Cryptomeria japonica* plantation. *Ecol. Res.* 1: 97-118.
- 肘井直樹 (1987) 人工林における節足動物群集の群集構造および動態. 名古屋大学農学部博士論文. 232pp.
- Hijii, N. (1987) Seasonal changes in abundance and spatial distribution of the soil arthropods in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation, with special reference to Collembola and Acarina. *Ecol. Res.* 2: 159-173.
- Hijii, N. (1989) Arthropod communities in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation: abundance, biomass and some properties. *Ecol. Res.* 4: 243-260.
- Hijii N., Umeda Y. and Mizutani M. (2001) Estimating density and biomass of canopy arthropods in coniferous plantations: an approach based on a tree-dimensional parameter. *For. Ecol. Manage.* 144: 147-157.
- Hisamatsu M. and Matsunaga M. (1994) Life cycle of the collembolans *Tomocerus cuspidatus* Börner and *Entomobrya aino* Matsumura and Ishida. *Acta Zool. Fennica* 195: 69-70.
- Holland J.H. (1995) Effects of above-ground herbivory on soil microbial biomass in conventional and no-tillage agroecosystems. *Appl. Soil Ecol.* 2: 275-279.
- Holland J.H., Cheng W. and Crossley D.A.Jr. (1996) Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia* 107: 87-94.
- Hopkin S.P. (1997) Biology of the Springtails (Insecta: Collembola). 330pp. Oxford University Press, Oxford.
- Hunter M.D. (2001) Insect population dynamics meets ecosystem ecology: effects of herbivory on soil nutrient dynamics. *Agr. For. Entomol.* 3: 77-84.
- Hunter M.D., Linnen C.R. and Reynolds B.C. (2003) Effects of endemic densities of canopy herbivores on nutrient dynamics along a gradient in elevation in the southern Appalachians. *Pedobiologia* 47: 231-244.
- 市川貴大・高橋輝昌・浅野義人 (2003) 同一斜面に隣接するスギおよびヒノキ人工林における生態系内の養分動態の比較. 日林誌 85: 222-233.
- 一澤 圭 (2001) 樹上性トビムシ類・ササラダニ類の分類学的ならびに生態学的研究. 横浜国立大学大学院工学研究科博士論文. 121pp.
- 一澤 圭・金子信博・バレリー ベーハンペレティエール・青木淳一 (1999) スギ樹冠上のササラダニ相. 横浜国大研究紀要 25: 49-53.
- Ishii H., Tanabe S. and Hiura T. (2004) Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *For. Sci.* 50: 342-355.
- Ishii, H. and Wilson M. (2001) Crown structure of old-growth Douglas-fir in the western Cascade Range, Washington. *Can. J. For. Res.* 39: 1250-1261.
- 伊藤悦夫・稲川悟一・佐敷 修 (1964) 林内雨の養分循環に果す役割. 静岡大農研報 14: 189-202.
- Ito M. (1986) An ecological survey on arboreal oribatid mites (Acari: Oribatida) in a subalpine coniferous forest of Shiga-Kogen, central Japan. *Edaphologia* 35: 19-26.
- 伊藤修二郎・奥谷禎一・日浦 勇 (1977) 日本原色昆虫図鑑 (下). 385pp. 保育社, 大阪.
- Itô Y., Miyashita K. and Sekiguchi K. (1962) Studies on the predators of the rice crop insect pests, using the insecticidal check method. *Jpn. J. Ecol.* 12: 1-11.
- Itoh R. (1991) Growth and life cycle of an arboreal Collembola, *Xenylla brevispina* Kinoshita, with special reference to its seasonal migration between tree and forest floor. *Edaphologia* 45: 33-48.
- Itoh R. (1994) Life cycle of the collembolan *Sminthurus arborealis* Itoh,

- a species active in winter on trees. *Acta Zool. Fennica* 195: 87-88.
- Johnson D.L. and Wellington W.G. (1980a) Predation of *Apochthonius minimus* (Pseudoscorpionida: Chthoniidae) on *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae) I. Predation rate and size-selection. *Res. Popul. Ecol.* 22: 339-352.
- Johnson D.L. and Wellington W.G. (1980b) Predation of *Apochthonius minimus* (Pseudoscorpionida: Chthoniidae) on *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae) II. Effects of predation on prey populations. *Res. Popul. Ecol.* 22: 353-365.
- Joose E.N.G. (1970) The formation and biological significance of aggregations in the distribution of Collembola. *Neth. J. Zool.* 20: 299-314.
- Kaneko N. (1988) Feeding habits and cheliceral size of oribatid mites in cool temperate forest soils in Japan. *Rev. Écol. Biol. Sol.* 25: 353-363.
- 金子信博 (1988) ササラダニの生活史研究. *Edaphologia* 39: 1-9.
- Kaneko N. (1995) Community organization of oribatid mites in various forest soils. In *Structure and Function of Soil Communities* (Edwards C.A., Abe T. and Striganova B.R. eds.), pp.21-33. Kyoto University Press, Kyoto.
- 金子信博・片桐成夫・三宅 登 (1990a) ササラダニによるスギ落葉の分解過程. *日林誌* 72: 158-162.
- 金子信博・片桐成夫・三宅 登 (1990b) 島根大学三瓶演習林の土壤動物相 I. 多根スギ人工林のササラダニ相. 山陰地域研究(森林資源) 6: 15-20.
- 金子信博・片桐成夫・山下 博・北岡直樹・富永明良 (1997) 島根大学三瓶演習林におけるスギ人工林のリターフォール量の長期年変動. 島根大生物資源科学研報 2: 7-13.
- 金子信博・隈本宗聡 (1998) 2種のトビムシ *Folsomia candida* と *Sinella curviseta* の摂食によるアカマツ (*Pinus densiflora*) 実生の苗立枯病 (*Fusarium oxysporum*) の発病抑制. *Edaphologia* 60: 49-56.
- Kaneko N., Sugawara Y., Miyamoto T., Hasegawa M. and Hiura, T. (2005) Oribatid mite community structure and tree species diversity: a link? *Pedobiologia* 49: 521-528.
- 金子信博・山下 博 (1987) スギリターフォール量の測定. *日林関西支講* 38: 73-76.
- Karasawa S. and Hijii N. (2004a) Effects of microhabitat diversity and geographical isolation on oribatid mite (Acari: Oribatida) communities in mangrove forests. *Pedobiologia* 48: 245-255.
- Karasawa S. and Hijii N. (2004b) Morphological modifications among oribatid mites (Acari: Oribatida) in relation to habitat differentiation in mangrove forests. *Pedobiologia* 48: 383-394.
- Karasawa S. and Hijii N. (2005) Efficiency of sampling oribatid mites (Acari: Oribatida) from the canopies of broad-leaved trees in Japan: a comparison between the washing and direct methods. *J. Acarol. Soc. Jpn.* 14: 19-24.
- Karasawa S. and Hijii N. (2006) Effects of distribution and structural traits of bird's nest ferns (*Asplenium nidus*) on oribatid (Acari: Oribatida) communities in a subtropical Japanese forest. *J. Trop. Ecol.* 22: 1-11.
- 片桐成夫・金子信博・大島 靖 (1990) 手入れ不足のスギ人工林の物質循環. 島根大農研報 24: 21-27.
- 勝野真澄・萩原秋男・穂積和夫 (1984) スギ人工林のリターフォール. *日林論* 95: 363-364.
- Kevan P.G. and Kevan D.K.McE. (1970) Collembola as pollen feeders and flower visitors with observations from the high Arctic. *Quaestiones entomologicae* 6: 311-326.
- 菊沢喜八郎 (1999) 森林の生態. 198pp. 共立出版, 東京.
- 菊沢喜八郎・四手井綱英 (1967) 京都付近のアカマツ林における節足動物の現存量について. 京大演報 39: 1-8.
- Kitching R.L., Bergelson J.M., Lowman M.D., McIntyre S. and Carruthers G. (1993) The biodiversity of arthropods from Australian rainforest canopies: general introduction, methods, sites and ordinal results. *Aust. J. Ecol.* 18: 181-191.
- 小出良吉 (1941) 枝打に関する研究 (第4報) 枝の枯槁経過とその腐朽落下について. *日林誌* 23: 363-377.
- 栗本 豊 (1978) クロマツ樹冠層の節足動物相. *日林中支講* 26: 175-179.
- 栗本 豊 (1978) スギおよびヒノキ人工林の土壤中に生息するササラダニの群集構造の解析. 名古屋大学農学部修士論文. 101pp.
- 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. *Eur. J. Soil Biol.* 33: 159-193.
- Lawton J.H. (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* 28: 23-39.
- Lawrence K.L. and Wise D.H. (2000) Spider predation on forest-floor Collembola and evidence for indirect effects on decomposition. *Pedobiologia* 44: 33-39.
- Leinaas H.P. (1983) Winter strategy of surface dwelling Collembola. *Pedobiologia* 25: 235-240.
- Leinaas H.P. and Sømme L. (1984) Adaptations in *Xenylla maritima* and *Anurophorus laticis* (Collembola) to lichen habitats on alpine rocks. *Oikos* 43: 197-206.
- Leinaas H.P. and Fjellberg A. (1985) Habitat structure and life history strategies of two partly sympatric and closely related, lichen feeding collembolan species. *Oikos* 44: 448-458.
- Lovett G.M. and Ruesink A.E. (1995) Carbon and nitrogen mineralization from decomposing gypsy moth frass. *Oecologia* 104: 133-138.
- Luxton M. (1972) Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia* 12: 193-207.
- MacArthur R.H. (1972) Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Harper and Row, New York.
- MacFadyen A. (1961) Improved funnel-type extractors for soil arthropods. *J. Anim. Ecol.* 31: 171-184.
- McLean M.A., Kaneko N. and Parkinson D. (1996) Does selective grazing by mites and collembola affect litter fungal community structure? *Pedobiologia* 40: 97-105.
- Mikola J., Yeates G.W., Barker G.M., Wardle D.A. and Bonner K.I. (2001) Effects of defoliation intensity on soil food-web properties in an experimental grassland community. *Oikos* 92: 333-343.
- 三浦 寛 (2000) 表層土壌における雨滴侵食保護の視点からみた林床被覆の定義とこれに基づく林床被覆率の実態評価. *日林誌* 82: 132-140.
- 宮本知子・安藤 貴・谷本丈夫・竹内寛興 (1972) スギの葉の枯れる時期. *日林誌* 83: 260-262.
- Miyashita T., Takada M. and Shimazaki A. (2003) Experimental evidence that aboveground predators are sustained by underground detritivores. *Oikos* 103: 31-36.
- 宮浦真澄・萩原秋男・穂積和夫 (1995) 門司・佐伯の群落光合成理論にもとづくスギ人工林の総生産量の推定. 名大演報 14: 49-88.
- 宮浦富保 (1986) 単木被覆法によるスギ人工林のリター量の測定. *日林論* 97: 287-288.
- 宮浦富保 (1987) スギ人工林のリターフォール量. *日林論* 98: 293-294.
- 宮浦富保 (1989) 材木のリターフォールに関する研究. 名古屋大学農学部博士論文. 246pp.
- Miyaura T. and Hozumi K. (1989) Measurement of litterfall in a Sugi (*Cryptomeria japonica*) plantation by the cloth-trap method. *J. Jpn. For. Soc.* 71 (2): 69-73.
- Miyaura T. and Hozumi K. (1993) A growth model of a single Sugi (*Cryptomeria japonica*) tree based on the dry matter budget of its aboveground parts. *Tree Physiol.* 13: 263-274.
- Moore J.C., Walter D.E. and Hunt H.W. (1988) Arthropod regulation of micro- and mesobiota in below-ground detrital food webs. *Ann. Rev. Entomol.* 33: 419-439.

- Moran V.C. and Southwood T.R.E. (1982) The guild composition of arthropod communities in trees. *J. Anim. Ecol.* 51: 289-306.
- Nadkarni N.M. (1981) Canopy roots: convergent evolution in rainforest nutrient cycles. *Science* 214: 1023-1024.
- Nadkarni N.M. and Longino J.T. (1990) Invertebrates in canopy and ground organic matter in a neotropical montane forest, Costa Rica. *Biotropica* 22: 286-289.
- Nadkarni N.M. and Matelson T.J. (1991) Litter dynamics within the canopy of a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. *Ecology* 72: 2071-2082.
- 中村好男・藤川徳子・山内克典・田村弘忠 (1970) 北海道の天然林と人工林における土壌動物相. 日林誌 52: 80-88.
- Nakane K. (1995) Soil carbon cycling in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*) plantation. *For. Ecol. Manage.* 72: 185-197.
- Nicolai V. (1986) The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. *Oecologia* 69: 148-160.
- Nicolai V. (1989) Thermal properties and fauna on the bark of trees in two different African ecosystems. *Oecologia* 80: 421-430.
- Nijima K. (1973) Experimental studies on the life history, fecundity and growth of *Sinella curviseta* (Apterygota, Collembola). *Pedobiologia* 13: 186-204.
- 越智鬼志夫・片桐一正・小島圭三 (1968) マツ林における無せきつい動物の群集構造 I. 調査の方法と採集した動物. 林試研報 217: 1-48.
- Odum E.P. and Biever L.J. (1984) Resource quality, mutualism, and energy partitioning in food chains. *Am. Nat.* 124: 360-376.
- Osono T. (2002) Phyllosphere fungi on leaf litter of *Fagus crenata*: occurrence, colonization, and succession. *Can. J. Bot.* 80: 460-469.
- Paoletti M.G., Taylor R.A.J., Stinner B.R., Stinner D.H. and Benzing D.H. (1991) Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. *J. Trop. Ecol.* 7: 373-383.
- Parker G.G. (1995) Structure and microclimate of forest canopies. In *Forest Canopies* (Lowman M.D. and Nadkarni N.M. eds.). pp.73-106. Academic Press, New York.
- Petersen H. (2002) General aspects of collembolan ecology at the turn of the millennium. *Pedobiologia* 46: 246-260.
- Petersen H. and Luxton M. (1982) A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 288-388.
- Polis G.A. (1999) Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86: 3-15.
- Polis G.A. and Strong D.R. (1996) Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* 147: 813-846.
- Prinzing A. (1997) Spatial and temporal use of microhabitats as a key strategy for the colonization of tree bark by *Entomobrya nivalis* L. (Collembola: Entomobryidae). In *Canopy Arthropods* (Stork N.E., Adis J. and Didham R.K. eds.). pp.453-476. Chapman and Hall, London.
- Prinzing A.J. (2001) Use of shifting microclimatic mosaics by arthropods on exposed tree trunks. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94: 210-218.
- Prinzing A. and Wirtz H.-P. (1997) The epiphytic lichen, *Evernia prunastri* L., as a habitat for arthropods: shelter from desiccation, food-limitation and indirect mutualism. In *Canopy Arthropods* (Stork N.E., Adis J. and Didham R.K. eds.). pp.477-494. Chapman and Hall, London.
- Prinzing A. and Woas S. (2003) Habitat use and stratification of Collembola and oribatid mites. In *Arthropods of Tropical Forests* (Basset Y., Novotny V., Miller, S.E. and Kitching R.L. eds.). pp.271-281. Cambridge University Press, Cambridge.
- Progar R.A. and Schowalter T.D. (2002) Canopy arthropod assemblages along a precipitation and latitudinal gradient among Douglas-fir *Pseudotsuga menziesii* forests in the Pacific Northwest of the United States. *Ecography* 25: 129-138.
- Pulliam H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation. *Am. Nat.* 132: 652-661.
- Reynolds B.C., Crossley D.A.Jr. and Hunter M.D. (2003) Responses of soil invertebrates to forest canopy inputs along a productivity gradient. *Pedobiologia* 47: 127-139.
- Risley L.S. and Crossley D.A.Jr. (1993) Contribution of herbivore-caused greenfall to litterfall nitrogen flux in several southern Appalachian forested watersheds. *Am. Midl. Nat.* 129: 67-74.
- Rogers D.J. and Kitching R.L. (1998) Vertical stratification of rainforest collembolan (Collembola: Insecta) assemblages: description of ecological patterns and hypotheses concerning their generation. *Ecography* 21: 392-400.
- 斉藤秀樹 (1981) 森林におけるリターフォール研究資料. 京都府大演報 25: 78-89.
- 斉藤秀樹・四手井綱英 (1973) スギ幼齢林の一時生産力とその推定法の検討. 日林誌 55: 52-62.
- Salamanca E.F., Kaneko N. and Katagiri S. (2003) Rainfall manipulation effects on litter decomposition and the microbial biomass of the forest floor. *Appl. Soil Ecol.* 22: 271-281.
- 佐藤 俊・井上輝一郎・岩川雄幸・吉田桂子 (1977) 植物体から土壌への養分還元調査. 昭和 51 林試四国支年報: 41.
- Scheu S. (2001) Plants and generalist predators as mediators between the decomposer and the herbivore system. *Basic Appl. Ecol.* 2: 3-13.
- Scheu S. and Setälä H. (2002) Multitrophic interactions in decomposer foodwebs. In *Multitrophic Level Interactions* (Tscharnkte T. and Hawkins B.A. eds.). pp.223-264. Cambridge University Press, Cambridge.
- Scheu S., Theenhaus A. and Jones T.H. (1999) Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia* 119: 541-551.
- Schowalter T.D. (1994) Invertebrate community structure and herbivory in a tropical rain forest canopy in Puerto Rico following hurricane Hugo. *Biotropica* 26: 312-319.
- Schowalter T.D. (1995) Canopy arthropod communities in relation to forest age and alternative harvest practices in western Oregon. *For. Ecol. Manage.* 78: 115-125.
- Schowalter T.D. and Ganio L.M. (1998) Vertical and seasonal variation in canopy arthropod communities in old-growth conifer forest in southwestern Washington, USA. *Bull. Entomol. Res.* 88: 633-640.
- Seastedt T.R. (1984) The role of microarthropods in decomposition processes. *Ann. Rev. Entomol.* 29: 25-46.
- Setälä H. (2002) Sensitivity of ecosystem functioning to changes in trophic structure, functional group composition and species diversity in belowground food webs. *Ecol. Res.* 17: 207-215.
- Setälä H. and Huhta V. (1991) Soil fauna increase *Betula pendula* growth: laboratory experiments with coniferous forest floor. *Ecology* 72: 665-671.
- Settle W.H., Ariawan H., Astuti E.T., Cahyana W., Hakim A.L., Hindayana D., Lestari A.S. and Pajarningsih (1996) Managing tropical rice pests through conservation of generalist natural enemies and alternative prey. *Ecology* 77: 1975-1988.
- Shimazaki A. and Miyashita T. (2005) Variable dependence on detrital and grazing food webs by generalist predators: aerial insects and web spiders. *Ecography* 28: 485-494.
- Shiraishi H., Enami Y. and Okano S. (2003) *Folsomia hidakana* (Collembola) prevents damping-off disease in cabbage and Chinese cabbage by *Rhizoctonia solani*. *Pedobiologia* 47: 33-38.
- 相馬 潔 (1990) ハイマツ低木林におけるヤマトイレコダニ (*Phthiracarus japonicus* Aoki) の生活史. *Edaphologia* 43: 25-30.
- Soma K. (1998) Community structure of oribatid mites in soils of *Pinus pumila* scrubs on Mt. Norikura in the central mountainous region of Japan. *Edaphologia* 61: 23-39.
- Southwood T.R.E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies?

- J. Anim. Ecol.* 46: 337-365.
- Southwood T.R.E. and Henderson P.A. (2000) Ecological methods. 575pp. Blackwell, Oxford.
- Southwood T.R.E., Moran V.C. and Kennedy C.E.J. (1982) The richness, abundance and biomass of the arthropod communities on trees. *J. Anim. Ecol.* 51: 635-649.
- Stork N.E. (1991) The composition of the arthropod fauna of Bornean lowland rain forest trees. *J. Trop. Ecol.* 7: 161-180.
- Stork N.E. and Blackburn T.M. (1993) Abundance, body size and biomass of arthropods in tropical forest. *Oikos* 67: 483-489.
- Stork N.E. and Hammond P.M. (1997) Sampling arthropods from tree-crowns by fogging with knockdown insecticides: lessons from studies of oak tree beetles assemblages in Richmond Park (UK). In *Canopy Arthropods* (Stork N.E., Adis J. and Didham R.K. eds.). pp.3-26. Chapman and Hall, London.
- 須磨靖彦・唐沢重考 (2005) 沖縄県のトビムシ類について (3) 特に、オオタニワタリ周辺のトビムシ類. *Jezoensis* 31: 89-103.
- Swift M.J., Heal O.W. and Anderson J.M. (1979) Decomposition in Terrestrial Ecosystems. 372pp. Univ. California Press, Berkeley and Los Angeles.
- 只木良也 (1976) 森林の現存量とくにわが国の森林の葉量について一. 日林誌 58: 416-423.
- 只木良也・尾方信夫・長友安男 (1965) 九州スギ林の物質生産力. 林試研報 173: 45-66.
- Takeda H. (1978) Ecological studies of collembolan populations in a pine forest soil. II. Vertical distribution of Collembola. *Pedobiologia* 18: 22-30.
- Takeda H. (1979) On the extraction process and efficiency of MacFadyen's high gradient extractor. *Pedobiologia* 19: 106-112.
- 武田博清 (1982) トビムシの摂食様式, 食性についての研究. 咀嚼摂食群トビムシを中心に. *Edaphologia* 25-26: 69-80.
- Takeda, H. (1987) Dynamics and maintenance of collembolan community structure in a forest soil system. *Res. Popul. Ecol.* 29: 291-346.
- Takeda H. (1988) A 5 year study of pine needle litter decomposition in relation to mass loss and faunal abundances. *Pedobiologia* 32: 221-226.
- Takeda H. (1995a) A 5 year study of litter decomposition processes in a *Chamaecyparis obtusa* Endl. forest. *Ecol. Res.* 10: 95-104.
- Takeda H. (1995b) Changes in the collembolan community during the decomposition of needle litter in a coniferous forest. *Pedobiologia* 39: 304-317.
- Takeda H. (1995c) Templates for the organization of collembolan communities. In *Structure and Function of Soil Communities* (Edwards C.A., Abe T. and Striganova B.R. eds.). pp.5-20. Kyoto University Press, Kyoto.
- Tamura H., Nakamura Y., Yamauchi K. and Fujikawa T. (1969) An ecological survey of soil fauna in Hidaka-Monbetsu, Southern Hokkaido. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 17: 17-57.
- Tanaka M. (1970) Ecological studies on communities of soil Collembola in Mt. Sobu, southwest Japan. *Jpn. J. Ecol.* 20: 102-110.
- 丹下 健・鈴木 誠・根岸賢一郎・鈴木貞夫 (1987) スギ幼齢密度試験地における枯損枝葉量. 日林論 98: 405-406.
- 丹下 健・鈴木 誠・根岸賢一郎・鈴木貞夫 (1989) 植栽密度の異なるスギ幼齢林における枝葉の枯死量. 日生態会誌 39: 139-146.
- Tokumasu S. (1998a) Fungal successions on pine needles fallen at different seasons: the succession of interior colonizers. *Mycoscience* 39: 409-416.
- Tokumasu S. (1998b) Fungal successions on pine needles fallen at different seasons: the succession of surface colonizers. *Mycoscience* 39: 417-423.
- 堤 利夫 (1989) 森林生態学. 166pp. 朝倉書店, 東京.
- 堤 利夫・岡林 巖・四手井綱英 (1961) 材木落葉の分解について (II). 京大演報 33: 187-198.
- 内田 一・小島圭三 (1966) 薬剤空中散布によってえられたとび虫類について. *Kontyû* 34: 317-326.
- Usher, M.B., 1970. Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: Collembola. *Pedobiologia* 10: 224-236.
- Vegter J.J. (1983) Food and habitat specialization in coexisting springtails (Collembola, Entomobryidae). *Pedobiologia* 25: 253-262.
- Verhoef H.A. and Witteveen J. (1980) Water balance in Collembola and its relation to habitat selection; cuticular water loss and water uptake. *J. Insect Physiol.* 26: 201-208.
- Von Allmen H. and Zettel J. (1982) Populationsbiologische Untersuchungen zur Art *Entomobrya nivalis* (Collembola). *Revue Suisse Zool.* 89: 919-926.
- Wallwork J.A. (1983) Oribatids in forest ecosystems. *Annu. Rev. Entomol.* 28: 109-130.
- Walter D.E. and Behan-Pelletier V. (1999) Mites in forest canopies: filling the size distribution shortfall? *Ann. Rev. Entomol.* 44: 1-19.
- Walter D.E. and O'Dowd D.J. (1995) Life on the forest phylloplane: hairs, little houses, and myriad mites. In *Forest canopies* (Lowman M.D. and Nadkarni N.M. eds.). pp.325-351. Academic Press, New York.
- Wardle D.A. (2002) Communities and Ecosystems. Linking the Aboveground and Belowground Components. 392pp. Princeton University Press, Princeton.
- Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N., Setälä H., van der Putten W.H. and Wall D.H. (2004) Ecological linkages between above-ground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633.
- Wardle D.A., Bonner K.I. and Nicholson K.S. (1997) Biodiversity and plant litter: experimental evidence which does not support the view that enhanced species richness improves ecosystem function. *Oikos* 79: 247-258.
- Wardle D.A., Yeates G.W., Barker G.M., Bellingham P.J., Bonner K.I. and Williamson W.M. (2003) Island biology and ecosystem functioning in epiphytic soil communities. *Science* 301: 1717-1720.
- Watanabe H. (1997) Estimation of arboreal and terrestrial arthropod densities in the forest canopy as measured by insecticide smoking. In *Canopy Arthropods* (Stork N.E., Adis J. and Didham R.K. eds.). pp.401-414. Chapman and Hall, London.
- Webb N.R. (1977) Observations on *Steganacarus magnus* general biology and life cycle. *Acarologia* 19: 686-696.
- Winchester N.N. (1997) The arboreal superhighway: arthropods and landscape dynamics. *Can. Entomologist* 129: 595-599.
- Winchester N.N., Behan-Pelletier V. and Ring R.A. (1999) Arboreal specificity, diversity and abundance of canopy-dwelling oribatid mites (Acari: Oribatida). *Pedobiologia* 43: 391-400.
- Wise D.H. (1993) Spiders in Ecological Webs. 328pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wise D.H. (2004) Wandering spiders limit densities of a major microbe-detrivore in the forest-floor food web. *Pedobiologia* 48: 181-188.
- Wise D.H., Snyder W.E., Tuntibunpakul P. and Halaj J. (1999) Spiders in decomposition food webs of agroecosystems: theory and evidence. *J. Arachnol.* 27: 363-370.
- Wurst S., Langel R., Reineking A., Bonkowski M. and Scheu S. (2003) Effects of earthworms and organic litter distribution on plant performance and aphid reproduction. *Oecologia* 137: 90-96.
- Yamashita T., Kasuya N., Nishimura S. and Takeda H. (2004) Comparison of two coniferous plantations in central Japan with respect to forest productivity, growth phenology and soil nitrogen dynamics. *For. Ecol. Manage.* 200: 215-226.
- Yamashita Z. and Ishii T. (1976) Basic structure of the arboreal arthropod fauna in the natural forest of Japan. Ecological studies of the arboreal arthropod fauna 1. *Rept. Environ. Sci. Mie Univ.* 1: 81-111.
- Yamashita Z. and Ishii T. (1977) Smoking method as a survey method of the arboreal arthropod fauna. Ecological studies of the arboreal

arthropod fauna 2. *Rept. Environ. Sci. Mie Univ.* 2: 69-87.

Yoshida T. and Hiji N. (2005a) The composition and abundance of microarthropod communities on arboreal litter in the canopy of *Cryptomeria japonica* trees. *J. For. Res.* 10: 35-42.

Yoshida T. and Hiji N. (2005b) Vertical distribution and seasonal dynamics of arboreal collembolan communities in a Japanese cedar (*Cryptomeria japonica* D. Don) plantation. *Pedobiologia* 49: 425-434.

Yoshida T. and Hiji N. (2006) Seasonal distribution of *Xenylla brevispina* (Collembola) in the canopy and soil habitat of a *Cryptomeria japonica* plantation. *Pedobiologia* 50: 235-242.

摘 要

腐食連鎖系における節足動物群集（小型節足動物群集）は、生態系における生物量（個体数、現存量）が大きいことから、森林の生態系機能に対して果たす役割は大きい。森林の生態系機能に対する小型節足動物群集の寄与の程度を解明するためには、それらの構造を森林の構造特性（樹冠層・土壌層）、資源（リター）動態との関連から包括的に捉える必要がある。そこで本研究では、リターが樹上にも多く滞留しているスギ人工林において、樹冠層と土壌層におけるリターおよび小型節足動物群集の時空間構造を明らかにした。調査内容およびおもな結果と考察は以下の通りである。

(1) 樹冠層と土壌層におけるリターの時空間分布とその動態

① スギ人工林における小型節足動物群集の餌・すみ場所資源であるリターの動態を明らかにするために、樹冠層と土壌層（L層）に存在するリター量、および両層を移動するリターフォール量の季節変化を調査した。

② 本林分の樹冠層の年平均リター量は、34.09 ton dry wt ha⁻¹であり、1年を通じてほぼ一定して存在していた。一方、土壌層の年平均リター量は7.95 ton dry wt ha⁻¹であり、秋季に減少する傾向がみられた。年間の全リターフォール量は、2年間でそれぞれ4.17 ton dry wt ha⁻¹ yr⁻¹（2002年～03年）、5.88 ton dry wt ha⁻¹ yr⁻¹（2003年～04年）であり、いずれの期間もリターフォールは冬季に多かった。本林分では、枯葉は地上高12～13 mの範囲に、枯枝は9～11 mの範囲に最も多く付着しており、垂直分布に季節変化はほとんどみられなかった。

③ 本調査の結果から、本林分では樹冠層に、土壌層（L層）の約4.3倍のリターが存在しており、安定的に「L層」が形成されていることが明らかとなった。また、樹木のサイズパラメータ（胸高直径、生枝下高直径）から単木あたりの付着リター量の推定が可能であり、リター量あたりの小型節足動物群集の個体数密度が明らかになれば、それらの値から、森林レベルでの節足動物群集の定量化が可能であることを示した。

(2) スギ人工林における小型節足動物群集の構造

① 樹冠層に生息する小型節足動物の調査方法を検討し、スギ人工林内の異なる利用資源に存在する腐食・菌食者群集の構成と量的特性を明らかにした。

② 樹冠層のリターからの小型節足動物の抽出方法には、洗浄法とツルグレン法を用いた。両抽出方法とも、ほぼ同様の動物群が採集されたが、それらの個体数占有率や個体数密度は大きく異なっていた。本結果から、樹冠層の小型節足動物の調査には、優占分類群のうち、ササラダニ類の調査では洗浄法を、トビムシ目の調査にはツルグレン法を用いるのが適当と考えられた。

③ 樹冠層と土壌層を枯葉、枯枝、生葉、土壌の4つの「基質」に区分し、各基質に生息する小型節足動物を調査した。その結果、樹冠層の枯葉、枯枝、生葉から、ササラダニ類、トビムシ目、ユスリカ幼虫など、腐食・菌食性の小型節足動物（腐食・菌食者）が多数採集された。一方、土壌からは、ササラダニ類、トビムシ目、捕食性のトゲダニ・ケダニ類が採集された。樹冠層と土壌層において、小型節足動物の分類群構成と、両層で優占していたササラダニ類とトビムシ目の科構成は大きく異なっていた。

④ さらに、樹冠層の腐食・菌食者は、過去の燻煙法による結果と比べ、時間的に一定の個体群密度を維持していた。この要因として、本調査法（洗浄法）では、基質内部や隙間に生息する内部穿孔性の節足動物を、高い抽出効率で採集することができたためと考えられる。このような内部穿孔性の節足動物が、樹冠層に多数生息しているとすれば、針葉内部での摂食や糞の排出による枯死部の粉碎が、森林の分解過程において、予想されるよりも重要であることが推察された。

(3) スギ樹冠層と土壌層における樹上性トビムシ群集の時空間分布と生活史

① スギ樹冠層の小型節足動物の中で優占してみられたトビムシに着目し、それらの時空間分布と生活史を明らかにした。樹冠層を1mごとの階層に分け、各階層および土壌層のリターからトビムシを抽出し、それらの季節変化を調べた。

② 樹冠層からは6種類のトビムシが確認された。個体数密度の季節変化および生活史の結果から、樹冠層のトビムシ群集は、土壌層からの移動により供給される種と樹上のみを利用する種によって構成され、さらにそれらは時間的・空間的に異なる分布様式を示していた。

③ また、個体が多く得られた樹上性トビムシ3種について、リター採取高における平均体サイズの変化についてみたところ、本林分の樹上性トビムシは、時空間分布が種特異的なだけでなく、それらの中には、森林の垂直構造に対応して、集団の齢構造が変化している種も存在していることが明らかとなった。

(4) スギ樹冠層と土壌層における樹上性トビムシ *Xenylla brevispina* の時空間動態

① スギ樹冠層と土壌層の両層のリターにおいて優占的に出現したトビムシの一種 *Xenylla brevispina* について、その生活史および個体数密度の季節変化を明らかにし、本種の樹冠層と土壌層の利用様式と本種個体群の維持における樹冠層と土壌層間の移動の適応的意義について議論した。

② 本調査地では、*X. brevispina* は3年間、年1化の生活史を有しており、樹冠層と土壌層で同程度の個体数密度で出現していた。また、個体数密度および占有率の季節変化から、樹冠層と土壌層の集団は互いに関連していることが明らかとなった。

③ 本研究の結果は、*X. brevispina* が、森林の三次元構造を効率的に利用する種であることを示した。すなわち、*X. brevispina* は土壌層と樹冠層の間の垂直的な移動によって、繁殖と競争回避において適した場所を選択しており、このことによって、本スギ林内の最優占種の地位を確立できたものと推察された。一方、土壌層から樹冠層への *X. brevispina* の移動は、クモのような樹上性の捕食者に対して餌資源を供給することになり、このトビムシの移動（腐食流入）が他の樹上性節足動物の群集構造にも影響を及ぼしている可能性が考えられた。

(5) スギ樹冠層と土壌層における小型節足動物のリターへの定着過程

① リターバッグを樹冠層と土壌層に設置し、定期的に回収することにより、リター重量の減少過程と、それに伴う小型節足動物群集の侵入・定着の変化を調査した。この調査は、(1) 樹冠層と土壌層におけるリターの経時変化、(2) リターの分解過程に伴う腐食・菌食者群集の構造の変化、を明らかにするためにおこなった。

② その結果、時間経過に対するリターの変化は両層で大きく異なっていた。樹冠層では時間経過にともなうリターの重量減少および空間分布の変化は緩やかであるのに対して、土壌層では生物的作用による分解過程が進行し、また上部から新たなリターの蓄積があるため、リターの重量減少や空間分布の変化は大きかった。また、個々のリターが、土壌層では分解過程の進行によって不均一になっていくのに対して、樹冠層では均一性を維持し続けていることが明らかとなった。

③ スギ樹冠層（樹幹部）と土壌層では、小型節足動物群集は類似した分類群構成を示したが、同一のリター（利用資源）が両層に供試されても、物理的環境の違いと時間経過にともなう利用資源の変化の違いから、それら群集の経時変化は樹冠層と土壌層で大きく異なることが明らかとなった。

以上の結果にもとづき、本研究は、両層における小型節足動物群集の空間分布構造とその経時変化を、リターの動態と関連させつつ検討し、腐食連鎖系の中核をなすこれらの節足動物群集が、樹冠層においても適応することにより、森林の垂直構造（土壌層・樹冠層）を効率的に利用していることを明らかにした。さらに、森林の生態系機能において重要な役割を果たすと考えられる土壌層と樹冠層の生物群集間の相互作用の可能性について考察し、本研究の結果にもとづく、土壌層—樹冠層相互作用系の全体像を提示した。

キーワード：樹冠層、トビムシ、スギ人工林、リター、小型節足動物

Spatiotemporal structure of resource dynamics and microarthropod communities in detrital food webs in a *Cryptomeria japonica* forest

Tomohiro YOSHIDA

Microarthropod communities in detrital food webs play important roles in ecosystem functioning in forests because of their great abundance and biomass in forest ecosystems. For better understating the contribution of microarthropod communities to the ecosystem functioning in forests, we need to reveal community structures of microarthropods associated with structural traits of a forest (canopy and soil) and the resource (litter) dynamics. In the present study, I described spatiotemporal structures of litter and microarthropod communities in the canopy and soil in a *Crptomeria japonica* plantation, which retains a large amount of litter in the canopy.

(1) Spatiotemporal distribution of litter in the canopy and soil in a *C. japonica* plantation

1. I assessed the vertical distribution of litter and its seasonal changes in the canopy and on the forest floor (soil), as well as litterfall (the flux of litter from the canopy to the soil) in a 33-year-old *C. japonica* plantation.
2. The mass of the canopy litter averaged 34.01 ton dry wt ha⁻¹ and was almost constant during the study period. The mass of the soil litter averaged 7.95 t dry wt ha⁻¹ and tended to decrease in summer, then increase towards the next spring. The total masses of the annual litterfall were 4.17 ton dry wt ha⁻¹ yr⁻¹ and 5.88 ton dry wt ha⁻¹ yr⁻¹ in two consecutive years of the study. The litterfall mass showed a peak in the winter in both years.
3. Seasonal changes in the vertical distribution of the canopy litter did not appear to be significant during the study period. Dead leaves and dead branches were attached to the trees mainly at heights of 12 to 13 m and 9 to 11 m above the ground, respectively.
4. The mass of the canopy litter was 4.3 times the mass of soil litter and constantly retained "L layer" in the canopy. The mass of canopy litter in the forest was much greater than those in previous studies conducted in the same *C. japonica* stand but at a younger age (3.6 t dry wt ha⁻¹ at a 16-year-old stand) and at other sites with 24 to 29-year-old stands (5.5-9.5 t dry wt ha⁻¹). It is because much more foliage was shaded by upper parts of the canopy of each tree and the crowns of adjacent trees, because in this 33-year-old forest a longer period has passed after canopy closure than in other (16 to 29-year-old) forests.
5. The results indicated the allometric relationships between the mass of the canopy litter and the size parameters of individual

trees in the *C. japonica* plantation. These estimates will be useful in future studies to quantify the community structure of detritivorous and fungivorous microarthropods.

(2) Community structure of microarthropods in the *C. japonica* plantation

1. I examined the sampling methods for collecting microarthropods in the canopy, and revealed the composition and quantitative traits of detritivorous and fungivorous microarthropods in different habitat substrates in the *C. japonica* forest.
2. The efficiency of the two extraction methods (washing and Tullgren method) for extracting microarthropods from dead leaves and branches in the canopy were compared. Although similar microarthropod taxa could be collected by the two methods, relative abundances of them were different between the two methods. The results suggest that the washing method would be appropriate for collecting Oribatida and the Tullgren method for collecting Collembola from the canopy litter of *C. japonica* trees.
3. I examined the composition and seasonal abundance of microarthropods in communities associated with "habitat substrates" in the canopy (defined as dead leaves, dead branches, and living leaves) and compared them with those in soil communities. Oribatida, Collembola, and larvae of the Chironomidae, most of which are detritivorous or fungivorous, were dominant in the canopy, while Oribatida, Collembola, and Gamasida and Prostigmata in the soil. The dominant oribatid and collembolan families differed markedly between the canopy and soil.
4. The fluctuations of microarthropod densities in dead leaves and branches in the present study were smaller than in chemical knockdown studies. It is because the present study (washing method) could be effective for extracting endophagous microarthropods in the substrates and the crevice. These results suggest that fragmentation of dead organic matter through internal grazing by endophagous microarthropods might be important in the decomposition process in *C. japonica* forests.

(3) Spatiotemporal distribution and the life cycles of arboreal collembolans in the canopy and soil habitats of the *C. japonica* plantation

1. Spatiotemporal distribution and the life cycles of arboreal collembolans were investigated in the canopy and the soil litter of *C. japonica* trees.
2. Six arboreal collembolans were extracted from the canopy litter. As the results of the seasonal changes in the densities and the life cycles of the collembolans, they were divided into two groups: species collected from both the canopy and soil litter, and species only collected from the canopy litter. Both the vertical and seasonal distributions indicated that the arboreal

collembolans had species-specific spatiotemporal patterns in the *C. japonica* forest.

3. The size distributions of three dominant species suggest that they had different age structures that change differently in response to the vertical structure of the forest.

(4) Vertical distribution and seasonal dynamics of *Xenylla brevispina* in the canopy and soil habitats of the *C. japonica* plantation

1. I assessed the life cycle and seasonal distribution of an arboreal collembolan species, *Xenylla brevispina*, in the canopy and soil, and discussed the adaptive significance of migration between the canopy and soil habitats in the maintenance of its population in relation to the vertical structure of the forest.
2. *Xenylla brevispina* had one generation per year and the mean densities of this species were similar in the canopy and the soil litter throughout the 3 years. Seasonal patterns of density and relative abundance indicated that individuals of *X. brevispina* in the canopy were closely associated with those in the soil.
3. The results suggest that *X. brevispina* can take advantage of the three-dimensional structure of the forest. Vertical migration between the canopy and soil habitats may have helped *X. brevispina* to hatch eggs and to avoid competition with other microarthropods, and thus they can become a predominant species in the forest. On the other hand, migration of the individuals from the soil to the canopy provides potential food resources for arboreal predators such as spiders and this energy flow (detrital infusion) would affect the community structure of canopy arthropods in the forest.

(5) Colonization of microarthropods for the litter in the canopy and soil

1. Changes in the colonization of microarthropods during decomposition processes of litter in the canopy and the soil were surveyed using litter bags in the *C. japonica* plantation.
2. Temporal changes in litter conditions were different between the canopy and the soil throughout the two years of the study. The decomposition rate in the canopy was lower than that in the soil. The spatial distribution of the soil litter changed greatly due to accumulation of new fallen litter above, while that of the canopy litter was relatively constant. Variance of the mass of the litter was more consistent in the canopy than in the soil during the study period.
3. The microarthropods showed similar faunal compositions between the canopy and the soil. However, temporal patterns of the microarthropods differed between both strata because of differences in physical environment and temporal changes of litter conditions between the canopy and the soil.

Conclusions

1. Spatiotemporal patterns of litter and microarthropod communities in the canopy and soil indicated that the communities would use effectively the vertical structure of the forest by having a strategy coping with microclimatic conditions in the forest.
2. Based on the results of the present and past studies, I suggested 'soil-canopy interactive systems' in forest ecosystems: these

systems are linked grazing food webs in the canopy with detrital food webs in the soil through two pathways and would play important roles in the ecosystem functioning in forests.

Keywords: canopy, Collembola, *Cryptomeria japonica* plantation, litter, microarthropods



写真 2. スギ樹冠層に付着している枯枝葉



写真 3-1. スギ樹冠層のリター採取状況
地上1 mごとに樹幹部にテープを巻きつけ、
各層の枯枝葉を採取した。



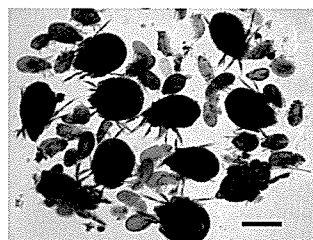
写真 3-2. 調査林分に設置したリタートラップ



写真 4-1. リター用ツルグレン装置



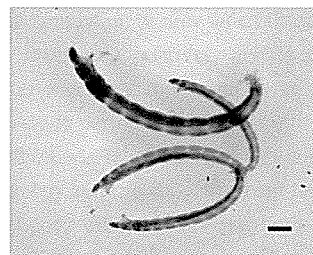
写真 4-2. 土壌用ツルグレン装置



(a) ササラダニ類



(b) トビムシ目



(c) ユスリカ幼虫

写真 4-3. スギ樹冠層における小型節足動物の優占分類群
バーは 0.5 mm を示す。

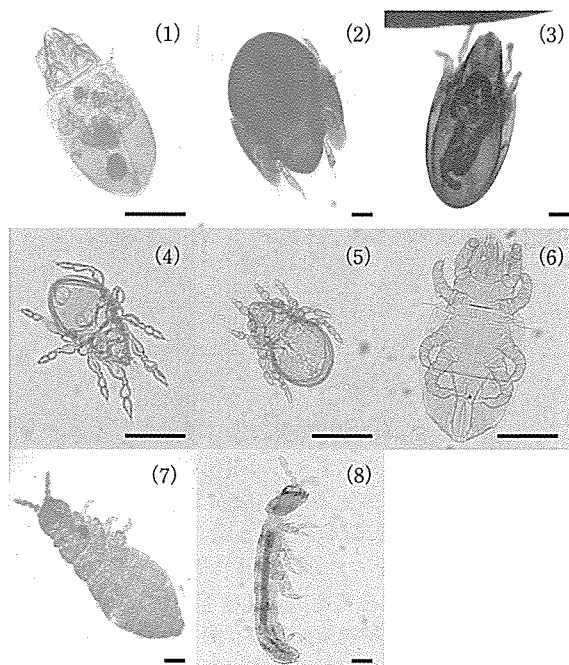


写真 4-4. スギ樹冠層（枯葉，枯枝）と土壤層において優占していたササラダニ類とトビムシ目

バーは 0.1 mm を示す。(1) コナダニモドキ科 (Malacothridae), (2) フリソダダニ科 (Galumnidae), (3) マブカダニ科 (Oripodidae), (4) マドダニ科 (Suctobelbidae), (5) ヨスジダニ科 (Quadropiidae), (6) ヒワダニ科 (Hypochthoniidae), (7) ムラサキトビムシ科 (Hypogastruridae), ツチトビムシ科 (Isotomidae).

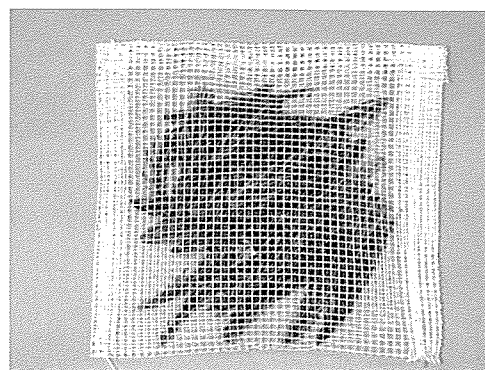


写真 7-1. 本研究で用いたリターバッグ（上）とリターバッグ内に封入した枯葉（下）

枯葉は，葉シュートの先端部約 5 cm のものを用いた。

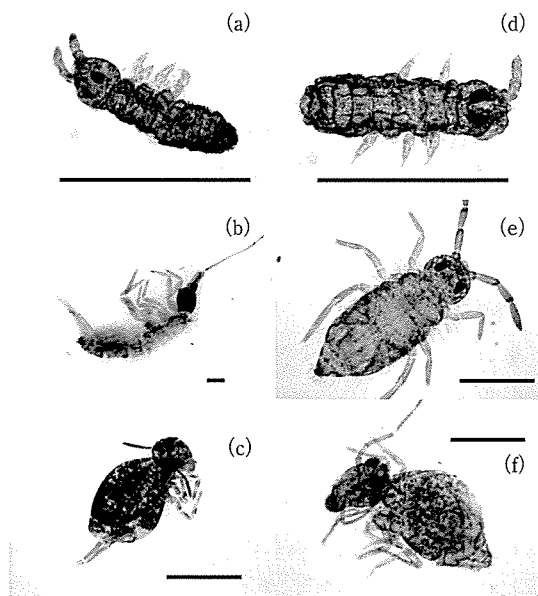


写真 5. スギ樹冠層から採集されたトビムシ目

バーは 0.5 mm を示す。(a) *Xenylla brevispina*, (b) *Tomocerus cuspidatus*, (c) *Sphyrotheca multifasciata*, (d) *Choreutimula inermis*, (e) *Entomobrya* sp., (f) *Sminthurus serrulatus*.



写真 7-2. スギ樹冠層（上）と土壤層（下）に設置したリターバッグ