

土壤動物による腐生食物連鎖と菌根食物連鎖の コントロールが樹木の成長に与える影響

課題番号10660147

平成10年度～平成11年度科学研究費補助金（基盤研究(C)(1)）研究成果報告書

平成12年3月

研究代表者 金子信博

(横浜国立大学環境科学研究センター助教授)

横浜国立大学附属図書館



10813872

3.1

研究

653-1
KA

目次

1. 研究体制	1
2. 研究の概略	2
3. 森林土壌のリター起源食物連鎖と根起源食物連鎖	3
4. 樹木から根を経由した炭素のダイナミクス	17
5. Effect of millipede <i>Parafontaria tonominea</i> Attems (Diplopoda: Xystodesmidae) adults on soil biological activities. A microcosm experiment.	37
6. オオフォルソムトビムシ (<i>Folsomia candida</i> (Willem))のコツブタケ (<i>Pisolithus tinctorius</i> (Pers.))菌根菌を用いた餌選択実験	47
7. 土壌汚染による土壌動物の生態リスクの解析	57

横浜国立大学附属図書館



10813872

200000721
土壌動物による腐生食物連鎖と菌根
食物連鎖のコントロールが樹木の成長に与

寄贈 金子信博

1. 研究体制

研究組織

研究代表者 金子信博 (横浜国立大学環境科学研究センター 助教授)
研究協力者 金田 哲 (横浜国立大学大学院工学研究科博士課程在学)
中村順子 (島根大学大学院農学研究科 1999年修了)

研究経費

平成11年度 2,800千円
平成12年度 700千円
計 3,500千円

研究発表

(1) 学会誌等

Kaneko, N. (1999) Effect of millipede *Parafontaria tonominea* Attems (Diplopoda: Xystodesmidae) adults on soil biological activities: A microcosm experiment. *Ecological Research*, 14: 271-279.

金子信博 土壤汚染による土壤動物に関する生態リスクの解析. *Edaphologia* (投稿中).

(2) 口頭発表等

- 1) 金子信博・Eric F. Salamanca 降水量のコントロールが土壤の分解系に与える影響. 第46回日本生態学会大会(信州大学, 1999年3月30日).
- 2) 金田哲・金子信博 トビムシと窒素肥料濃度の違いがアカマツ-菌根共生系に与える影響. 第46回日本生態学会大会(信州大学, 1999年3月27日).
- 3) 金子信博 土壤動物を用いた生物指標の検討. 第22回日本土壤動物学会大会(信州大学, 1999年5月22日).

(3) 出版物

「森林微生物生態学」朝倉書店, 2000年6月刊行予定

総論「微生物が関与する森林の栄養連鎖-動物との関係を中心に-」微生物と動物の相互依存関係.

2. 研究の概略

本研究では、従来土壌系で重点的に測定されてきた落葉の分解から始まる腐生食物連鎖よりも植物（樹木）の根を経由した食物連鎖が重要であることを示し、土壌動物が根（菌根）を摂食することで樹木の成長がどのように促進されるのかを明らかにしようとした。主な成果は次の通りである。

1. アカマツ・コナラ林で樹木の根経由の炭素が土壌呼吸に占める割合を推定した。
土壌呼吸を野外とマイクロコズムで測定し、さらに細根の動態を測定することで、樹木の根経由の炭素移動が土壌呼吸のうち54から75%を占めることを明らかにした。したがって、土壌系における物質循環を考えるにあたり、根経由の炭素が土壌における生物活動の主要な部分を占めていることが明らかである。
2. ババヤスデ科のミドリババヤスデ (*Parafontaria tonominea Attems*) が落葉だけでなく、土壌を摂食し、短期間に土壌中の窒素の無機化を促進し、カルシウムやマグネシウムといった栄養塩類の移動を促進していることを示した。ヤスデは腐生連鎖のメンバーであるが、土壌を摂食することは根由来の炭素を土壌微生物バイオマスを食べることで利用することができることが示唆され、土壌大型動物の根への依存性という問題点を指摘できた。
3. アカマツにコツブタケを接種して菌根を形成させ、オオフォルソムトビムシに摂食させるモデル系を作成した。トビムシは菌根よりも栄養培地上のコツブタケを好み、生根を切断することでトビムシによる菌の摂食が増加した。このことは、野外での健全な菌根はトビムシに摂食されにくいだが、枯死したりなんらかの原因で活性が落ちた際には摂食されることを示唆している。したがって、トビムシの摂食は機能を失った菌根を摂食し、無機化速度を高める可能性があり、食害よりも物質循環速度の増加を通して樹木の成長を促進すると考えられた。
4. 土壌動物を用いて重金属などの環境汚染を調べるための方法について総説としてまとめた。ヨーロッパでのこれまでの研究は特定の種の反応だけを調べており、土壌動物群集全体や土壌系全体への影響を調べて評価する方法が必要であることがわかった。

3. 森林土壌のリタ一起源食物連鎖と根起源食物連鎖（総説）

（森林微生物生態学第3章1を改変）

金子 信博

本章では主に森林に生息する微生物と動物の栄養関係を扱う。ここでいう栄養関係とは捕食や寄生のことを指し、森林の微生物と動物の栄養関係は大きく分けるとつぎの3つになる。

1. 土壌の分解系において食物や分散のために互いに利用しあう微生物と動物の相互作用
2. 微生物を食物や食物の消化を助ける分解者として利用する森林動物
3. 動物を食物や分散のために利用する森林微生物

これら3つの関係は、まず土壌という森林のなかで最も有機物の集積する場で1の緩やかな種間関係が成立した後に、2と3のような特殊化が生じたと考えられる。これらのなかでも土壌がその種間関係や特定のステージの生息場所として重要な場となっている。そこで、土壌の分解系における微生物と動物の相互作用について述べよう。土壌では微生物と動物が互いを食物として利用しあっていて、微生物と動物の共生関係には精緻な体内共生とともにゆるやかな体外共生が重要である。土壌での共生関係についての生態学的な理論はまだ充分には整備されていない(Wardle & Giller, 1997)が、現在広いレベルでの関係を統合する研究が進行している。

1. 森林の一次生産と土壌における資源としての有機物

森林は巨大な一次生産物の塊である。地上動物であるわれわれ人間には森林がもっとも大きな植物の塊として目に見える形で存在する。しかし、われわれが見ているのは森林の一部であり、土壌中には樹木や他の植物の体を支え、水分と栄養塩類の吸収をおこなう根が広がっている。根の量は地上部の幹や枝葉と同量かそれらよりも多いと考えられている。

森林では多様な植物が一次生産を行い、微生物や動物に利用されなかった有機物は落葉や落枝として土壌に供給される。また樹木の寿命がすぎると植物体本体も分解され、最終的には土壌に移動する。さらに植物の根も毎年、伸長と枯死を繰り返している。これらの有機物のうち地上の生食連鎖(Grazing food chain)に流れる量はわずかであり、ほとんどが腐

食連鎖(Detritus food chain)に流れることがわかっている。では、たとえば落葉のリターフォール(Litterfall)と細根の枯死による土壌の炭素収入を比較すると、どちらが土壌に重要だろうか？Raich と Nadelhoffer (1989) によると、地上部リターフォールの約3倍の炭素が土壌呼吸によって放出され、根への炭素供給量はリターフォールの約2倍である。もし、森林でこれらの動態がつりあっているとしたら、土壌呼吸として放出される炭素の3分の1がリターの分解によるもので、残りの実に3分の2が経由(呼吸, 分解)ということになる(Nadelhoffer & Raich, 1992)。島根県のスギ人工林とコナラ・アカマツ天然生林で測定した例では、土壌呼吸のうち根経由の割合が54~75%であった(金子・中村, 投稿中)。われわれにとって意外にも森林での落葉の分解よりも根を介した有機物の動きのほうがどうやら多いらしい。土壌のなかは人の目にみえないだけに、このことは直感的に理解しにくい。土壌の生物間相互作用を考えるうえでみのがせない。

一般に栄養条件のよい土壌は水分条件がよく、土壌が厚い。このような土壌では根の分布は深く、地表面に落葉が堆積しない。一方、栄養条件が悪いところでは乾燥気味であり、土壌表層に根が集まった、そして分解途中の有機物の堆積した層が発達する。前者はムル型腐植(土壌)、後者はモーダー・モル型腐植(土壌)と呼ばれる。日本の森林では谷部にムルが尾根部にモーダー・モルがみられる場合が多く、分解過程や土壌生物相も異なっている(Petersen & Luxton, 1982; 武田 1994)。

地球上の緑が植食者によって食べ尽くされてしまわないのは、植食者の個体数を制御している捕食者の存在が重要であることを Hairston ら(Hairston *et al.* 1960)が提出した。すなわち、植物-食植者-捕食者の3段階の栄養段階をもつ群集では、捕食圧によって常に植食者の増加が抑制される。ところが、安部・東(Abe & Higashi 1990)は高等植物が動物によって利用されにくいセルロースを発明したことが、樹木が巨大な緑として存在し、なかなか動物には食べられない原因であることを示した。セルロースは樹木の葉の十数%、木部の約半分を占める高分子炭水化物で、もしこれを利用できれば多くのエネルギーを獲得できる。しかし、セルロースはリグニンという難分解性の高分子によって補強されていて、それ自身は窒素に乏しいので、積極的に利用する動物が少ない。セルロースを分解する酵素であるセルラーゼを分泌できる動物はわずかである。土壌にはセルロースをはじめとして未利用の有機物が大量にいわば廃棄物として移動してくる。シロアリは消化管内に共生微生物を住ませ消化酵素を分泌させることで、木材などに大量に含まれるセルロースを利用することに成功したことはよく知られているが、そのほかの土壌動物にとって質の悪

い資源利用を行うために、ほとんどすべての土壤動物が微生物となんらかの関係を持つ必要がある。(図1)

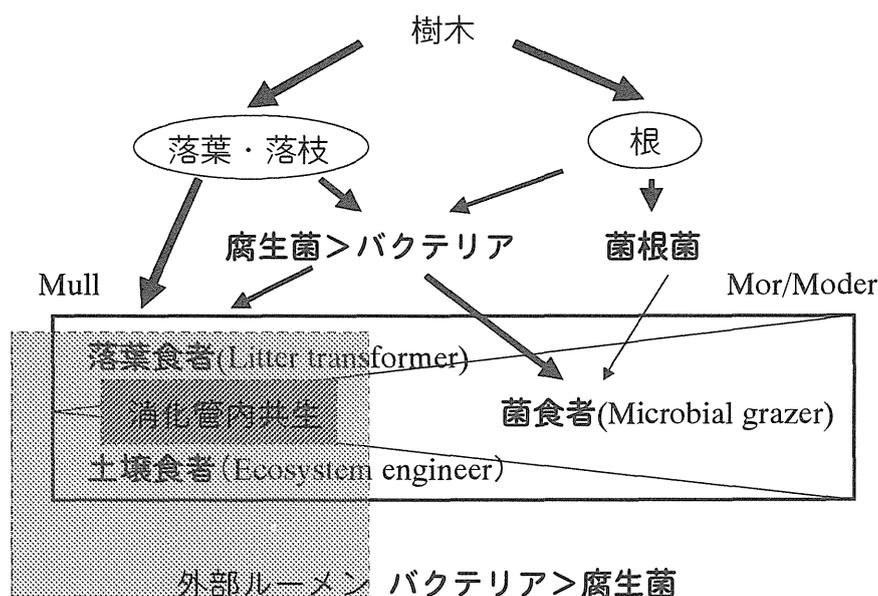


図1 分解系における土壤微生物と土壤動物の主要な関係。

2. 微生物にとっての土壤と動物

土壤のなかにはたくさんの微生物が生存している。土壤中には微生物に有害な紫外線が届かず、地上に比べて乾燥しにくく、資源としての有機物が集積している。地上部では紫外線の影響を受け、気温、水分条件とも大きな日変化と年変化を示す。土壤から地上へと活躍の舞台を移すためにはこれらの環境条件に対する耐性を身につけるか、地上部でもこれらの影響を受けにくい動物の体表面や体内を利用するか、いずれかの方法を選択しなくてはならない。一方、土壤中にも多くの土壤動物が生息しているから、微生物にとっては枯死した有機物や他の微生物を餌とするか、土壤中を移動している各種の動物を利用するかを選択の可能性がある。オオフォルソムトビムシ(*Folsomia candida*)の消化管内では特定のバクテリアが高密度に優占していてバクテリアにとっての好適な生息場所であることが明らかにされつつある(Thimm *et al.* 1998)。動物とのかかわりあいには、寄生から共生まで

さまざまなかかわりかたがある。動物に食べられても生存し、あるいは積極的に体内に取り入れられる微生物（消化管内共生）や、動物の体表や体内を利用して土壌という移動しにくい空間を移動もの、さらに消化管や体表面から体内へ感染する微生物もある。

微生物にとって土壌の環境は比較的安定であり、資源も豊富である。資源の栄養状態には枯死有機物と根からの溶存炭素のような利用可能性の高い資源、さらに富栄養な動物の体がある。富栄養な資源ほどその分布が局在的であり、探索して他の利用者との競争に打ち勝って、すみやかに利用する必要がある。線虫によって運ばれる昆虫病原菌はこのような一次的な資源を線虫という運び屋を利用することによって開拓している。さらに生きた生物に共生や寄生することに成功すると、いったん定着すると比較的安定的にその資源を利用できることになる。したがって、分解系では質が悪く、普遍的に大量に分布するリターなどの資源と、動物の生きた体や死体、あるいは糞といった質がよいが偏在している資源とで利用方法がまったく異なっている。偏在的な質の高い資源は、糸状菌よりもバクテリアにとって利用しやすい。バクテリアは増殖速度が糸状菌よりも高く、資源量の変化に対応しやすい。ほとんどのバクテリアは土壌中で休眠状態に近い状態にあるという(服部・宮下 1996)。一方、質の低い資源をゆっくりと利用するには資源利用速度以外の能力にすぐれている糸状菌のほうが有利である(Swift et al. 1979)。森林土壌では落葉や枯枝を糸状菌が利用し、動物の死体や糞、そして根のまわりに滲出してくる溶存炭素の一部をバクテリアが利用している。根圏における微生物の動態は植物と共生関係にある菌根菌ととくに共生関係をもたず、根からの炭素に依存しているその他の微生物に分けられる。

つぎに土壌の分解系にかかわる動物について、微生物との関連を考えてみよう。土壌における分解系の主要な部分は未利用の枯死した有機物が普遍的に存在する世界である。地上部で利用されなかった有機物は植物の廃棄物なのでそもそも利用しにくい。動物にとっては微生物をうまく利用することが、これらの資源利用のポイントとなる。

2. 土壌生態系の微生物と動物の相互作用

1. 土壌動物の機能的なグループ分け(図2)

土壌動物の機能的な分類は、系統学的な分類とは別に、大きさや食性を中心とした生態学的な機能によって分けられている。土壌動物のもつもっとも大きな生態学的作用は、土壌における有機物の分解過程の促進や抑制、過程そのものの変化といった物質循環の作用である。Visser(1985)は土壌動物が土壌微生物の活動を通して分解過程に及ぼす影響を、つ

ぎの3つにまとめた。

1) 粉砕 (Comminution and Channeling) : 動物によって摂食された有機物は口器や消化管によって粉砕される。粉砕により有機物の表面積が増え、微生物に利用可能な界面が広がる。木材のような大きな有機物の中に動物が穿孔することによって微生物の進入が容易となる。

2) 微生物食 (Grazing) : 微生物が直接食べられることによって成長速度や種構成が変化する。

3) 微生物の分散 (Dispersal) : 土壌では風によって胞子を分散させることはできない。重力に逆らって移動するためには動物の体の内外に付着して運ばれることが唯一の手段である。

土壌動物が分解過程に及ぼす作用は、すべて微生物の活動との関わりにおいて理解される必要がある。Visser の分類はこのような関係が、微生物の生息環境、成長、分散についてまとめられるとしたものである。

Lavelle らは (Lavelle *et al.* 1998) 土壌生物を有機物の分解に与える影響によってつぎの4つに区分した。

- 1) Microflora : 分解者微生物。有機物の化学的な分解を行う酵素はほとんど微生物によって作られている。
- 2) Micrograzer : 微生物食の小型動物。原生動物や線虫、トビムシやササラダニなどの小型無脊椎動物は微生物を選択的に摂食することで、体内で微生物を消化する。
- 3) Litter Transformer : 落葉分解者。落葉を直接食べる動物は落葉の細片化を行ったり、落葉に定着している微生物を利用する。糞として排出された有機物は微生物にとって表面積が大きく利用しやすい。
- 4) Ecosystem Engineer : エコシステムエンジニア。ミミズやシロアリ・ヤスデのように土壌を食べる大型の土壌動物は土壌構造を大きく変えるので、そこに生息する微生物の生息環境に影響する。土壌を食べるということは、土壌中に存在する微生物を消化したり、微生物によって生成される酵素を利用して土壌有機物を分解している。

Lavelle の分類には捕食者が含まれていないが、もちろん捕食者へとつながる食物連鎖も土壌における分解系の一部を構成している。ふたつのアイデアをまとめると図2のようになる。Visser(1985)は微生物の立場での土壌動物の役割であり、Lavelle(1997)の場合には土

壤動物の生態学的な役割を分類したものである。

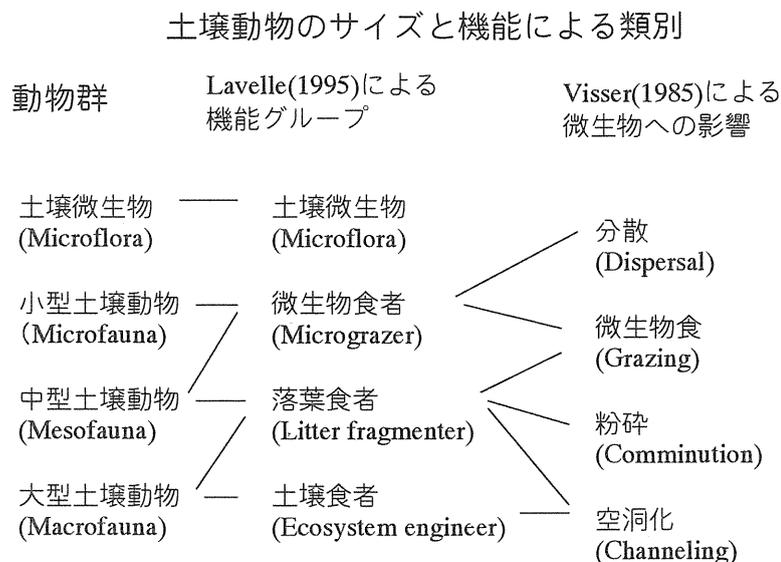


図2 土壤動物のサイズと機能の関係

2. 落ち葉はまずい。では、キノコを食べるべきか、菌糸を食べるべきか？

動物にとってセルロースやリグニンは利用しにくい資源である。セルラーゼを分泌する動物はわずかで、シロアリも自らのセルラーゼのほかに共生生物の助けが必要である。シロアリが熱帯で成功したが、他の温帯からより冷涼な地域の動物にとってはシロアリのよ
うなセルロースの独占的な利用が成功していない。温帯より冷涼な環境では、落葉は2つ
の大きな経路で利用されている。ひとつは主に糸状菌がセルロースやリグニンを分解する
経路であり、もう一つは分解初期の段階で動物に摂食され、消化管内や糞のなかでバクテ
リアと糸状菌により分解される経路である。糸状菌を中心とする経路は落葉などの資源が
基本的に攪乱をうけないことが前提である。一方、ミミズやヤスデなどの落葉分解者の土
壤動物が直接落葉を利用することは、糸状菌の菌糸を破壊するので、糸状菌にとって生活
しにくい(Visser, 1985; Scheu & Parkinson, 1994)。根を経由する大量の炭素は根と共生関係に

ある菌根菌に利用され、一部は根圏に生息するその他の微生物に利用される。したがって、微生物食者にとっては腐生菌・バクテリアと菌根菌の利用が可能である。

糸状菌の多くは子実体を作り、大量に胞子を作り分散させる。子実体や胞子を利用することは一次的に大量に出現する資源を利用することになる。子実体は地表面に出現する場が多いので、このような資源の利用にはキノコバエのように鞘をもった昆虫や移動性の高い地表性のトビムシが適応している。一方、栄養体である菌糸は土壤中に広がっており、有機物や土壌粒子の隙間をつないで伸びている。その長さは温帯の森林土壌で1gあたり数m(Swift *et al.* 1979)とされている。キノコを探索して子実体を食べることは栄養的に優れているが、子実体の出現時期は短く、出現場所も限られている。それに対して菌糸は土壤中に広く分布している。土壌中では長距離に広い範囲を餌をもとめて探索することはきわめて困難である。したがって、土壌ではキノコを探索するより菌糸を探索するほうが容易で、菌食性の土壌動物にとっては菌糸食が普通である。

3. 菌糸の選択性

Micrograzer はより大型の Litter transformer と違って、そのサイズが小さいことを反映して選択的に糸状菌を区別して食べることができる。写真はトビムシとササラダニの消化管内容物を示したもので、糸状菌の菌糸や胞子が餌として取りこまれていることがわかる(写真1)。

攪乱が少ない土壌の土壌小型節足動物には微生物者と呼ばれる動物群の割合が高い。図3は京都と島根の森林土壌における微生物食のササラダニの割合である。ムル土壌では大型土壌動物の現存量が高く、したがって直接動物に摂食される落葉の割合が高い。逆にモダーやモル土壌では大型の土壌動物が少なく、ムル土壌よりもササラダニやトビムシの個体数が多いことが世界各地の温帯林で認められている(Petersen & Luxton, 1981)。ササラダニ群集中の菌食者の割合が高いことは、大型の土壌動物が少ない土壌では有機物が糸状菌にまず利用される割合が高いことを示している。

小型節足動物やヒメミミズのような菌食者は菌糸の種による違いを感知して、選択的に摂食している。実験室でトビムシやササラダニに異なった種類の糸状菌を餌として与えると、明確な選択性を示すことが広く知られている(Shaw, 1992)。Cladosporium のような落葉の分解初期種は動物に好まれる傾向がある一方、Penicillium のような分解後期に優占する種や菌根菌はあまり好まれない。

菌は捕食回避のための代謝物質を生成したり，形態変化により捕食に対抗しているようだ．トビムシは菌体から発散している揮発性物質を感知して餌探索を行う(Bengtsson *et al.* 1988)．土壌中では視覚を使うことができないし，触覚だけに頼っている餌探索の効率が

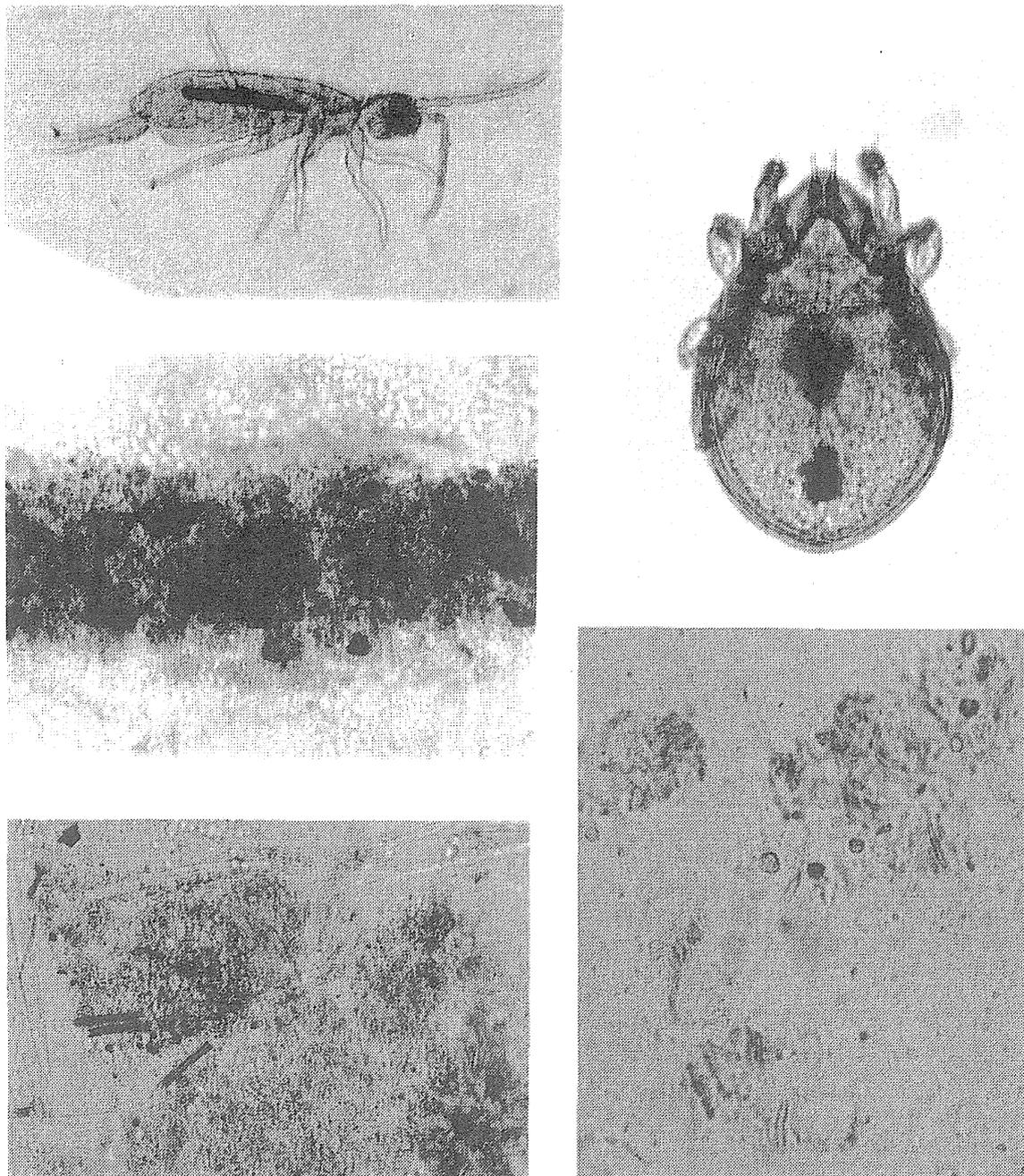


写真 1：トビムシとササラダニの消化管内容物．1) チビトゲトビムシ(*Tomocerus varius* FOLSOM) 2) 消化管の拡大．有機物，土壌鉱物，菌糸が入り混じっている．3) 消化管内容物．褐色の菌糸が見える．4) マルタマゴダニ(*Cultoribula lata* AOKI)．5) 消化管内容物．太さの異なる菌糸が見える．(一澤圭撮影)．

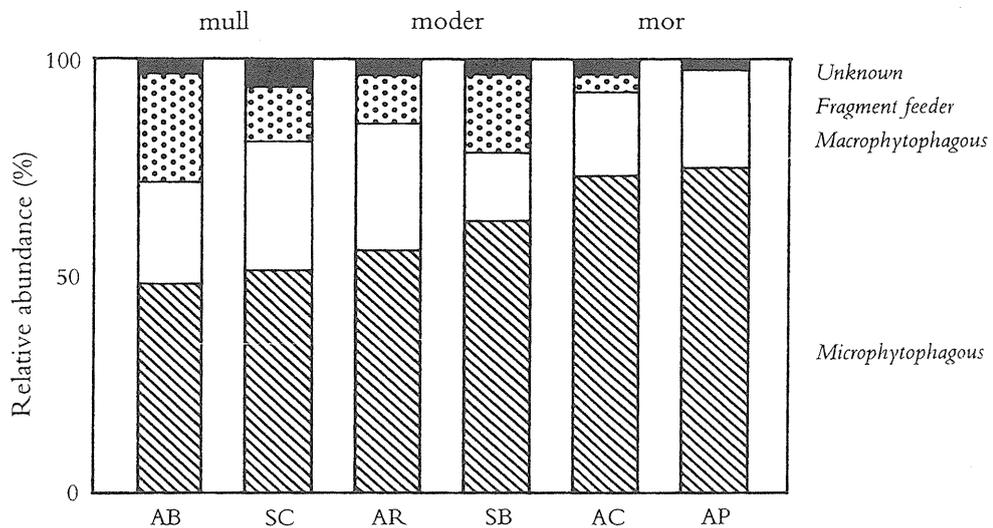


Figure 5. Comparison of relative abundance of each feeding habit of oribatid mites in various forest soils.

図3 ササラダニ群集の食性構成(Kaneko, 1995 を改変).

悪い。匂いは闇の世界である土壌のなかで有力な情報である。選択性は、菌の種類、培地の栄養状態、培地の種類、菌の発育段階によって左右される (Kaneko *et al.* 1995)。したがって、実験室データの野外への適用にあたっては、これらの条件をよく吟味しておくことが重要である。

特定の菌が菌食者による摂食をより多く受けるとしたら、菌の種間関係は摂食により強く影響されるだろう。Klironomos ら (Klironomos *et al.* 1992) はオオフォルソムトビムシ (*Folsomia candida*) が落葉上の糸状菌を摂食することにより、落葉上の菌の遷移的な種の移り変わりが早まることを示した。また、Newell (Newell, 1985a b) は、トビムシが競争力の強い担子菌をより好んで摂食することを明らかにし、その結果トビムシによる選択的な摂食が2種の担子菌の野外での種間関係を逆転させることを示した。Klironomos は健全な菌根菌 (*Glomeris*) よりも腐生菌の方がトビムシやササラダニにより好まれること、菌根菌の菌糸のうち末端部のほうが食害を受けやすいことを明らかにした。一般に菌根菌を接種したポットに Micrograzer であるトビムシを入れた場合、菌根菌の食害により植物の成長が

阻害されるというデータが多いが、ポットにリターを入れ、トビムシに腐生菌も利用できるようにするとトビムシは主に腐生菌を食べ、植物の成長はトビムシを加えることで促進された (Klironomos & Kendrick, 1995)。このことは、Micrograzer による摂食が腐生菌と菌根菌の種間関係を変える可能性があることを示唆している。

このような食う一食われるの関係は草食動物と植物（地上部）の質（栄養条件や忌避物質、植物の生育段階）との関係によく似ている。動物の摂食によって落葉上の腐生性の糸状菌の多様性が増加するかもしれない。土壌でのこのような関係を明瞭に解析することは難しいが、食べられた菌の反応が土壌全体の有機物分解速度に反映される (Newell, 1984b) こともある。

土壌動物のうち菌食者の消化管には菌体を消化することのできる消化酵素が観察されているが、これらは動物が作り出したものというより、消化管内共生微生物や土壌に生息する微生物が生産した消化酵素を動物が利用しているといえる。Siepel & De Ruiter-Dijkman (1992) はササラダニのもつ消化酵素の解析から、ササラダニを枯死した植物利用、糸状菌全体を利用するもの、糸状菌の細胞質のみを利用するものといった分類にわけた。これらの酵素の存在は微生物食者も落葉分解者も微生物の助けを借りて食物の消化を行っていることを示唆している。

4. 土はうまいか？

土壌動物の落葉分解者やエコシステムエンジニアの消化管内には共生微生物が生息していて、これらの動物は微生物を消化管に取り込む事で微生物のもつ消化酵素を利用して、さらに、一度動物から排泄されたリターや土壌では微生物による有機物の分解が進行するので、動物の体外の土壌はあたかも外部ルーメンのような形で再利用できる。落葉食のババヤスデの一種 (*Apheloria montanta*) を自らの糞を摂食できないようにして飼育すると、うまく成長できない (MacBrayer, 1973)。ミミズやヤスデの糞では、動物の消化管を通過することで有機物が粉碎され、水分や pH が変化して、動物のいない場合に比べて速やかに有機物分解が進行する (Lavelle *et al.* 1998)。動物は糞を再び餌として利用することで、前回は利用できなかった有機物を微生物の助けを借りて利用可能となる。土壌を食べることは土壌中の落葉や根起源の有機物を利用することと、土壌中の微生物を利用することになる。土壌を餌として利用することは質が悪いが、大量に存在する資源を確保できることになる。含まれる有機物が少ない土壌でも生息できるミミズは熱帯に多く、このこと

は微生物との外部ルーメンを介した共生が土壤温度が高いときに効率がよいことを示唆している(Lavelle *et al.* 1998).

ミミズのように土壤を食べる動物は、その糞が土壤団粒として長期に安定する。ミミズ団粒の中では窒素の無機化や脱窒が進行したり、土壤の物理性が向上する。このようにミミズの死後も他の生物に影響する作用をもつ生物が、エコシステムエンジニアと呼ばれている。ミミズ攪乱型土壤では、糸状菌の割合が相対的に減少し(Scheu & Parkinson, 1994), 糸状菌群集も成長の早い種が優占したり、多様性が減少する(McLean & Parkinson 2000).

島根県の中部に生息するミドリババヤスデ(*Parafontaria tonomicia*)は成虫になっても土壤と落葉の両方を食べる。野外に設置したマイクロコズムにヤスデの密度を変えて生活させ、土壤水に溶出するイオン濃度を測定した。わずか6週間のヤスデの摂食により、ヤスデを経由した窒素が土壤で硝化され、陽イオンの移動が高まっていた(図4)。植物にとってこのようなヤスデによる土壤の変化は利用可能な土壤養分量を増している。土壤ではヤスデの摂食により微生物バイオマスは減少したが、微生物の活性は高まっていた。大型土壤動物が進入できないように小さな網目で作ったリターバッグに落葉を詰めて、Mull と Moder の土壤でリターバッグ中のササラダニ群集の定着を観察すると、全体の群集構造が大きく異なるにもかかわらず、リターバッグ中のサブ群集は基本的に Moder でみられる群集とよく似た群集構造を示した(Kaneko, 1995)。落葉を攪乱する大型土壤動物がいないと腐生性の糸状菌を経由する分解系に移行することを示している。このように ecosystem engineer の大型土壤動物は土壤における分解系の性質を大きく作用するキーストン種である。

ここで述べたように、土壤での種間関係は枯死した有機物という使いにくい資源の共同利用という意味を持っていた。しかしいったん土壤に定着した微生物と動物はお互いを栄養源として利用し合うことになる。

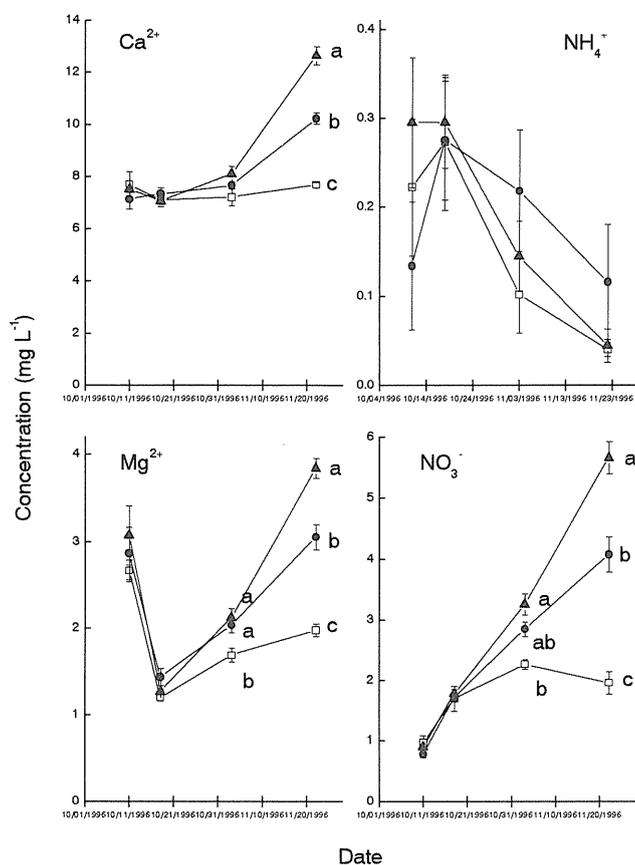


図4 ミドリババヤステ (*Parafontaria tonominea* ATTEMES) による土壌の栄養塩類の移動. 島根県中部の島根大学附属三瓶演習林のコナラ林にて測定. (Kaneko, 1999 を改変).

引用文献

Abe T, Higashi M (1991) Cellulose centered perspective on terrestrial community structure. *Oikos* 60: 127-133.

Bengtsson G A, Erlandsson A, Rundgren S (1988) Fungal odour attracts soil Collembola. *Soil Biology and Biochemistry* 20: 25-30.

Hairston N G, Smith FE, Slobodkin LB(1960) Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 44: 421-425.

服部勉・宮下清貴 (1996) 土の微生物学 養賢堂 pp170.

- Kaneko N (1995) Community organization of oribatid mites in various forest soils. In: Edwards CA, Abe T, Striganova BR (eds) Structure and Function of Soil Communities. Kyoto University Press, Kyoto, pp 21-33.
- Kaneko N (1999) Effect of millipede *Parafontaria tonominea* Attems (Diplopoda: Xystodesmidae) adults on soil biological activities: A microcosm experiment. Ecological Research, 14: 271-279.
- Kaneko N, McLean MA, Parkinson D (1995) Grazing preference of *Onychiurus subtenuis* (Collembola) and *Oppiella nova* (Oribatei) for fungal species inoculated on pine needles. Pedobiologia 39: 538-546.
- Klironomos JN, Widden P, Deslandes I (1992) Feeding preferences of the collembolan *Folsomia candida* in relation to microfungus successions on decaying litter. Soil Biology and Biochemistry 24: 685-692.
- Klironomos JN, Kendrick, WB (1995) Stimulative effects of arthropods on endomycorrhizas of sugar maple in the presence of decaying litter. Functional Ecology, 9: 528-536.
- McBrayer JF (1973) Exploitation of deciduous leaf litter by *Apheloria montanta* (diplopoda: Eurydesmidae). Pedobiologia 13: 90-98.
- McLean MA, Parkinson D (2000) Field evidence of the effects of the epigeic earthworm *Dendrobaena octaedra* on the microfungus community in pine forest floor. Soil Biology and Biochemistry 32: 351-360.
- Nadelhoffer KJ, Raich JW (1992) Fine root production estimation and belowground carbon allocation in forest ecosystems. Ecology 73: 1139-1147.
- Nakamura Y, Matsuzaki I, Itakura J (1992) Effect of grazing by *Sinella curviseta* (Collembola) on *Fusarium oxysporum f.sp. cucumerinum* causing cucumber disease. Pedobiologia 36: 168-171.
- Newell K (1984a) Interaction between two decomposer Basidiomycetes and a Collembolan under Sitka spruce: distribution, abundance and selective grazing. Soil Biology and Biochemistry 16: 227-233.
- Newell K (1984b) Interaction between two decomposer Basidiomycetes and a Collembolan under Sitka spruce: grazing and its potential effects on fungal distribution and litter decomposition. Soil Biology and Biochemistry 16: 235-239

- decomposition. *Soil Biology and Biochemistry* 16: 235-239
- Petersen H, Luxton M (1982) A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 287-388.
- Raich JW, Nadelhoffer KJ (1989) Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology* 70: 1346-1354.
- Scheu S, Parkinson D (1994) Effects of earthworms on nutrient dynamics, carbon turnover and microorganisms in soils from cool temperate forest of the Canadian Rocky Mountains: laboratory studies. *Applied Soil Ecology* 1: 113-125.
- Shaw PJ (1992) Fungi, fungivores, and fungal food webs. In: Carroll GC (ed) *The Fungal Communities* (second edition). Dekker, New York, pp 295-310
- Siepel H, De Ruiter-Dijkman EM (1993) Feeding guilds of oribatid mites based on their carbohydrase activities. *Soil Biology and Biochemistry* 25: 1491-1497.
- Swift MJ, Heal OW, Anderson JM (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell, Oxford, 372pp.
- 武田博清 (1994) 森林生態系において植物-土壌系の相互作用が作り出す生物多様性. *日本生態学会誌* 44: 211-222.
- Visser S (1985) Role of the soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. IN: Fitter AH, Atkinson D, Read DJ, Busher M (eds) *Ecological Interactions in Soil*. Blackwell, Oxford, pp 297-317.
- Wardle DA, Giller KE (1997) The quest for a contemporary ecological dimension to soil biology. *Soil Biology and Biochemistry* 28: 1549-1554.

4. 森林土壌における樹木から根を経由した炭素のダイナミクス

金子信博¹⁾・中村順子²⁾

1) 現在の所属：横浜国立大学環境科学研究センター

2) 島根大学大学院農学研究科

はじめに

森林の炭素収支は地球レベルでの炭素の動態を把握するために高い精度が要求されている。森林の一次生産のうち、樹木の葉は食葉性昆虫に食べられる割合はわずかで、実際にはほとんどが林地に落ちて土壌で分解される。リターフォール量やリターの土壌での分解については、森林の生産量や物質循環速度の指標として多くの測定例がある。一方、土壌で養分や水分の吸収をおこなっている樹木の細根の年間の生産量や枯死量、さらに分解量についてはよくわかっていない。これらは森林の炭素収支の推定に大きな部分を占めると考えられる。

細根の現存量と生産量については土壌という環境の制約のため測定が困難である。しかし、過去さまざまな方法が開発され、その主なものには1) 年間の現存量の最大値と最小値の差を生産量とする方法、2) 根を除いた土を土壌に挿入して新たに生育してきた根を再び掘り上げる方法(In growth method)、3) ネットを土に指し入れ、一定期間に通った根の数を数える方法などがある。

Raich & Nadelhoffer (1989) は地下部への炭素の投資量はさまざまな森林でほぼ一定であり、落葉のリターフォール量のおよそ3倍であることをあきらかにした。また、Nadelhoffer & Raich (1992)は地下部への炭素の投資量のうち約30%が細根の生産に使われ、残りは根の呼吸と根圏への滲出物(Rhizodeposition)であるとした。これらの研究は多くの研究例をまとめることによって得られたもので、個々の研究例の間のばらつきは大きい。

土壌呼吸は根の呼吸、根圏生物の呼吸、および非根圏での従属栄養生物の呼吸を合わせたものである。細根や従属栄養微生物の土壌呼吸への寄与率について、Kelting *et al.*

(1998) は、土壌を非破壊で根ごと掘り出し、恒温器で培養しながら土壌呼吸速度をはかることで、根、根圏、根圏以外の土からの炭酸ガス放出量を推定した。すなわち、根圏以外の土壌では主に落葉由来の有機物の分解から、また根圏では根圏からの二次産物を利用した呼吸を行っているということになる。細根による Rhizodeposition は地下の炭素循環の約50%を占める。したがって、落葉のリターフォールによる炭素のほか、土壌ではより多くの炭素が樹木の根を経由して移動してきており、炭素収支を考える際に無視できないことが明らかである。また、分解系を構成する土壌生物は、かなりの割合で根と栄養的に関係していると考えたほうがよい。根と微生物の関係は菌根共生や根圏微生物の解析といった形で研究されてきている。一方、土壌動物は落葉食のものに関する研究が中心で根を直接食べたり、根圏微生物を利用するものについての詳細な

研究は少ない。しかし、炭素のフローから考えると、従属栄養生物である土壤動物も根からの炭素と直接、あるいは間接に関わっていることが予測できる。

本研究では、スギ人工林とアカマツ・コナラ天然生林の2つの森林で土壤呼吸の季節変化、細根の生産速度、分解率を測定し、土壤コアを培養して根、根圏、非根圏の呼吸速度を分離して、森林土壤における炭素循環の詳細を求めることを目的とした。

調査地と調査方法

調査地は、島根県中部にある島根大学生物資源学部附属三瓶演習林の多根団地 23 林班(島根県大田市三瓶町多根 N35° 09′ 40″ E132° 37′ 29.5)と獅子谷団地 5 林班(飯石郡頓原町角井 N35° 09′ 11″ E132° 37′ 34″)である。多根団地のプロットは、1963 年植栽のスギ人工林で、標高 400m、斜面方位 NW、傾斜 20°、面積 0.8 ha、立木密度 1260 本/ha、平均胸高直径 27.1cm であった。獅子谷のプロットは、コナラ・アカマツ混交林で、標高 440m、斜面方位 SE、傾斜 18°、面積 0.8 ha、コナラの立木密度 375 本/ha、平均胸高直径 20.6 cm、アカマツの立木密度 263 本/ha、平均胸高直径 39.9 cm であった。どちらのプロットも土壤は適潤性黒色土壤偏乾亜型 (Bl_{D(a)}) であった。表層土 (0~15cm 深) の礫含有率は多根団地では 11%と大きく、獅子谷はわずか 1%であった。

細根の現存量

土壤ごと細根を採取する土壤コアサンプリング法を用いて、細根の現存量を明らかにした。1997 年 4 月 11 日、6 月 11 日、9 月 10 日、12 月 10 日に、プロット内のスギとコナラ、アカマツをランダムに各樹種 3 本選び、樹幹からの距離が 30cm の地点と 100cm の地点から土壤ごと根を採取した。根は採取面積 25 cm² のハンドオーガーを用いて、A₀層から深さ 15cm まで採取した。サンプルはビニール袋に入れて実験室に持ち帰り生根を選別した。黒色で髓と皮層が簡単に離れてもろいものを枯死根として分けた。根は選別するまで冷蔵庫で保存し、選別後は 60°Cの乾燥機で 72 時間乾燥し、重量を測定した。さらに、細根の定義を決めるために、1997 年 6 月 11 日に採取した根を直径別に $0 < d \leq 1\text{mm}$, $1 < d \leq 2\text{mm}$, $2 < d \leq 3\text{mm}$, $3 < d \leq 4\text{mm}$, $4 < d \leq 6\text{mm}$, $6\text{mm} < d$ のクラスに分けた。根の直径は乾燥前にノギスで測定した。根のほとんどは直径 1 mm 以下であった(図 1)ので、直径 1 mm 以下の根を細根とした。根重に加えて、パーソナルコンピューターに接続したイメージスキャナ (HEWLETT PACKARD Scan Jet 4c) で根系の画像を取り込み、コンピュータプログラム (NIH image, ver.1.61) を用いて細線化処理をおこない、根長を求めた。

細根の新生量

細根の成長量を求めるために、In-growth 法とネットスクリーン法を用いた。In-growth 法は、細根を取り除いた土壤をメッシュバッグに入れ、細根を採取した場所に

埋め戻して一定期間放置した後に、メッシュバッグを回収して侵入した細根を測定して成長量を推定する方法である。1997年6月11日にスギとコナラとアカマツを各樹種3本選んで、各樹幹からの距離30cm地点と100cm地点で、ハンドオーガー（採取面積 25cm^2 ）を用い A_0 層から深さ15cmの根を土壤ごと採取した。その後、同じ樹種の樹幹周辺の土壤を2mmメッシュのふるいを用いて有機物を除き、土壤のみをメッシュバッグに詰め（250g）、根を採取した穴に埋め戻した。メッシュバッグはナイロンストッキングを用いた。ハンドオーガーで採取した根は実験室に持ち帰り、選別して秤量した。1997年10月16日、1998年3月13日、6月23日、9月5日にメッシュバッグを回収して、メッシュを通過した根数を測定し、メッシュバッグ内に侵入した根を選別し、 60°C の乾燥機で72時間乾燥させ、重量を測定した。

ネットスクリーン法は、ネットを土壤中に差し込んで、一定期間に網目を通過して成長する根を測定し、一区間に占める細根の成長する長さや量を推定する方法である。1997年4月24日にスギ・コナラ・アカマツを各樹種10本選んで、各樹幹から30cm地点と100cm地点にネットを設置した。ネットは1ヶ所につき、水平ネット1枚と垂直ネット2枚で一本の木につき10ヶ所設置した。水平ネット（ $15\text{cm}\times 15\text{cm}$ ）は A_0 層上部に埋め、垂直ネット（ $5\text{cm}\times 5\text{cm}$ ）は、 A_0 層から深さ0cmと15cmの2枚を土壤中に差し込んだ。ネットは2mmメッシュの塩化ビニール製の網戸の網を用いた。ネットを通過した根は、注意深く土壤から引きはがし根数を測定した。ネットは1997年10月16日、1998年3月13日、6月23日、9月5日、11月5日に回収した。

野外における土壤呼吸量と細根の分解速度

土壤呼吸速度を測定するために、1997年5月7日にスギとコナラとアカマツを各樹種5本選んで、各樹幹からの距離30cm地点と100cm地点に塩化ビニール製円筒（直径10.7cm、高さ15cm）を表層から深さ5cmまで差し込んだ。土壤呼吸の測定は円筒の差し込みによる土壤の攪乱による影響を受けないように円筒設置の2週間後から開始し、1ヶ月ごとに測定した。1997年は5月から11月の7回測定した。1998年は4月から9月の6回測定した。測定の方法は密閉アルカリ吸収法を用い、1回の測定時間は24時間とした。CO₂吸収液は2NのKOH溶液を用い、吸収液の容器は直径8cmのシール容器を用いた。吸収液の量は4月から6月と10月から11月では30ml、7月から9月では50mlとした。回収したKOH溶液の中から5ml取り、0.2NのHCl溶液で滴定し、CO₂放出量を定量した。また、土壤呼吸測定時の気温、地温（地中5cm）と表層土の土壤含水率を求めた。また、測定終了後の1998年9月8日に各円筒内に存在するリター、 A_0 層と土壤を採取し、密閉アルカリ吸収法を用いてCO₂放出量を測定した。

土壤中の細根の呼吸量を直接求めることはむずかしい。Bazin(1990)の方法で、土壤呼吸を根の呼吸、根圏土壤からのCO₂放出、土壤微生物の呼吸の3つの成分を、非破

壤の土壌コアを培養して土壌呼吸量の時間変化を解析することで推定した。1998年9月8日にスギ・コナラ・アカマツを各樹種3本選んで、1本につき2ヶ所の土壌を塩化ビニール製円筒（直径10.7cm、高さ25cm）で表層から15cmの深さまで非破壊で採取した。土壌コアは実験室に持ち帰りリターを取り除き、20°Cの恒温器で培養した。土壌呼吸量の測定は、土壌コアを移動したときの振動による攪乱の影響を受けないように、なるべく生根の呼吸量が減少し始めないように採取翌日から開始し、野外調査と同じ方法で1週間ごとにおこなった。水分調整は土壌コア採取時と同じ含水率になるようにした。

細根の分解速度を測定するために、1998年3月13日に、各樹幹から30cm地点と100cm地点に、新しい根の侵入がないように塩化ビニール製の円筒（直径10.7cm、高さ25cm）を表層から深さ15cmまで差し込んだ。これによって土壌中の細根が切断され、土壌中で分解されることになる。6ヶ月後の1998年9月8日に円筒内に存在する細根量を測定した。1997年4月に調査地でもとめた細根現存量と円筒内に残っていた細根量の差から分解量を求めた。

結果と考察

細根の現存量

直径クラスごとの根重の分布を図1に、直径クラスごとの根長の分布を図2に示す。ハンドオーガーで採取できた細根は直径8mmが最大であった。直径1mm以下の根の根重が、スギで58%、コナラで48%、アカマツで56%を占めていた。直径1mm以上の各直径クラスの根は、3~16%であった。根長は、直径1mm以下の根が、スギで97%、コナラで95%、アカマツで96%を占めていた。

糟谷ら(1992)はヒノキの人工林において細根を $0 < d < 1 \text{ mm}$ と $1 \leq d \leq 3 \text{ mm}$ のクラスに分け80%以上が直径1mm以下の根であったと報告しており、Fahey *et al.*

(1994)はsugar mapleとAmerican beechとyellow birchが優占した広葉樹林において、細根を $0 < d < 1 \text{ mm}$ と $1 \leq d \leq 2 \text{ mm}$ のクラスに分け、採取した根のほとんどは1mm以下であったと報告している。細根の太さの分布には種の違いがあると考えられるが、調査木3種においては1mm以上の直径クラスで根量が大きく減少していて、種間差がなかった。このことより1mm以下の根の多くが2mmに肥大成長する前に枯死や脱落がおこっていると考えられる。そこで、本研究は3樹種とも、成長と枯死を頻繁に繰り返す直径1mm以下の根を細根と定義した。

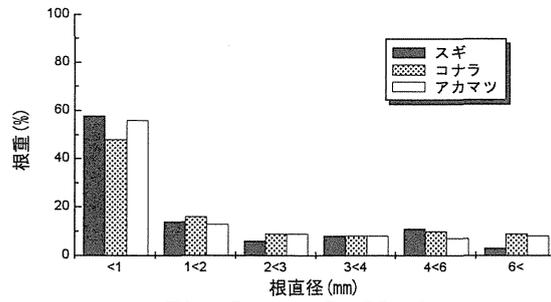


図1 全重量に対する直径別割合

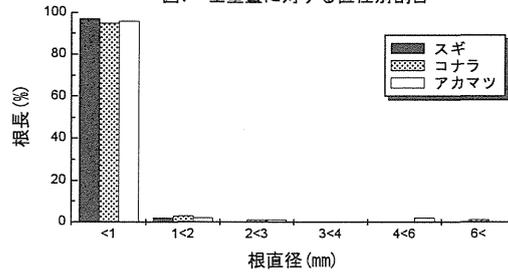


図2 全根長に対する直径別割合

スギとコナラとアカマツの根重あたりの根長 Specific root length (SRL) を図3に示す。樹種別にみると、アカマツの生根の SRL が高くなった。また、スギとコナラの SRL は生根より枯死根が高かったが、アカマツは生根より枯死根が低くなった。アカマツは最末端の分枝根 (root tip) にブラシ状の菌根が密生しており、この菌根化がアカマツの SRL を高くしたと考えられる。また、根が枯死すると分解が始まり軽くなるため生根に比べ SRL は高くなると考えられる。しかし、アカマツは枯死すると根長に大きく影響していた菌根が先に細かく脱落するため、残った枯死根で SRL が低くなったと考えられる。

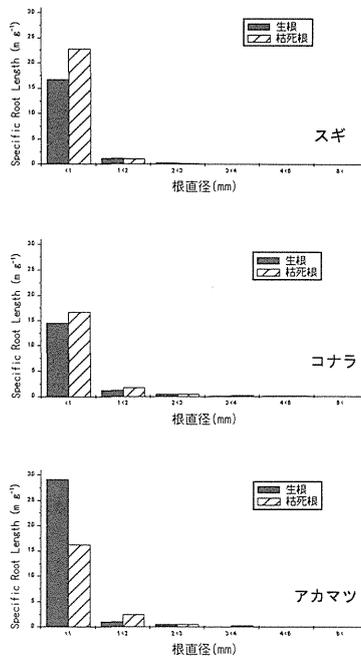


図3 各樹種の直径別 Specific Root Length (根長比)

1997年のスギとコナラとアカマツの細根現存量を表1に示す。年平均現存量は、スギの生根が 118 g m^{-2} 、枯死根が 56 g m^{-2} 、合計 176 g m^{-2} であり、コナラがそれぞれ、 145 g m^{-2} 、 67 g m^{-2} 、 212 g m^{-2} であり、アカマツがそれぞれ、 164 g m^{-2} 、 79 g m^{-2} 、 242 g m^{-2} であった。細根現存量はアカマツ>コナラ>スギの順で多かった。スギ、コナラ、アカマツともに、生根は細根全体の70%、枯死根は30%を占めていた。

表-1 スギ、コナラとアカマツの細根現存量

Sampling date	n	$\text{g m}^{-2} \cdot 15\text{cm}^{-1}$ (standard error)		
		Live	Dead	Total
<i>Cryptomeria japonica</i>				
1997/4/11	8	180 (17)*		180
1997/6/11	24	91 (8)	46 (3)	137
1997/9/10	12	140 (11)	83 (15)	223
1997/12/10	12	124 (12)	40 (4)	164
<i>Quercus serrata</i>				
1997/4/11	8	177 (14)	45 (8)	222
1997/6/11	24	155 (12)	85 (6)	240
1997/9/10	12	127 (19)	77 (8)	204
1997/12/10	12	121 (15)	60 (13)	181
<i>Pinus densiflora</i>				
1997/4/11	8	243 (26)	96 (25)	339
1997/6/11	24	159 (12)	96 (9)	255
1997/9/10	12	124 (14)	77 (9)	201
1997/12/10	12	128 (13)	45 (4)	173

※ 生根と枯死根を分けなかった

細根の新生量

1) in-growth 法における新生根量と根数の時間変化

1997年6月に設置した in-growth コアに侵入した根量の時間変化を図4に示す。15ヶ月後の1998年9月に in-growth コア内に侵入した根量はスギが 70 g m^{-2} 、コナラが 99 g m^{-2} 、アカマツが 68 g m^{-2} であった。1997年10月と1998年9月に in-growth コアに侵入した根量の差から年間細根生産量を求めた(表2)。さらに、細根量が安定した状態を維持しているとみなして、細根の年間の平均現存量を年間新生量で割って平均寿命を求めた。

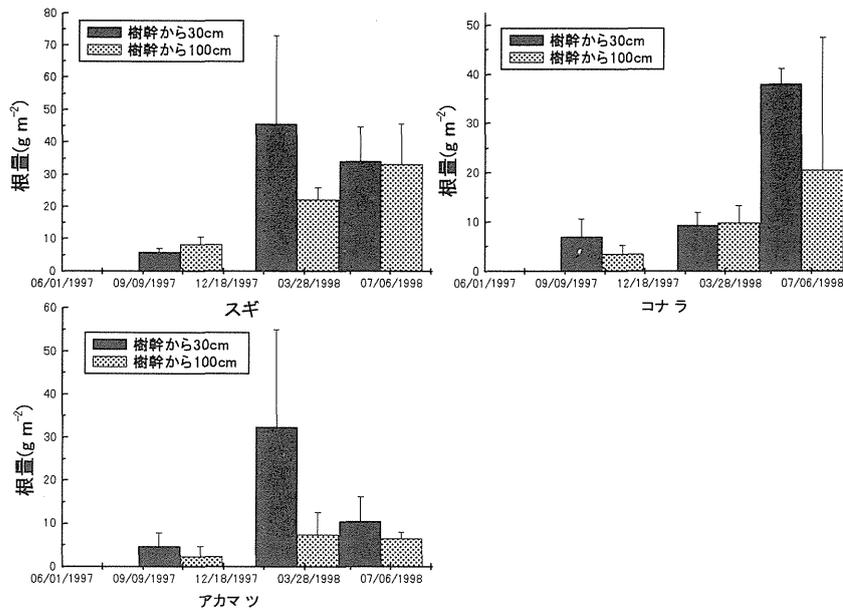


図4 in-growthコアに侵入した根量

表-2 In-growth コアによる年間細根新生量と平均寿命の推定

	Fine root standing crop (t ha ⁻¹)	Annual growth (t ha ⁻¹ yr ⁻¹)	Turn over (Year)
<i>Cryptomeria japonica</i>	1.76	0.63	2.79
<i>Quercus serrata</i>	2.12	0.93	2.28
<i>Pinus densiflora</i>	2.42	0.65	3.72

葉の寿命は落葉樹が1年以下で短く、アカマツ、クロマツが2年前後、常緑広葉樹が1~2年、モミ属、トウヒ属、ハイマツでは5年以上である。また、葉現存量が多い樹種ほど葉の寿命が長いことが知られている。細根の生産と枯死の回転速度は、葉に比べて同じか遅いペースで行われているといえる。

表-3 In-growth コアに侵入した根量とコアを通過した根数との関係

Y : 根量 (g m⁻²) X : 根数

Species	Regression	Coefficient of correlation
<i>Cryptomeria japonica</i>	$Y = 1.01396X - 2.95136$	R = 0.76706*
<i>Quercus serrata</i>	$Y = 2.54777X + 6.20456$	R = 0.91956*
<i>Pinus densiflora</i>	$Y = 2.55277X - 1.04419$	R = 0.94206*

* p < 0.01

表 - 4 ネットの年間通過根数を年間新生根量に換算した値

Species	Annual growth t ha ⁻¹ yr ⁻¹
<i>Cryptomeria japonica</i>	0.302
<i>Quercus serrata</i>	0.575
<i>Pinus densiflora</i>	0.318

In-growth コアに侵入した根量と根数の関係を表3に示す。相関係数は1%水準で有意であり, in-growth コアを通過した根数が多くなるにつれて根量は多くなる関係が得られた。

1997年4月に設置したネットスクリーンを通過した根数の時間変化を図5に示す。ネットスクリーンと通過した根の交点は、スギ>アカマツ>コナラの順で多くなり、In-growth コア試験の通過根数と同様の結果が得られた。樹幹からの距離による通過根数の違いについて、樹幹から30cmと100cmの平均値を求めたところ、樹幹から30cmの根数が多い傾向が見られるが、スギの水平ネットでは有意な差がみられたのみで、スギ垂直ネット、コナラ、アカマツでは有意な差はみられなかった (p>0.05)。次に、土壌の深さによる通過根数の違いについて、垂直ネット0cmと15cmの平均値を求めたところ、土壌の深さ0cmの根数が多い傾向が見られるが、有意な差はみられなかった (p>0.05)。

ネットスクリーン法は細根の成長速度を比較するには、簡便に調査できるよい方法である。しかし、細根を量的に評価するのは難しい。先の in-growth 法で根数が増加すると根量も増加するという関係がみられているので、ネットの通過根数は成長量に比例する。ただし、比例するのは短期間である。なぜなら、in-growth 法では1度コアを通過

した根はそのままコア内で伸長し続け積算されるのに対し、ネット法では1度ネットを通過した根は再び通過しないからである。つまり、長期間の調査では根数が増加せず頭打ちになると考えられる。本調査では、25cm²のネットで設置してから15ヶ月で頭打ちになった。ネット法の根数の結果をin-growth法で得られた根量と根数の関係式に代入し、得られた値をin-growthコアの表面積/ネット面積(339 cm²/25 cm²)倍し、根数を根量に換算した(表4)。やはり、in-growth法の推定値に比べかなり過小な値が得られた。

細根の呼吸量と分解量

1) 野外における土壌呼吸量の季節変化

1997年と1998年の土壌呼吸量の季節変化を図6に示す。地温が高くなる夏期に土壌呼吸量も多くなった。土壌呼吸量は温度に対して指数関数的に増加することが知られており、次式で表される。

$$\log Y = ax + b \cdots \cdots (1)$$

(Y : 土壌呼吸量 CO₂ g m⁻² day⁻¹, T : 温度 °C, a, b : 常数)

土壌呼吸量と地中5cmの温度の回帰式と相関係数を表5に示す

表-5 各処理の回帰式と相関係数

	Regression	Coefficient of correlation
1997		
Cryptomeria 30	$\log y = 0.0303 x + 0.3924$	0.969**
Cryptomeria 100	$\log y = 0.0085 x + 0.6568$	0.638
Quercus 30	$\log y = 0.0218 x + 0.7186$	0.819**
Quercus 100	$\log y = 0.0167 x + 0.7541$	0.715
Pinus 30	$\log y = 0.0148 x + 0.8874$	0.752
Pinus 100	$\log y = 0.0175 x + 0.8402$	0.839*
1998		
Cryptomeria 30	$\log y = 0.0349 x + 0.3223$	0.923**
Cryptomeria 100	$\log y = 0.0335 x + 0.1816$	0.896*
Quercus 30	$\log y = 0.0446 x + 0.2272$	0.831*
Quercus 100	$\log y = 0.0422 x + 0.2788$	0.899*
Pinus 30	$\log y = 0.0378 x + 0.4202$	0.862*
Pinus 100	$\log y = 0.0418 x + 0.3163$	0.836*

※ : P<0.05 ※※ : P<0.01

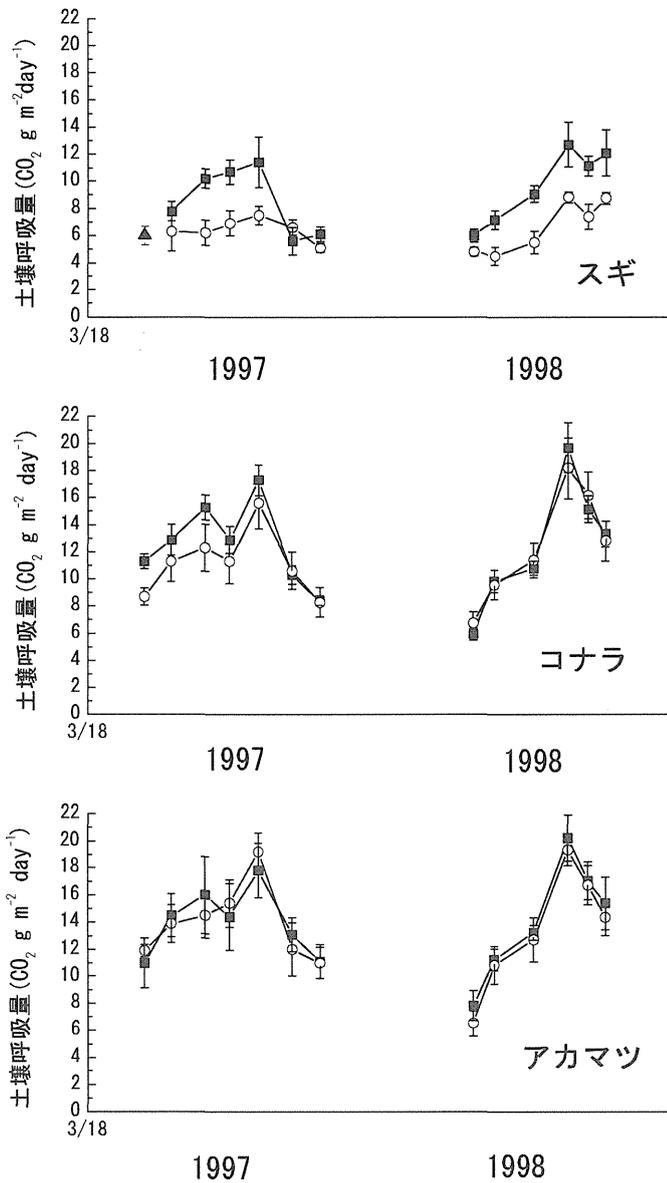


図-6 土壌呼吸量の季節変化 (平均±SE)
 ■ : 樹幹から30cm ○ : 樹幹から100cm

温度が 10°C 変化したときの値の比を示す Q_{10} 値は、97 年においてスギが 1.6、コナラが 1.6、アカマツが 1.5、98 年においてスギが 2.2、コナラが 2.7、アカマツが 2.5 であった。土壌呼吸測定日の最高地温は 97 年 8 月の 23.1°C、最低地温は 97 年 11 月の 10.1°C であった。酒井・堤 (1987) は天然落葉広葉樹林の同一斜面において、上部で 2.33、下部で 1.85 となり、斜面上部のほうが下部より Q_{10} 値が大きく、この違いは土壌水分、細根量、根の呼吸速度、土壌有機物の質の違いに起因すると示している。本研究の年度による Q_{10} 値の違いは、2 年間同じ場所で測定していたので、土壌水分の違いだといえ

る。97年は98年に比べ降水量が多かったため値が低くなったと考えられる。測定日の土壌含水率に違いが表れなかつたが、土壌呼吸を測定した円筒内は含水率のサンプルをとった林床に比べて、含水率の変化が表れやすかつた可能性がある。

樹種別の呼吸量の違いについては、スギ<コナラ<アカマツの順で多くなつた。本結果の Q_{10} 値について、年度間に差がみられるものの樹種間にさほど差がみられないのは、スギ人工林とコナラ・アカマツ林の微生物の呼吸量に差がみられないためと考えられる。また、詳しくはこの章で後述するが、各調査木付近の A_0 層を含む土壌を培養したところ、両林分ともほぼ同量の土壌呼吸量で一定（以後、この一定となつた土壌呼吸量を basal respiration と呼ぶ）となつた。Bazin (1990) は、土壌から放出される CO_2 は、root tissue（土壌中にある生根の呼吸）と rhizosphere（生根の分泌液や溶菌液やガスなどに依存して生活している微生物の呼吸）と root-free soil（林床のリターや土壌中の有機物、rhizosphere からエネルギーを得て生活している微生物の呼吸）の3要素に区別できると報告している。Keltingら (1998) は、このBazinの3要素を考慮し、basal respiration が微生物による呼吸である示している。両林分の basal respiration はほぼ同じ値であつたので、樹種による呼吸量の違いは3種の根量の違いに関係していると考えられる。前述したように、細根量はスギ<コナラ<アカマツの順で多くなり（表2）、さらに、根長においてもスギ<コナラ<アカマツの順で大きくなつた。このことは、土壌呼吸量と細根量に関係があることを裏付けていると考えられる。

樹幹からの距離の違いについて、樹幹からの距離30cmと100cmの土壌呼吸量の平均値を求めたところ、スギは樹幹から30cmと100cmの呼吸量で有意な差がみられ（ $p<0.05$ ）、コナラとアカマツは有意な差がみられなかつた。なぜ、スギの30cm区と100cm区で呼吸量が大きく異なるのか。細根の現存量は、30cm区と100cm区に差がみられなかつた。また、直径1mm以上の太い根量にも差がみられなかつた。細根の新生量は、樹幹から30cm区の方が多い傾向であつたが、3種とも同様の結果であり、スギだけに特筆されるものではない。これらを考慮すると、スギ樹幹周辺では根量あたりの呼吸量 Specific root respiration (SRR) が大きいと考えられる。年間平均生根量あたりの年間呼吸量 (SRR) を表5に示す。30cm区と100cm区の比較のみでは、どちらの値が特徴的であるか述べにくい。しかし、スギは呼吸をさかんに行う根毛が見られないので、コナラやアカマツに比べSRRが小さくなると考えられる。つまり、スギの100cm区で呼吸量が小さくなつたと言うよりは、30cm区で呼吸量が大きくなつたと考えられる。スギの樹幹周辺で特徴的な現象と言え、周辺土壌の酸性化があげられる。三瓶演習林におけるスギ林とコナラ林の樹幹流、林内雨、林外雨のpHの季節変化を図15に示した。スギ林の樹幹流のpHは林内雨に比べ平均で1.6低く、コナラ林のそれが0.2高かつたのに対しスギ樹幹流の酸性化は顕著である。小藤 (1997) は三瓶演習林スギ林において、樹幹周辺の土壌pHは樹幹直下の表層付近で最も低く、樹幹直下部は樹幹から1m離れた場所より0.6も低いと報告している。土壌の酸性化が根の呼吸にも何らかの

影響を与えていると考えられる。または、スギの樹幹流に呼吸を助長する物質が含まれているのかもしれない。土壌の酸性化によって根の呼吸量が増加すると、地上部に配分される同化産物が減少し樹体の活性が弱まる可能性がある。今後、酸性化が根に及ぼす影響について詳しく調べていく必要があると思われる。

表-6 単位重あたりの根の呼吸量 (Specific root respiration) ($C\ t\ ha^{-1}yr^{-1} / t\ ha^{-1}$)

species	Distance from tree base	
	30cm	100cm
<i>Cryptomeria japonica</i>	5.0	3.2
<i>Quercus serrata</i>	4.6	4.7
<i>Pinus densiflora</i>	4.5	4.8

土壌呼吸量は測定木の幹の太さや幹の肥大成長量とは相関がみられなかった。また、樹幹投影面積と土壌呼吸量の関係にも相関がみられなかった。

2) 年間土壌呼吸量の推定

表5の回帰式の常数とプロットの月ごとの平均地温を用いて年間の土壌呼吸量の推定値を表7に示した。年間の土壌炭素放出量は、1997年ではスギが $5.70\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ 、コナラが $9.42\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ 、アカマツが $11.30\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ 、1998年ではスギが $4.94\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ 、コナラが $7.19\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ 、アカマツが $8.93\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ であった。スギ人工林について報告されている値と比較すると、下野ら(1989)は15年生の林分で $4.7\sim 4.97\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ となり、千葉・堤(1967)は $3.81\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ 、萩原ら(1984)は21年生の林分で $6.57\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ となり、本結果はこの範囲内であった。また、福芳(1978)は三瓶演習林のハクウンボク、エゴノキ、シデ、コナラの落葉広葉樹林で $4.3\sim 5.2\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ 、千葉・堤(1967)は天然生のアカマツ林で $3.05\sim 3.70\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ 、ミズナラ林で $3.52\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ 、Nakene *et al.* (1983)はアカマツ林で $12.99\ t\ ha^{-1}yr^{-1}$ と各研究者の報告にばらつきが見られるが、本結果のコナラとアカマツの呼吸量もこの範囲内であった。土壌呼吸量は立地条件、土壌条件によって値が大きく変わるのと同様に年によっても変動する。本結果においても97年と98年の値に差が生じた。これは、年間土壌呼吸量の推定に用いた土壌呼吸量と地温の回帰式(1)で、97年の式は常数bの値が大きく、地温の低い時期に推定値を引き上げたため、年間のトータルで97年が大きくなったと考えられる。

表-7 年間の土壌呼吸量と炭素放出量

	Annual soil respiration (CO ₂ , t ha ⁻¹ year ⁻¹)	Annual carbon (C, t ha ⁻¹ year ⁻¹)
<i>C.japonica</i> 1997	20.9	5.70
1998	18.1	4.94
<i>Q.serrata</i> 1997	34.5	9.42
1998	26.4	7.19
<i>P.densiflora</i> 1997	41.4	11.30
1998	32.7	8.93

3) 非破壊土壌コアを用いて培養した土壌呼吸量の時間変化

培養した非破壊土壌コアの土壌呼吸量の時間変化を図7に示す。土壌呼吸量は、培養開始から10日間で急激に減少し、それ以降はゆっくりと減少していく傾向がみられ、50日で一定な値となった。前述したように、50日以降の一定な呼吸量は各樹種ともほぼ同じ値となり林分による差はみられなかった。Kelting (1998)は土壌呼吸量の時間変化について、培養直後の急激な減少は生根の呼吸が減少したためであり、その後のゆっくりとした減少は可給態炭素が減少したため、呼吸量に変化しなくなったのは炭素の分解が進まず枯渇したため微生物の活動が安定したためであると示している。この考え方(図8)をもとに本結果をそれぞれの呼吸量に分けた(図9)。全土壌呼吸に占める根の呼吸の割合はスギが36%、コナラが47%、アカマツが43%となった。

片桐(1988a)は落葉広葉樹林においてAo層を除去する処理と除去しない処理を設けて土壌呼吸量を測定する方法で全土壌呼吸に占める根の呼吸量の割合は23~40%と報告している。Nakane *et al.* (1983)は80年生のアカマツ林において、地上部の伐採前後で土壌呼吸を測定する方法で47~51%と報告している。本結果はこれらの中間の値となった。Keltingは、本試験と同じBasal respiration法を用いて推定した根の呼吸の割合を32%と示した。そして、Nakane *et al.* (1983)の推定値(47~51%)は、根の呼吸(root respiration)と根圏土壌からのCO₂の放出(rhizosphere respiration)を足した推定値であり、根の呼吸量の割合が過大評価されていると指摘している。しかし、Basal respiration法で最終的に分けられた結果は、イニシャルの値が根の呼吸割合の推定に大きく影響するので、根の活動時期に実験を始めれば、根の呼吸量の割合は大きくなると考えられる。根の活動時期は季節変化がみられるので、実験開始をさまざまな時期に設定すればより精度があがると考えられる。

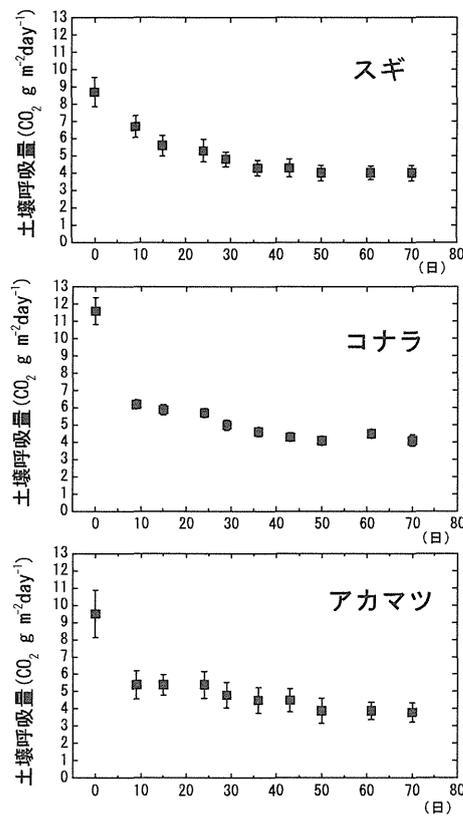


図-7 培養した非破壊土壌コアの土壌呼吸量の時間変化

土壌呼吸量のスギ 36%, コナラ 47%, アカマツ 43%が根の呼吸量だと想定し, 年間細根呼吸量を表に示す.

表-9 年間の細根呼吸量と炭素放出量

	Annual soil respiration (CO ₂ , t ha ⁻¹ year ⁻¹)	Annual carbon (C, t ha ⁻¹ year ⁻¹)
<i>C.japonica</i> 1997	7.52	2.05
1998	6.52	1.78
<i>Q.serrata</i> 1997	16.22	4.43
1998	12.41	3.38
<i>P.densiflora</i> 1997	17.80	4.86
1998	14.06	3.84

4) 根の分解率

土壌中に塩化ビニール製の円筒を埋め込んでから 6 ヶ月後の根の残存率を表 11 に示す. 細根の残存率はアカマツが最も低く, 約 40%が分解していた. スギとコナラの分

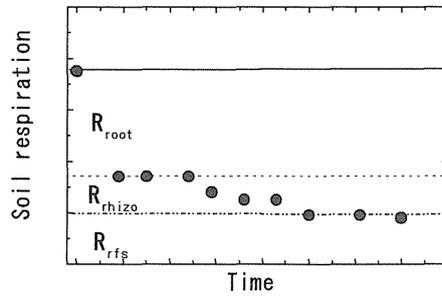


図-8 basal respiration法の考え方
 R_{root} :root respiration R_{rhizo} :rhizosphere respiration
 R_{rfs} :root-free soil respiration

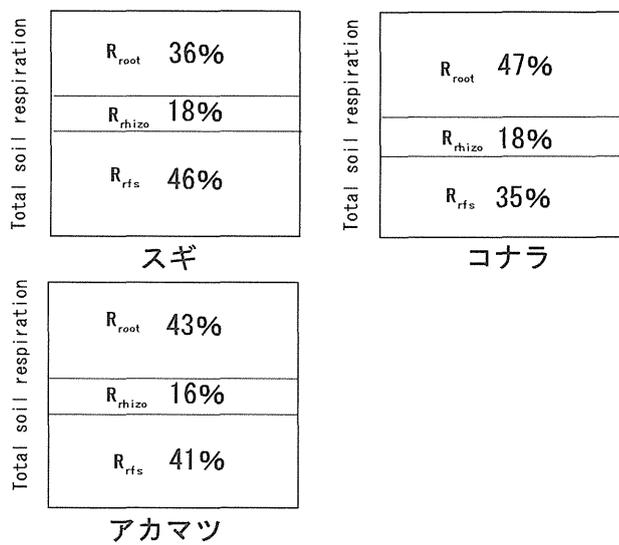


図-9 全土壌呼吸量に占める各呼吸量の割合

解率 30%と比較するとアカマツの細根は分解が早いと考えられる。筆者は細根の選別の際、菌根化した部分をもろく離散するのを確認しており、アカマツ細根の分解を早くしたと考えられる。スギは細根と直径 1mm 以上の太い根で残存率がほぼ同じ値であったが、コナラとアカマツでは太い根の方の残存率が高くなった。アカマツの太い根で残存率が 100%を超えたのは、円筒内に直径 8mm の根が 2 本通過していたコアがあり、このコアの値が残存量を引き上げたと考えられる。雑賀 (1992) はリターバック法によるスギの細根 ($d < 2\text{mm}$) の分解実験において、198 日後の残存率は 1+2 次根で 83.9%、3 次根で 72.9%、4 次根で 75.5%であったと報告している。分解実験の方法は違うが、ほぼ同じ残存率が得られた。雑賀は細根を回数によって区別しており、根端の 1+2 次根の残存率は 3 次根や 4 次根より 10%高くなったのは、実験初期の分解の遅れたためであると報告している。

総合考察

森林生態系の炭素循環では，大気から樹木の葉の光合成によって同化された炭素は，
表 - 10 根の残存率 (%)

Species	n	Root Diameter	
		1 mm < d	1 mm > d
<i>C.japonica</i>	6	70	73
<i>Q.serrata</i>	6	69	88
<i>P.densiflora</i>	6	59	116

樹体をつくとともに，その一部は呼吸によって大気中に還り，また，落葉，落枝および枯死した根の形で林地に加えられる．これがまた林地で分解を受け，二酸化炭素として再び大気中に還る．すなわち炭素の循環は大気中から二酸化炭素を取り入れることから始まり，最後は土壌からの二酸化炭素の放出で終わる．ここでは，細根の枯死による土壌への有機物供給量と呼吸量を地上部からの葉のリターフォール量と比較し，土壌呼吸の中心的役割として細根が炭素循環にどのように影響を与えているか検討した．リターを葉に限定したのは，短期間で生産と枯死を繰り返すことなど生活史が細根と似ており，地上部と地下部の比較対象になると考えたからである．また，大型のリター (Coarse Woody Debris: 枯枝，枯死木，切株) の現存量および分解過程は森林で大きな部分を占めるが，これらの大型リターの前存量の変化は長期による調査が必要である．さらに，スギ人工林とコナラ・アカマツ林の2つの異なった林分について細根の動態の違いを比較検討した．

本研究の森林土壌における炭素循環モデルを図 11 に示す．細根の枯死量は新生量と同量と考えた．細根の枯死根量は，スギで $0.63 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ ，コナラで $0.93 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ ，アカマツ林で $0.65 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ となる．また，新生根量から推定した枯死根量の割合は，土壌から根を選別した際，生根 (70%) と枯死根 (30%) に分けた割合と似ていた．三瓶演習林の葉リターフォール量はスギ人工林で $4.38 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ (金子ら，1998)，コナラが優占し，尾根部にアカマツが分布する落葉広葉樹林 (コナラ 60%，アカマツ 8%) で $3.80 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ (片桐，1988b) と報告されている．細根の枯死量は，葉のリターフォール量より小さい値となった．土壌呼吸は大きく分けると，微生物による有機物分解の際に放出される炭素と根の呼吸である (Raich & Nadelhoffer, 1989)．根の呼吸は，生根の呼吸と根が影響を与える土壌部位 (根圏) において根の分泌液，溶菌液などと一緒に土壌に溶け出す炭素である．根・根圏・有機物からの炭素放出量の割合は，それぞれ，スギで 36%，18%，46%，コナラで 47%，18%，35%，アカマツで 43%，16%，41% であった．生根の呼吸と根圏と枯死根分解による炭素放出を加えた根由来の炭素放出は，スギが $3.01 \text{ Ct ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ ，コナラが $5.57 \text{ Ct ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ ，アカマツが $6.15 \text{ Ct ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ で，落葉の炭素量と比べてかなり大きくなった．これは，両林分にあてはまる．これらのこと

から、細根は地上部の葉と同様に森林の炭素循環において重要であることがわかった。細根の生産量は地上部生産量の2倍になる (Fahey 1994) という報告があり、土壌呼吸に占める細根の影響がさらに大きいことが考えられる。

大気中の炭素を固定する光合成量、純生産量は、スギ人工林がそれぞれ 50~84, 15~29 $\text{t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$, 落葉広葉樹林が 14~44, 8~19 $\text{t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ (堤 1987) で、スギ人工林の炭素固定量は大きい。一般に落葉広葉樹林より常緑樹林の方が林分葉量が多く、森林の生産量は、より葉量の多い常緑樹林の方が大きい値を示す傾向がある。落葉広葉樹林の純生産量の少なさは、葉量の少なさと生育期間の短さが影響しているとされている。コナラ・アカマツ林はスギ人工林に比べ、細根現存量が多く、その分細根の呼吸量も多くなった。このことも純生産量を少なくしている原因と考えられる。

これまで森林生態系での炭素は、大気中の二酸化炭素、植物体および土壌に均衡的、安定的に貯蔵されていると考えられてきた。しかし、近年における森林伐採による植物体からの炭素の放出や人間活動の増加により、大気中の二酸化炭素の濃度が上昇し、その均衡が破られつつあり、問題となっている。Jones *et al.* (1998)は、モデル生態系 Ecotron を用いて、二酸化炭素濃度上昇が土壌生態系に与える影響を調べた。二酸化炭素の濃度上昇は根を通しての植物から土壌への炭素投資量を増やすことが示され、トビムシの群集構造が変化していた。このような変化は土壌動物が根経由の Rhizodeposition に大きく依存していることを示唆しており、土壌系の生物の動態に細根と Rhizodeposition の測定が大きな意味を持つと言える。

引用文献

- 千葉喬三・堤利夫 (1967) 森林の土壌呼吸に関する研究 (1) 土壌呼吸と気温との関係について。京都大演報 39 : 91-99
- Fahey, T.J. Hughes, J.W. (1994) Fine root dynamics in a northern hardwood forest ecosystem, Hubbard Brook Experimental Forest, NH. *Ecology*, 82 : 533-548
- 福芳隆博 (1978) 三瓶落葉広葉樹林における土壌呼吸量について。島根大学農学部卒業論文
- 荻原秋男ら (1984) スギ人工林の土壌呼吸。95 回日林論 : 361-364
- Jones, T H. Thompson, L J. Lawton, J H. Bezemer, T M. Bardgett, R D. Blackburn, T M. Bruce, K D. Cannon, P F. Hall, G S. Hartley, S E. Howson, G. Jones, C G. Kampichler, C. Kandeller, E. Ritchie, D A. (1998) Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. *Science*, 280: 441-443.
- 金子信博・片桐成夫・山下博・北岡直樹・富永明良 (1998) 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。島根大学生物資源科学部研究報告, 2: 7-13.
- 片桐成夫 (1988a) 落葉広葉樹林における土壌呼吸に占める根の呼吸量の推定。日本林

学会誌 70(4) 151-158

- 片桐成夫 (1988b) 中国山地の落葉広葉樹二次林における物質循環の斜面位置による相違. 日本生態学会誌 38: 135-145
- Kelting, D L. Burger, J A. Edwards, G S. (1998) Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soils. *Soil Biol. Biochem.* 30(7): 961-968
- 小藤隆一 (1998) スギ人工林の樹幹流圏土壌と林内雨圏土壌における物質循環の比較. 島根大学大学院農学研究科修士論文
- Nadelhoffer, K J. Raich, J W. (1992) Fine root production estimation and belowground carbon allocation in forest ecosystems. *Ecology*, 73(4): 1139-1147.
- Raich, J W. Nadelhoffer, K J. (1989) Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 70(5): 1346-1354.
- Nakene, K. Yamamoto, M. Tsubota, H. (1983) Estimation of root respiration rate in a mature forest ecosystem. *Jap. J. Ecol.*, 33 : 397-408
- 酒井正治・堤 利夫 (1987) 温帯落葉広葉樹林の2タイプの土壌における炭素収支 (II) 土壌呼吸速度の季節変化とそれに及ぼす土壌環境要因. 日本林学会誌, 69: 41-48
- 雑賀謙彰 (1992) スギ人工林における細根の動態に関する研究. 島根大学大学院農学研究科修士論文.
- 下野竜志・武田博清・岩坪五郎・堤 利夫 (1989) スギとヒノキ人工林における土壌呼吸の季節変化. 京都大学農学部演習林報告, 61:46-59
- 堤利夫 (1987) 「森林の物質循環」UP バイオロジー, 東京大学出版会 (東京), pp. 124

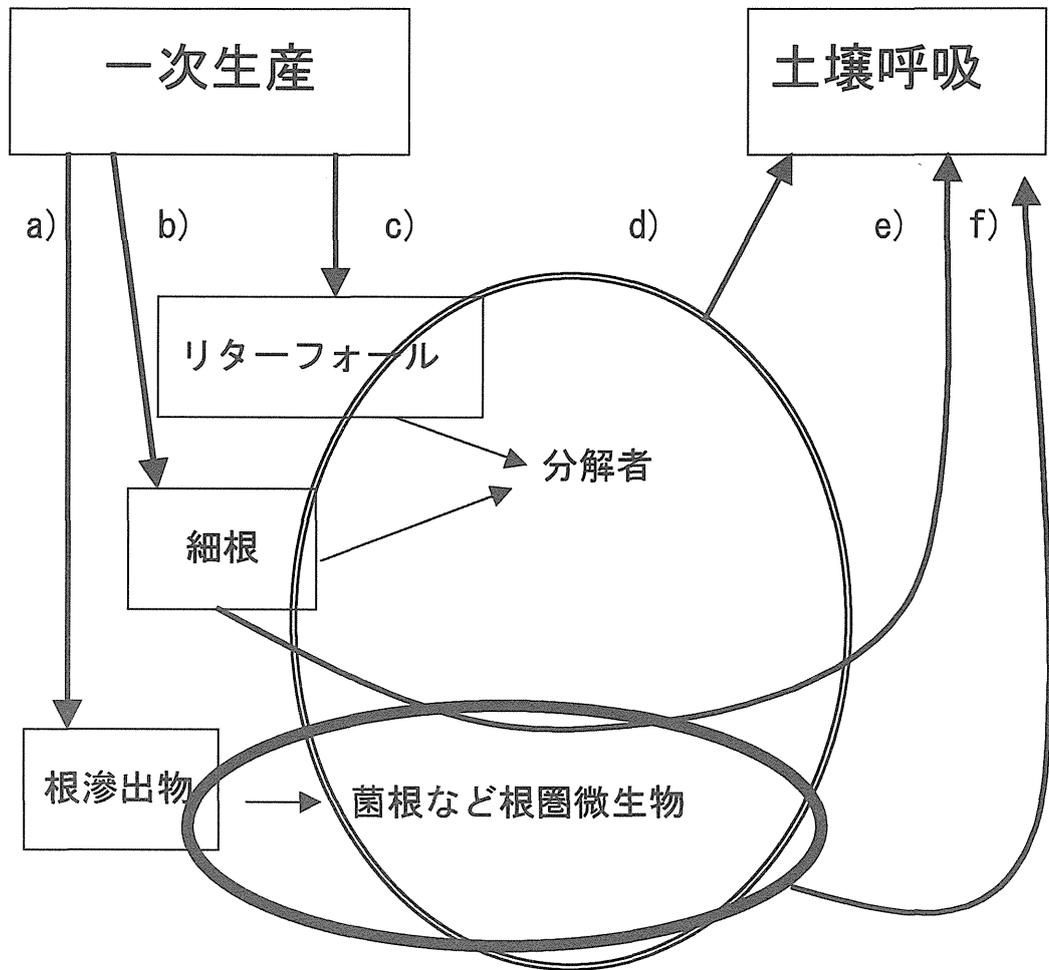


図-10 (a) 森林土壌の炭素循環モデル

- (a) : 根圏（根の分泌液など土壌に溶け出す炭素）
- (b) : 細根の生産と呼吸
- (c) : 地上部リター
- (d) : 土壌有機物の分解
- (e) : 細根の呼吸
- (f) : 根圏生物の呼吸

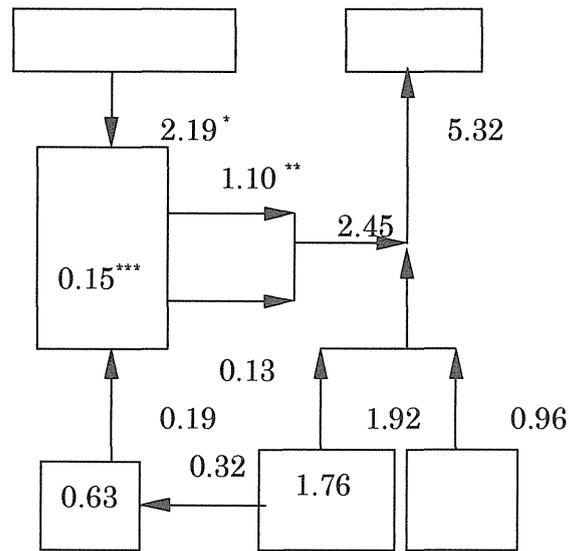


図-11 (a) スギ林土壌の炭素循環 (Ct ha⁻¹yr⁻¹)

*リターフォール量 (金子・山下,1987) **分解率 (山下,1986)

***土壌の有機炭素量 (小藤,1997)

コナラ

アカマツ

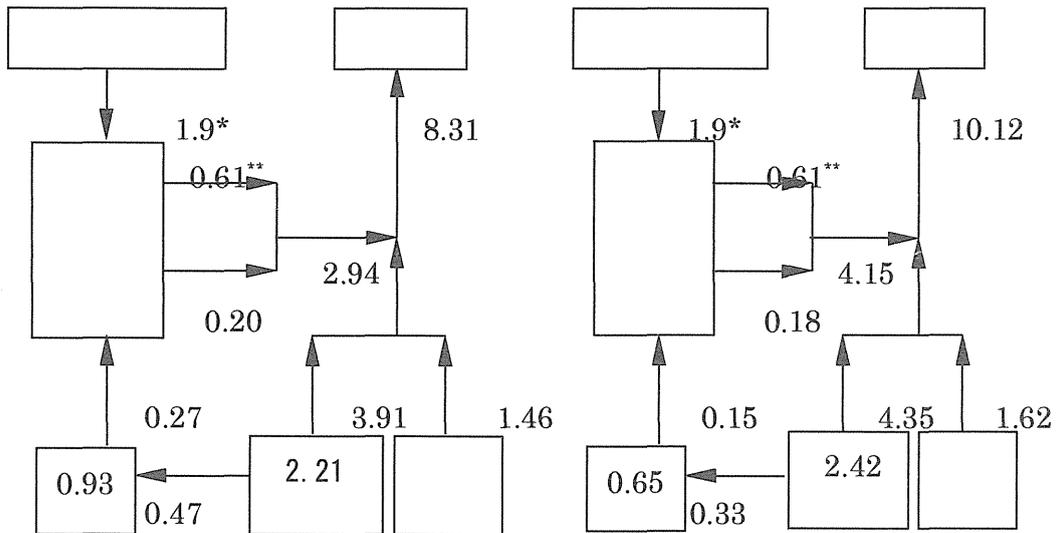


図-11 (b) コナラ・アカマツ林土壌の炭素循環 (Ct ha⁻¹yr⁻¹)

*リターフォール量は落葉広葉樹林の値 (片桐ら,1991) **分解率はコナラ 50%アカマツ 50%混合リターの場合 (Salamanca,1995)

以下の頁は著作権者の許諾を得ていないため、公表できません。

p. 37 ~ p. 45.

p. ~ p.

p. ~ p.

p. ~ p.

p. ~ p.

6. オオフォルソムトビムシ (*Folsomia candida* (Willem))のコツブタケ (*Pisolithus tinctorius*(Pers.))菌根菌を用いた餌選択実験

金田 哲

はじめに

殆どの植物は、根にカビとの共生器官である菌根を形成する。この共生器官である菌根を通して、植物は菌に光合成で得た炭水化物を菌に供給する。一方菌は土壤中から吸収した栄養塩や水分の一部を植物に供給している。土壤中における菌根菌系のバイオマス量は大きく(Allen, 1991), 菌根菌系が植物から供給される一次生産の量は、4-20%と推定されている(Smith and Read,1997)。また土壌には殆どが菌食性であるトビムシ、ササラダニが土壌中に 1m²当たり数万個体と多くの個体が生息している(Petersen and Luxton, 1982)。このことからトビムシ、ササラダニといった菌食者が植物-菌根共生系に与える影響は大きいと考えられ、多くの研究が行われてきた。(Klironomos and Kendrick,1995; Lussenhop,1996; Larsen andJakobsen,1996; Setala et al., 1997)。

これまでに行われてきた菌根菌を用いた餌選択実験は、内生菌根では Moor et al.(1985), Thimm and Larink(1995), Klironomos and Kendrick(1996), Klironomos and Ursic(1998)によって行われ、外生菌根では、Shaw(1985, 1988), Schultz(1991), Hoil et al.(1994)によって行われている。餌選択実験は、土壌において菌食者がどの種を、またどの様な状態の菌を摂食しているか予測するために重要である。例えば菌食者は、腐生菌、寄生菌、共生菌のどのグループを好むのか、また活性や栄養塩濃度の違いが餌選択性に関係があるかを調べる事が可能となる。内生菌根を用いた実験では、栄養塩培地による菌の純粋培養が技術的に困難なため、菌を根に接種した菌を餌選択実験に用いている。一方外生菌根を用いた実験では、培地上での菌の純粋培養が可能のため、培地上に生育している菌系をトビムシの餌選択実験に用いている。しかし栄養塩培地上の菌系と森林土壌に存在する菌系とでは、菌系の物理的、化学的性質は異なる。物理的性質の違いでは、培地上の菌系は、菌根上に発達する菌鞘や、テングタケやナラタケなどが形成する菌糸束といった形態を作らない。また、化学的性質の違いでは、栄養塩培地上では生産しなかったり生産量が少ないが、菌根を形成すると生産したり、生産量が増加したりする物質が知られている。例えばマツタケ菌は、培地上では生産しないけれど、菌根を形成するとある抗生物質を生産する(今関, 1979)ことが知られている。また Baumert et al.(1997)の研究では、コツブタケ菌は、培地上よりも、菌根を形成している方がトリテルペノイドの生産量が多いことが分かっている。こういったことから菌根菌を用いた餌選択実験では、栄養塩培地と菌根上の菌系とでは、トビムシの臭いの感受物質が異なることが考えられる。

植物は多くの一次生産を菌根菌に提供することから、トビムシの菌根菌系の摂食によ

る栄養塩や水の吸収量低下は、植物にとって不利となる。このため容易に菌根菌糸がトビムシやササラダニといった菌食者に摂食されるとは考えにくく、菌側は菌食者に対して物理的、化学的防御を行っていると考えられる。菌根の老化や土壌の乾燥などのストレスがかかることによって、菌根菌糸は菌食者に摂食されやすくなることが考えられる。

今までの餌選択実験では、数種類の菌をトビムシに与え、どの菌をトビムシが選択するかといった実験が行われてきた。しかし、そういった実験に使われる菌は培養しやすい菌に限定され、トビムシの選択できる種数も限られている。しかし、自然土壌では多数存在している微生物の中から、トビムシは餌を選択することになる。土壌微生物が多数存在する中で、どのように菌根がトビムシに摂食されるか調べた研究はない。

本研究では、以下の3つのことについて調べた。トビムシは、栄養塩培地上と菌根上の菌糸の選択性はないか？菌根を根から切断することで菌根の活性を操作したとき、トビムシの選択性は変化するか？自然微生物群集下において、トビムシは菌根菌糸を摂食するか？

実験生物は、菌食生のコスモポリタン種で学術的にもよく使われている半土壌性のトビムシを用いた。菌根菌は、コスモポリタン種で林業的にも学術的にもよく使われているコツブタケを用いた(丸本ら, 1999; 岡部ら, 1994; Marx et al., 1977; Reid et al., 1983; Hoil et al., 1994)。

方法

動物

島根県松江市の島根大学生物資源科学部圃場の土壌からツルグレン装置を用いて抽出したオオフォルソムトビムシ(*F. candida*)を、餌はドライイーストを用い活性炭・焼き石膏の培地で 22.5°Cの恒温器(SANYO MIR-253)を用いて実験まで飼育した。トビムシの飼育容器から実験シャーレへの移動は、CO₂ガスでトビムシを麻酔し、実体顕微鏡下で体長を測定した後、選択実験を行うガラスシャーレに投入した。

菌

滋賀県大津市田上山で採取したコツブタケ(*P. tinctorius*)を用いた。栄養塩培地上の菌糸は、MMN 培地を敷いたシャーレに菌を接種し 22.5°Cで培養した菌糸コロニーの端を用いた。菌根は、15000lux,26°C,14 時間, 0lux,24°C,10 時間のグロースチャンバー(EYELA FLI-161)で培養しているアカマツ(*Pinus densiflora*)にコツブタケ菌根を活着させたものを用いた。

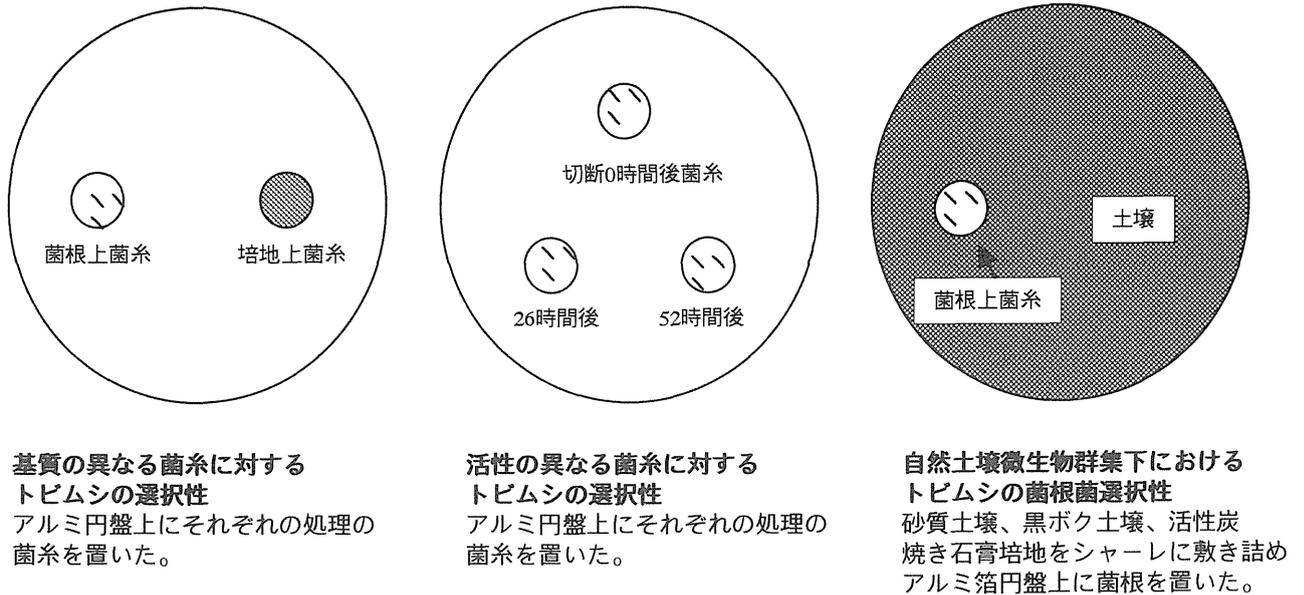


図-1 各実験の菌糸配置図

実験手順

○基質の異なる菌糸に対するトビムシの選択性

活性炭・焼き石膏培地を敷いたガラスシャーレ(直径 8.7cm)に、図 1 のように 2 地点にそれぞれの菌糸を置いた。片方に MMN 培地で培養したコツブタケを、もう一方にアカマツに活着している菌根を置いた。培地で培養したコツブタケは、直径 5mm のコルクボーラーでくりぬいたものを用いた。細根と菌根の境界からピンセットで長さ 0.6mm 程度の菌根を切り取った。菌根菌糸と栄養塩培地の基質の表面積を合わせるため、菌根の個数と大きさを調節した。栄養塩培地の円盤は、活性炭・焼き石膏培地に水を吸われないように直径 1.1cm のアルミ箔を敷いた。菌根菌糸も栄養塩培地同様にアルミ箔を敷いた。測定方法は、時間毎にシャーレを観察し、それぞれの菌糸を摂食しているトビムシの個体数を計測した。観測時間は、トビムシをシャーレに投入してから 0,1,3,6,12,24,48 時間後に測定した。トビムシの体長は 0.8-1.2mm の個体を用いた。トビムシはガラスシャーレ当たり 20 個体投入し、実験の繰り返しは 10 回で行った。

○活性の異なる菌根に対するトビムシの選択性

活性炭・焼き石膏培地を敷いたガラスシャーレ(直径 8.7cm)に、それぞれの場所に切断後 0,26,52 時間の菌根を図 1 のように 3 地点に置いた。26,52 時間処理の菌根は、切断後実験に使用するまで活性炭焼き石膏の培地上で 22.5°C の恒温器で保存した。菌根は、直径 1.1cm のアルミ箔を敷き、その上にのせて実験を行った。菌根の表面積は、5mm² となるように菌根の個数と大きさを調節した。トビムシの個体数測定は

0,1,3,6,12,18,24,32,40,48 時間後のそれぞれの処理の菌根にいるトビムシの個体数を調べた。トビムシをシャーレ当たり 30 個体投入し実験を行った。トビムシの体長は、0.8-1.2mm の個体を用い、繰り返しは 10 回で行った。

○自然土壌微生物群集下におけるトビムシの選択性

兵庫県西宮市の花崗岩を母材としたアカマツが生育している砂質土壌、横浜国立大学構内のミズキの生育している黒ボク土壌を処理土壌とし、コントロールとして活性炭・焼き石膏培地をそれぞれシャーレに厚さ 2mm になるように敷いた。図 1 のように土壌の上に直径 1.1cm のアルミ箔を置きそのうえに菌根を置いた。菌根の表面積は、 8mm^2 となるように菌根の個数と大きさを調節した。トビムシの個体数測定は 0,1,2,3,4,5,6,9,12,18,24,32,40,48 時間後のそれぞれの処理の菌根にいるトビムシの個体数と糞数を調べた。トビムシをシャーレ当たり 30 個体投入し実験を行った。トビムシの体長は、0.8-1.2mm の個体を用い、繰り返しは 7 回で行った。

統計

基質の異なる菌糸に対するトビムシの選択性の実験は t 検定で、活性の異なる菌根に対するトビムシの選択性の実験は、一元分散分析を用いて行った。分散分析の結果処理間に有意な差が認められたものについては Tukey の検定を行った。

結果

○基質の異なる菌糸に対するトビムシの選択性

時間ごとのトビムシの訪菌個体数変化を図一 2 に示した。実験初期においては、トビムシはどちらの菌糸も摂食せず両者に差はみられなかったが、実験中期から後期において、トビムシは、菌根上菌糸よりも栄養塩培地上の菌糸を選択した。6,12,24 時間後の観察において栄養塩培地上の菌糸を摂食していた個体数と菌根菌糸を摂食していた個体数の間に t 検定において有意な差が認められた。

○活性の異なる菌根に対するトビムシの選択性

時間ごとのトビムシの訪菌個体数変化を図一 3 に示した。実験開始 5 時間後までは、トビムシに選択性は認められなかったが、6 時間後から 52,26,0 時間処理区の順にトビムシが集まり、実験開始 12 時間後に切断 52 時間処理と 0 時間処理で危険率 5% で有意な差が認められた。

○自然土壌微生物群集下におけるトビムシの選択性

時間ごとのトビムシの訪菌個体数変化を図一 4 にアルミ円盤上の糞数を図一 5 に示

した。トビムシの訪菌個体数は、実験期間全体を通して、コントロールの活性炭・焼き石膏培地で多くのトビムシが集まる傾向が見られた。アルミ円盤上の累積糞数は、実験後期においてコントロール、砂質土壌、黒ボク土壌の順に高くなる傾向が見られた。トビムシ訪菌個体数とアルミ円盤上累積糞数とで傾向が異なった。

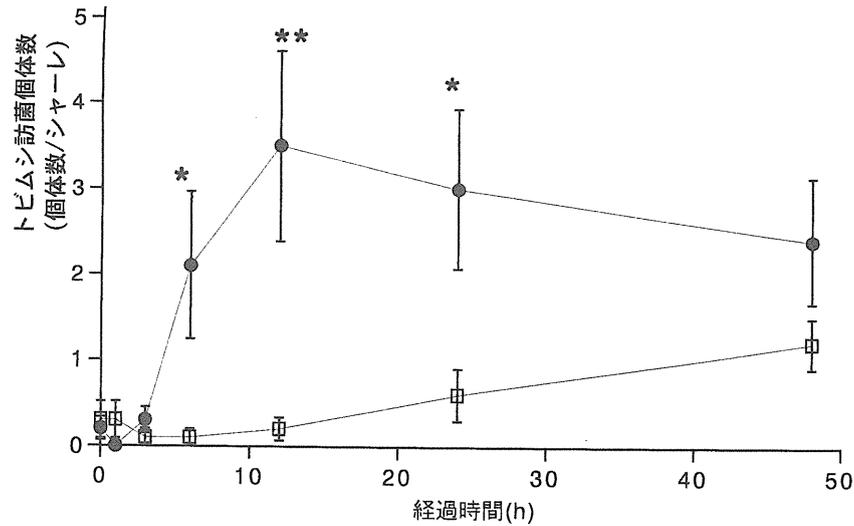


図-2 トビムシ訪菌個体数の時間変化
 平均値と標準誤差を示す。●は栄養塩培地上菌糸、□は菌根上菌糸を示す
 **:危険率1%に、*:危険率5%において有意差有り(t検定)

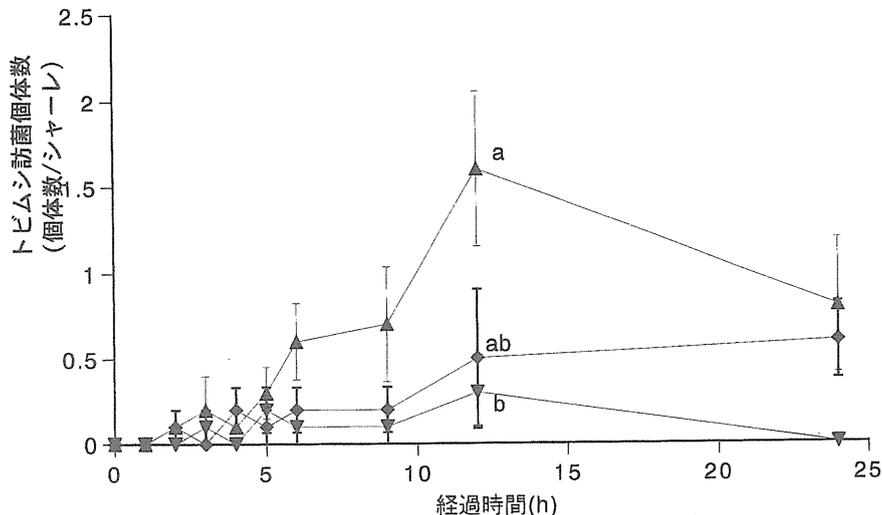


図-3 活性の異なる菌根に対するトビムシ訪菌個体数の時間変化
 平均値と標準誤差を示す。▼は0時間後、◆は26時間後、▲は切断52時間後を示す。
 添字の異なるものは、tukeyの検定において危険率5%において有意差有り。添字のないものは有意差が無い。

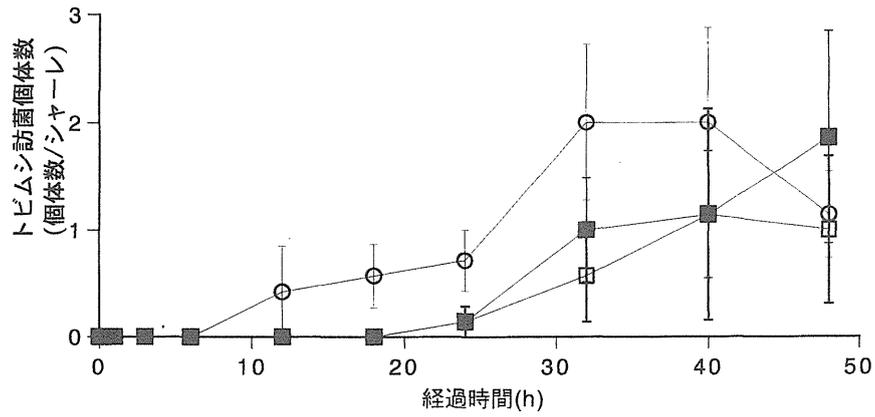


図-4 訪菌トビムシ個体数の時間変化

平均値と標準誤差を示す。○は活性炭・焼き石膏培地処理区、□は砂質土壌処理区、■は黒ボク土壌処理区を示す。

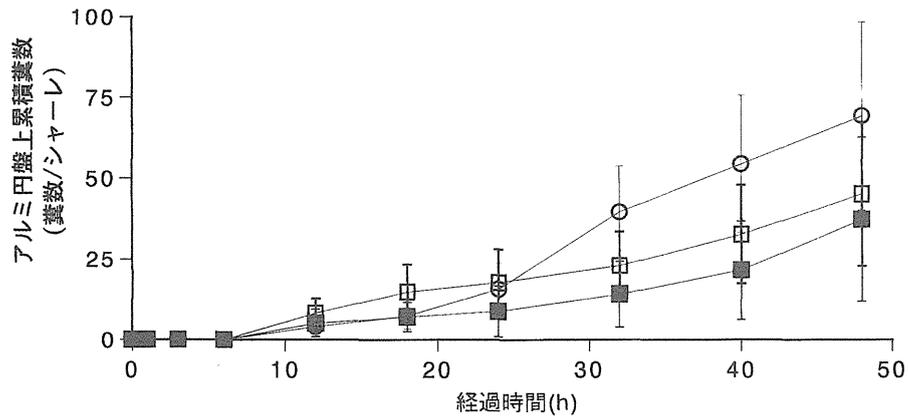


図-5 アルミ円盤上の累積糞数の時間変化

平均値と標準誤差を示す。○は活性炭・焼き石膏培地処理区、□は砂質土壌処理区、■は黒ボク土壌処理区を示す。

考察

基質の異なる菌糸に対するトビムシの選択性

今までの菌食性小型節足動物の菌選択実験では、腐生菌、寄生菌、菌根菌のどの菌群においても栄養塩培地上の菌糸を使った実験が主流であった(Moore et al., 1987; Shaw, 1988; Schults, 1991)。しかし Kaneko et al.(1995)が指摘しているように、本来土壌微生物は栄養塩培地ではなく土壌中や動植物リターに生育している。Kaneko et al.(1995)の実験でも栄養塩培地上の菌糸と植物基質上の菌糸とでは、トビムシの菌選択性が異なることが分かっている、菌からの揮発成分が基質が異なることによって変化するためと考察している。Bengtsson(1988)は、土壌と栄養塩培地とでカビの揮発成分が異なることを示している。コツブタケも菌根上菌糸と培地上の菌糸とではトリテルペノイドの生産量が変化することが分かっている。菌根菌の場合、トリテルペノイドといった毒成分がトビムシの選択性に影響を与えている可能性もある。どの成分がトビムシの選択性に影響を与えているかは分からないが、菌根菌は共生関係が重要なため、培地上の菌糸よりも菌根上の菌糸を選択性実験を行った方がよいと考えられる。

活性の異なる菌根に対するトビムシの選択性

菌根菌の餌選択実験では、菌の活性や栄養塩状態を変える実験はこれまで無かった。菌根菌の場合考えられる菌質の変化は、宿主植物、土壌栄養塩状態(窒素、リンなど)、水分状態などの違いにより菌の栄養塩状態や、活性が異なると考えられる。これらの菌質の変化が、菌糸からの揮発成分の質や量に変化させその結果、菌食性小型節足動物の餌選択性を変化させるものと考えられる。この実験では、菌根の根からの切断時間を操作することによって、活性の異なる菌根を作った。その結果活性の低い菌根菌糸をトビムシは好むことが分かった。腐生菌を用いた餌選択実験では、活性の高い、若い菌糸がトビムシに好まれることが分かっており(Leonard, 1984; Moore et al., 1987)、今回の菌根菌の実験とは逆の結果となった。菌根菌糸の代謝回転は速いと考えられていることから(Allen, 1991)、土壌中の不活性や枯死した菌糸のバイオマス量は大きいと考えられる。トビムシは、植物にとって不利となる活性の高い菌糸を摂食せずに、不活性な菌糸を摂食する事で、栄養塩や炭素の循環を促進するのかもしれない。

自然土壌微生物群集下におけるトビムシの選択性

これまでの過去の実験では、選択できる餌メニューは、殆どが2, 3種の菌であった。土壌を用いることで、多種の微生物が存在し、自然条件に近い状態でトビムシが菌根を摂食するかを調べた。本研究では微生物バイオマス量を調べていないが、微生物バイオマス量はコントロール、砂質土壌、黒ボク土壌の順に増加すると考えられる。微生物の多いと考えられる黒ボク土壌、微生物の少ないと考えられる砂質土壌、微生物の存在し

ないコントロールの順に糞数が増加している傾向が見られたが、各処理区で有意な差は見られなかった。アルミ円盤上の糞数が増加するということは、長い時間多くのトビムシがその円盤上にいたことを意味する。また、アルミ円盤の面積は、シャーレの面積の約 60 分の 1 となり、シャーレに投入したトビムシが 30 個体のため、トビムシがランダムに餌を食べ歩いていると仮定すると、円盤上にいるトビムシの個体数は、0.5 個体と推定される。しかし、砂質土壌、黒ボク土壌とも平均は 0.5 個体よりも多い傾向となった。今までの研究で菌根菌は、腐生菌や寄生菌と比べて摂食されにくいことが示されているが(Klironomos and Kendrick, 1996; Klironomos and Ursic, 1998; Hoill et al., 1994), 本研究ではトビムシが他の微生物が存在する中でも、根から切断した菌根を摂食することが示された。今回は菌根を根から切断して実験を行ったため、根に付いたままの活性の高い菌根が、トビムシに摂食されるかは今回の実験からは分からなかった。

引用文献

- Allen, M. F. (1991) 菌根の生態学. 中坪孝之, 堀越孝雄 (訳), 共立出版.
- Baumert, A., Schumann, B., Porzel, A., Schmidt, J., and Strack, D. (1997) Triterpenoids from *Pisolithus tinctorius* isolates and ectomycorrhizas. *Phytochemistry*, 45:499-504
- Bengtsson, G., Erlandsson, A., and Rundgren, S. (1988) Fungal odour attracts soil collembola. *Soil Biol. Biochem.*, 20:25-30
- Hoil, F.H., Dixon, R.K., and Curl, E.A. (1994) The feeding preference of mycophagous Collembola varies with the ectomycorrhizal symbiont. *Mycorrhiza*, 5:99-103
- 今関六也 (1979) 森林と微生物. 大政正隆 (監修), 帝国森林会編 森林学. p210-215, 共立出版
- Klironomos J.N., and Kendrick, W.B. (1995) Stimulative effects of arthropods on endomycorrhizas of sugar maple in the presence of decaying litter. *Functional Ecology*, 9:528-536
- Klironomos, J.N., and Kendrick, W.B. (1996) Palatability of microfungi to soil arthropods in relation to the functioning of arbuscular mycorrhizae. *Biol. fertil. soils*, 21: 43-52
- Klironomos, J.N. and Ursic, M. (1998) Density-dependent grazing on the extraradical hyphal network of the arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus intraradices*, by the collembola, *Folsomia candida*. *Biol. fertil. soils*, 26: 250-253
- Kaneko, N., McLean M.A., and Parkinson, D. (1995) Grazing preference of *Onychiurus subtenuis* (Collembola) and *Oppiella nova* (Oribatei) for fungal

- species inoculated on pine needles. *Pedobiologia*, 39:538-546
- Larsen, J., and Jakobsen, I. (1996) Effects of a mycophagous Collembola on the symbioses between *Trifolium subterraneum* and three arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.*, 133: 295-302
- Leonard, M. A. (1984) Observations on the influence of culture conditions of the fungal feeding preferences of *Folsomia candida* (Collembola: Isotomidae). *Pedobiologia*, 26 361-367
- Lussenhop, J. (1996) Collembola as mediators of microbial symbiont effects upon soybean. *Soil Biol. Biochem.*, 28:363-369
- 丸本卓哉・河野伸之・江崎次夫・岡部宏秋 (1999) 火山灰荒廃地の菌根菌利用による植生復元. *土と微生物*, 53:81-90
- Marx, D.H., Hatch, A.B., and Mendicino, J.F. (1977) High soil fertility decreases sucrose content and susceptibility of loblolly pine roots to ectomycorrhizal infection by *Pisolithus tinctorius*. *CAN. J. BOT.*, 55:1569-1574
- Moore, J.C., Ingham, E.R., and Coleman, D.C. (1987) Inter- and intraspecific feeding selectivity of *Folsomia candida* (Willem) (Collembola, Isotomidae) on fungi. *Biol. fertil. soils*, 5: 6-12
- 岡部宏秋・江崎次夫・丸本卓哉・早川誠而・赤間慶子 (1994) 共生微生物の植生回復技術への適用. *森林立地*. 36:55-63
- Petersen, H., and Luxton, M. (1982) A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos*, 39: 287-388
- Reid, C.P.P., Kidd, F.A., and Ekwebelam, S.A. (1983) Nitrogen nutrition, photosynthesis and carbon allocation in ectomycorrhizal pine. *Plant and Soil*, 71:415-432
- Schultz, P.A. (1991) Grazing preferences of two collembola species, *Folsomia candida* and *Proisotoma minuta*, for ectomycorrhizal fungi. *Pedobiologia*, 35: 313-325
- Setälä, H., Rissanen, J., and Markkola, A.M. (1997) Conditional outcomes in the relationship between pine and ectomycorrhizal fungi in relation to biotic and abiotic environment. *Oikos*, 80: 112-122.
- Shaw, P.J.A. (1985) Grazing preferences of *Onychiurus armatus* (Insecta: Collembola) for mycorrhiza and saprophytic fungi of pine plantations. In: Fitter, A. H., Atkinson, D., Read, D. J., and Buser, M. eds. *Ecological Interactions in soil*. Blackwell, Oxford, p333-337
- Shaw, P. J. A. (1988) A consistent hierarchy in the fungal feeding preferences of the Collembola *Onychiurus armatus*. *Pedobiologia*, 31: 179-187

Smith, S.E., and Read, D.J. (1997) Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press.

Thimm, T. Larink, O. (1995) Grazing preferences of some collembola for endomycorrhizal fungi. *Biology and Fertility of Soils* 19: 266-268

7. 土壌汚染による土壌動物の生態リスクの解析（総説）

(Edaphologia 投稿中)

金子 信博

Abstract Ecological risk analysis of soil pollution for soil animals. Nobuhiro Kaneko (Institute of Environmental Science and Technology, Yokohama National University, 79-7 Tokiwadai, Yokohama 240-8501, JAPAN)

Recent studies on analysis of ecological risk to soil animals caused by the soil pollution were reviewed. Individual chronic toxicity tests on soil animals have been extrapolated into community level toxic effects. Both growth and reproduction retardation by pesticides, heavy metals and polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs). An increase of ecological risk for soil animals leads ecological risk of soil ecosystems, because the soil ecological services, such as litter decomposition and nutrient cycling, organized by soil animals may be lost due to loss of soil animals and/or changes in soil faunal composition. We need to collect basic data on ecological toxicity of Japanese species of soil animals. In the same time, the system level assessment method should be established for risk analysis of soil ecosystem.

Key words: soil pollution, ecological risk analysis, soil fauna, bioindicator

はじめに

環境汚染は人類が引き起こしたものであって、その責任は人類がとらなくてはならない。環境汚染に対して人類のとるべきさまざまな対策の中で、汚染に対する野生生物の反応を正しく把握することは重要なステップである。土壌にはきわめて多様な生物が生息していて、生態学的に重要なプロセス（有機物の分解や養分循環など）を担っている。陸上生態系の一次生産のうち、80%以上は陸上の動物に利用されることなく土壌へと移動していく。土壌における窒素の移動のうち少なくとも 30%は動物によって担われている (Verhoef & Brussaard, 1990)。また、土壌汚染は土壌生態系を担う生物の食物連鎖によって土壌から陸上の他の生物の体へと毒物を送り込む場合もある。土壌では汚染物質が有機物や粘土鉱物に吸着されて比較的動きにくいだが、微生物による分解とともにミミズのような土壌動物による食物連鎖へのとりこみがあることは土壌汚染のリスク管理に重要である。土壌動物が汚染によって強く影響を受けることは、土壌動物の生存だけでなく、陸上生態系を構成する他の生物への影響やシステムにおける物質の動きへの影響を強く示唆している。土壌動物が生態系や農業生態系で果たす役割の認識が進むとともに、環境影響評価に土壌動物が取り入れられるようになってきた。

本論では、ヨーロッパを中心として特にこの 10 年の間に盛んに行われている土壤動物の生態毒性学的研究 (Ecotoxicological study) についてとりまとめを行う。ヨーロッパでは農薬や重金属汚染をはじめとして環境汚染に対するさまざまな生態学的な取り組みがある。土壤動物への農薬の影響については古くから研究成果が出されており、重金属の汚染は鉱山や精錬所を中心として生じてきた。これらの汚染は程度の差はあれ、日本にも存在する。一方、水田は日本の土壤汚染の重要な位置を占めるが、ヨーロッパには水田がほとんどないので、水田に関する議論はヨーロッパの経験を利用することができない。水田における汚染の土壤生物への影響評価は大きな課題である。森林や畑地は乾性の土壤であり、水田はたん水状態で耕作をすることもあって、土壤の性質、土壤動物相ともに乾性の土壤とは大きく異なっている。本論では、森林と畑地にその対象を限る。また、土壤の物質移動の中心をなす土壤微生物に関しても本論の対象とはしない。

本来、生態毒性学は自然の理解をめざす生態学の分野とはまるで異なった分野のように捉えられるかもしれない。しかし、汚染されていない土壤を見つけるほうが難しくなっているような感のある現在では、このような仕事も大きな意味では自然保護の仕事といえよう。

生態毒性学とは

生態毒性学とは、毒性物質が生物に与える影響を野外での生活を念頭において解析する学問である。農薬やその他の汚染物質が環境中でどのように変化し、そこに生活する生物にどのような影響を与えるかを様々な手法を用いて明らかにする。最も基礎的なデータとしては、対象とする物質の毒性テストがある。生態毒性学的なリスク解析はこれらのデータをもとに、野外でも影響の出るであろう野外濃度を外挿によって推定する方法が中心である (van Gestel *et al.*, 1997)。

化学物質の生物への毒性テストでは、一般に急性毒性 (たとえば暴露 24 時間以内の死亡率が 50% の濃度を LC_{50} と表現する) が試験される。しかし、急性毒性テストは野外で長期にわたって微小な影響を与えつづけるような物質の本当の影響を示すことができない。このような長期の影響を慢性毒性と呼び、成長や生殖 (産卵) への影響として評価することができる。同じ個体群のなかでも、刺激に対する感受性が微妙に異なるので、個体群の 50% に影響がでた濃度 (EC_{50}) がしばしばエンドポイント (評価基準) として使われる。これらのパラメーターに影響がでる濃度のほうが急性毒性の LC_{50} の

値よりも低いはずなので、 EC_{50} はエンドポイントとしては重要である。実際には EC_{50} では影響が大きいし、本来は影響の出ない濃度である NOEC がわかると都合がよいが、無影響濃度 (NOEC) は実験設定や統計的な処理で、人為的に変化しやすいので、10% の影響のある EC_{10} あるいは 5% の影響のある EC_5 を NOEC と同等と見なしたり、 EC_{10} などと NOEC の両方を表示するなどの方法がとられる (van Straalen & van Rijn, 1998)。

土壌動物に関する化学物質の毒性を考える際には慢性毒性を成長や生殖について知ることが基本になる。ここで生態毒性学でよく使われる略語のうち本論に関係する用語について表 1 にまとめておく。

土壌環境の特殊性

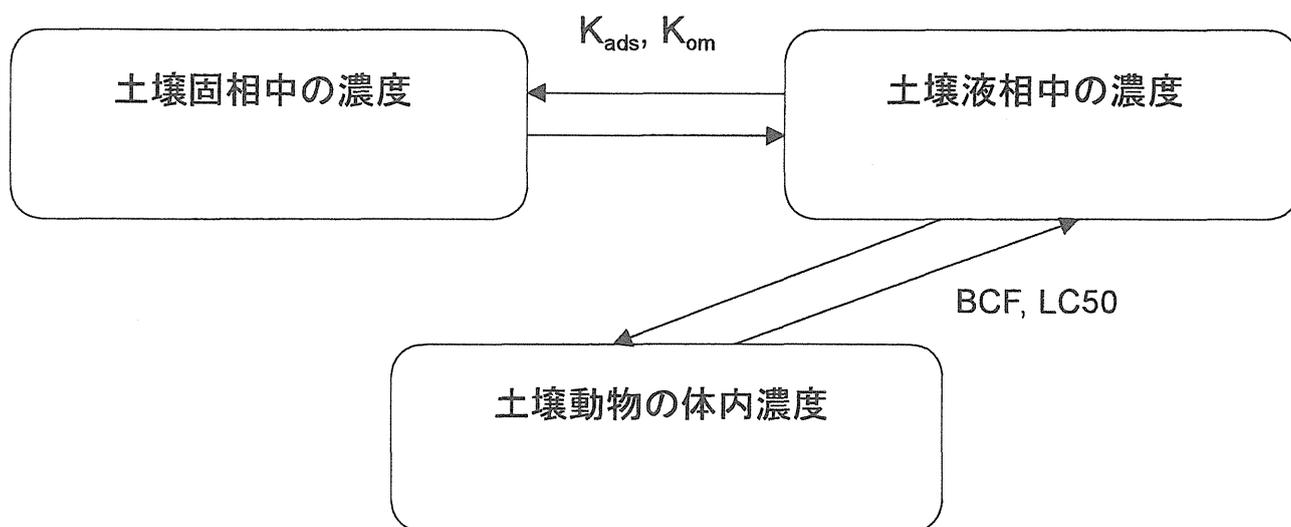
土壌を舞台とした毒性試験の大きな問題点は、水棲生物と違って、汚染物質の濃度が土壌中できわめて不均一となることである。水棲生物は媒体である水と密着して、呼吸や摂食、からだの接触によって動く化学物質の推定が比較的容易である。それに対して、土壌にすむ生物は、水底の底質に住む動物と同様、土壌との接触の度合いがさまざまであるし、土壌は多くの物質を強い力で吸着する。土壌生物の生活型は、同じ土壌でも化学物質への暴露の程度を大きく変える。土壌表面に散布された物質が土壌表面に吸着されてとどまっていたら、少し深い層に生息する動物にとってはほとんど影響がないが、生息深が深くても地表で摂食する種にとっては曝露の危険性が高くなるだろう。この場合、層ごとに違う分布構造を持つ汚染物質に対して、土壌動物の生活史特性が重要な意味をもつことになる (van Gestel, 1992)。したがって、試験の際に土壌の表面に散布したのか、ある一定の厚さの土壌に混入したのか、あるいは動物を液浸してから観察したのかによって、暴露の量が異なるので、試験で得られた数値の比較の際に注意が必要である (van Gestel, 1992)。

単に土壌生物を毒物に暴露するだけなら、たとえばろ紙に化学物質を含ませてそこにミミズを這わせるような試験設定もできる。一方で、土壌それ自身のもつ不均一さと土壌タイプ間の違いの大きさ (たとえば有機物や粘土含有率) という問題のひとつの解決として、組成を人工的に調整した人工土壌 (標準土壌) が開発されてきた (van Gestel et al., 1989)。人工土壌は石英砂 70%、カオリン粘土 20%、そしてミズゴケ泥炭 10% を混合し、炭酸カルシウムで pH を調整したものが使われる。人工土壌はそれ自体の妥

表-1 生態学毒性学で使われる記号の解説

記号	用語	説明
BCF	Bioconcentration factor	生物濃縮の割合
CF	Concentration factor	環境中に対する生物体中の物質濃度の比
EC _p	Concentration causing p % effect	p%の個体に影響を及ぼす濃度
ETC	External threshold concentration	生物に影響があるときの毒物の環境濃度
IC ₅₀	Concentration causing 50% inhibition	50%の抑制を示す濃度
HC _p	Hazardous concentration causing effect on p % species or process	p%の種や生態系プロセスに影響をおよぼしうる濃度
ITC	Internal threshold concentration	生物の影響があるときの毒物の体内濃度
K _{oc}	Soil organic carbon to soil water partition coefficient	土壌炭素-水分配係数
K _{om}	Soil organic matter to soil water partition coefficient	土壌有機物-水分配係数
K _{ow}	Octanol to water partition coefficient	オクタン-水分配係数
LC _p	Concentration causing p % lethality	P%の個体が死亡する濃度 (急性毒性)
LD _p	Lethal dose that kills of p% of population observed	観察個体のP%を殺すことの出来る量
LOEC	Lowest observed effect concentration	影響のあったうちで最も低い濃度
NOEC	No observed effect concentration	実験設定のうちで影響がでなかった最も高い濃度 LOEC と NOEC との間に影響がでる値がある
PEC	Predicted environmental concentration	予想される環境中濃度
PNEC	Predicted no effect concentration	予想される無影響の環境中濃度

当性に大きな疑問があり、さらに日本の土壌とはかなり異なっている。しかし、実際には人工土壌や自然土壌を使う方法のほうが好まれるようになってきた (van Gestel & van Diepen, 1997)。その理由は土壌という環境の特徴にある。通常、汚染物質の濃度は土壌の重量や体積あたりの濃度として表現されるが、そこに生息する生物の体内の汚染物質濃度と土壌中の濃度との関係は単純ではない。生物は体の表面や食物、あるいは呼吸によって毒物を体内に取りこむ。これまでにミミズのように土壌を大量に摂食する生物でも、食物からの取り込みよりも体表からの取りこみはるかに多いことが示されている (Belforid, et al., 1995)。LC₅₀と同様に考えて、体内濃度を使って毒性を表現するとLBC(Lethal body burden)となる。LBCは種間差が大きく、トビムシ (*Orchesella cincta*)はカドミウムの体内濃度が、37 $\mu\text{g/g}$ で死亡するのに、等脚類の *Oniscus asellus* は 4000 $\mu\text{g/g}$ でも死なない (van Straalen, 1998)。



図—1. 土壌平衡分布の考えによる毒性物質の濃度決定の関係。BCF は生物の濃縮係数。Kads は吸着分布係数。Kom は有機物分布係数。

土壌水中のイオン濃度はイオンを吸着する有機物や粘土鉱物の種類と量、土壌の pH などによって変化する。また、動物の体内で分解されたり、容易に排出される物質もある。したがって、動物の体内濃度は土壌－土壌水－動物の三者の間に動的平衡状態を仮定して説明されている(Equilibrium partitioning model) (図-1) (van Gestel, Leon & van Straalen (1997))。ミミズやトビムシでこれらの影響がすでに調べられていて、生物影響を考えるには単純な汚染物質の土壌中の濃度ではなく、生物に実際に影響する暴露濃度を知ることが重要であることが示されている。たとえば、2種のミミズ(*E.andrei* と *L.rubellus*) に PCP と TCB を与えた毒性試験を LC₅₀ で表現した場合、土壌全体の濃度と比較するとその値が 4.4 から 12.8 倍も異なるのに、土壌溶液の濃度に表現しなおすと 1.2 から 2.4 倍となった (van Gestel & Ma (1990))。ミミズの場合、有機物の多い土では有機物に強く吸着される物質は食物経由の曝露が多いことがわかっているが、その寄与率は意外に低く、50%を越えない (Belford *et al.*, 1995)。

重金属などの挙動を決める土壌要因は Capacity Controlling Parameters(CCP)と呼ばれている (van Gestel, Pademaker & van Straalen (1995))。土地利用の変化や酸性降下物による土壌の酸性化は CCP を変えることになる。環境リスクの長期予測には CCP を考慮することが求められ、CCP を明らかにする試みがなされている (van Gestel *et al.*, 1995)。重金属の場合、土壌溶液中の濃度が土壌要因で左右される上に、生物による土壌溶液からの取りこみもイオン組成や pH による違いが大きいことがわかり、実際には動的平衡状態を説明するのに多くの要因が必要で、bioavailability と実験室での数値のずれをどう考えるかについて依然として問題は多いようだ (van Gestel *et al.*, 1997)。

毒物の規制を考える場合には、その毒物の環境濃度(ETC)を対象とするが、生物に影響が現れる濃度は、実験室と野外の土壌を比較するとたいがい値が異なっている (van Wensem *et al.*, 1994)。実際には生物に影響が現れるのは、体内の濃度があるしきい値(ITC)を越えたからであるから、環境中の濃度は生物への濃縮係数(CF)を介して体内濃度に反映される。カドミウムでの実験例をもとに計算された CF はトビムシに対しては 1 より小さく、ETC より ITC の方が低かったが、ササラダニ、陸貝、等脚類では 1 より大きく、これらの動物では環境中よりも体内への毒物の濃縮が生じていることがわかる (van Wensem *et al.*, 1994)。

野外と実験室での影響濃度の数値がずれる要因として、野外では複合汚染が普通であ

る点をあげることができる。実験室では試験生物は最適条件で飼育されている。一方、野外の生物は生物の種間関係の制約のもとに、試験対象の1種類の毒物にだけ曝露されているのではなく、むしろ複数の物質からストレスを受けている。その生物が毒物に対する適応をしているとしたら解毒などの作用のコストが生存にかかっているため、野外では実験室より低濃度で影響が現れる可能性がある。一方、野外での bioavailability が実験室より低かったり、生物の種間関係が影響したり、すでに汚染に適応していてストレスを感じない場合、実験室より高い濃度でも無影響となることもありうるだろう (van Straalen & Denneman, 1989)。野外で土壌汚染を規制していくために、野外での汚染物質の濃度と、そこに生息する土壌動物の体内の汚染物質濃度とを測定し、体内濃度が致死濃度と比べてどの程度かを考えることが、生態リスク評価のひとつとなる (van Straalen, 1998)。

どのような動物を評価対象とするか

毒物の影響評価を生態系レベルで行うには、対象となる動物の分類群のかたよりや、生態系での役割のかたよりがなく、また感受性についても極端なかたより（汚染に強い生き物ばかりを選んで試験すると、安全でないほうに平均値はかたよるであろう）のない動物をえらぶ必要がある。しかし、実際には飼育の容易な動物を使いがちである。シマミミズ (*Eisenia fetida*)、トビムシ (*Orcesella cincta*, *Folsomia candida*)、ワラジムシ (*Porcellio scaber*, *Oniscus asellus*) がよく使われてきている。また、バライロツリミミズ (*Lumbricus rubellus*) はよく使われてきている。しかし、広く分布する *L. terrestris* は飼育が難しいので、試験例が少ないという (Win-Cheng Ma 博士, 私信)。上記の土壌動物は日本に生息しないか、移入種であるものが多く、日本の土壌動物を代表するわけではない。日本の土壌における評価作業を行うために、日本の土壌に普通な動物を用いたデータの蓄積が必要である。

van Gestel *et al.* (1997)にはこれまでに試験されてきた土壌動物とその試験の標準化作業の進展度合いが示されている。一般に、線虫や原生動物のように生活環が短い動物は、その動物の生涯にわたって曝露したり、生殖や死亡による個体群の変化まで追うことが出来るので、試験としては質の高いものに使える。一方、大型ミミズ類や等脚類などは成長・繁殖に半年以上の時間がかかるので、飼育のコストがかかる。今後、試験方法の標準化のために次のような項目について点数化を行い、評価を与える方法が提案されている (van Gestel *et al.*, 1997)。その項目とは、試験のコストや時間などの「実行

可能性」, 標準化や再現性, 統計処理, 精度といった実験の「受け入れ可能性」, 生態学的な現実性や生物学的価値といった「生態学的重要性」などが問題とされ, 陸上生態系としての代表性をもつことが要求される。

今後, 早急に日本産の種を用いた毒性試験のデータを収集する必要があるだろう。現在, 飼育系が確立しているトビムシ(*F.hidakana*)や, 日本の大型土壤動物相の主要な部分を占めるフトミミズ類 (Ishizuka, 1999) や等脚類 (布村, 1999) を用いて毒性試験を行うことができる。これまでに得られている他の研究例との比較のために, 日本でも容易に個体が得られ, 飼育の容易なトビムシ(*F.candida*), シマミミズ (*E.fetida*), ワラジムシ (*Porcellio scabar*) を使用してデータを求めることができるだろう。

土壤汚染の土壤動物への影響

カドミウム, 銅, 亜鉛といった重金属は精錬や廃棄物の形で土壤を汚染している。重金属の影響は, 土壤動物の種や金属の種類によって異なる。トビムシ(*F.candida*)の生活史はカドミウムの濃度に対してさまざまなEC₅₀値を持っていた (Crommentuijn *et al.*, 1993)。すなわち, もっとも感受性が高かったのは, 濃度の低い順に, 個体の成長速度, 試験開始 35 日目の子供数, 個体群成長, 35 日目の体重, 35 日目の生存率であった。高濃度のカドミウムの影響は, 生殖よりも個体の成長が遅れたために, 生殖開始が遅れることに現れていた。トビムシ (*O.cincta*) に対しては, カドミウムは同じように生殖よりも成長に影響を与えていたが, 一方, ササラダニ (*Platynothrus peltifer*) には対して成長よりも生殖に強く影響していた (van Straalen *et al.*, 1989)。

カドミウムの毒性は, その動物がカドミウムを排泄するか, 排泄しないかによってことなる (Crommentuijn *et al.*, 1994)。トビムシ(*O.cincta*, *Tomocerus minor*), ササラダニ (*P.peltifer*) では食物からカドミウムを取り込むとともに体から排泄するが, 等脚類 (*P.acaber*, *O.asellus*)とヤスデ (*Cylindrocrociulus britannicus*) では体内に無毒化して蓄えてしまう。暴露量が増加すると, 排泄するグループでは取り込み量が排泄量を上回ることによって体内濃度が増すのに対して, 蓄積するグループでは体内の蓄積能力を上回ったとたん, 毒性が現れることになる。これらの LC₅₀ は排泄グループでは時間の経過とともに徐々に低下するのに対して, 蓄積グループでは一定時間後, 急速にゼロに近づくことになる。

重金属などの汚染は, 一般にひとつの汚染物質だけで土壤が汚染されていることは少なく, 複数の物質による複合汚染が普通である。重金属の汚染はそれぞれの重金属のもつ毒性を毒性単位 (Toxic Unit) として表現できれば, 比較しやすい。ミミズではカド

ミウム、銅、亜鉛の毒性は相加的で相互作用がなく、この順に毒性が強かった。すなわち、同じ毒性値にするには Cd:Cu:Zn=1:2:10 の比が必要であった (Khalil et al., 1996)。

多環芳香族炭化水素 (PAH) はゴミの焼却や自動車の排気ガスから発生する有機化合物で、ベンツピレンなどは発ガン性を持つとされている。オランダの焼却炉周辺の表層土壌は PAH によって汚染されており、その濃度は焼却炉周辺で高く、距離が離れるにつれて指数関数的に減少していた (van Brummelen et al., 1996a)。そこでのミミズ (*L.rubellus*) と等脚類 (*P.scaber*, *Oniscus asellus*, *Philoscia muscorum*) は PAH を体内に含み、その含有率は土壌の汚染を反映していた (van Brummelen et al., 1996b)。表層でリターを食べるので影響を受けやすいと考えられる等脚類に対する PAH の毒性はあまり高くなかったが、低濃度の曝露で生殖が促進される効果がみられ、内分泌攪乱効果 (いわゆる環境ホルモン) が疑われている (van Brummelen et al., 1996)。

土壌動物の生態リスクの評価

生態リスクには一般リスク (potential risk) と、その場固有のリスク (realistic risk) があり、わけて考える必要がある。一般リスクは上で述べたような一定の手順によって、標準状態で導き出してきたものである。しかし、野外ではしばしば予測していないさまざまな要因が影響して、一般リスクによる基準値を超えても特に影響が見られない場合もある。逆に、基準値より低い値で影響が出る場合も当然考えられる。

実験室データによる基準値を野外で超えた場合に、その個体群や生態系に何がおこるのかは予測ができていない。現在使われているすべての化学物質について毒性試験データがあるわけではないし、個体での試験データを個体群から生態系レベルまで統合して考えるための方法も確立していない。それでも既存のデータの解析によって、野外での影響を外挿する試みがなされてきている。

急性毒性や、成長や生殖に関する無影響濃度のデータはすでにたくさん研究されている。これらの個別のデータを用いて群集構成種がどのように影響を受けるかについて、ある濃度で群集構成種の何パーセントが被害をうけるかを示す方法 (Distribution based model) (van Straalen & Denneman, 1989) が示された。これは個々の種のもつ感受性が全体として一定の分布 (対数正規, 対数ロジスチック分布) をするとの仮定をおいている。この方法は (Aldenberg & Slob, 1993) による改良を経て、オランダの環境基準を決めるための一つの基準と考えられている。一般には HC₅ を使うので、この場合群集構成種の 5% が影響を受けるかもしれない野外での汚染濃度をエンドポイント

とするものである。ただし、この濃度で必ず5%の種が影響を受けて絶滅することを意味するわけではないことに注意すべきである。もし、ここで求めた5%のなかにその生態系にとって重要な働きをする種（キーストン種）が含まれていたらどうなるのであろうか？この点については次の項で再び取り上げよう。

リスクの表現は予測される野外の濃度（PEC, predicted environmental concentration）と予測される無影響濃度（PNEC, predicted no-effect concentration）との比で表現される。すなわち、PECがPNECよりも大きい場合に環境リスクが生じると考える。また、PECとPNECの分布を考慮して統計的に取り扱う方法（分布に基づく外挿法）も使われる。しかし、野外の濃度は農薬などの場合、分解により初期の値よりも減少していく。農薬は散布直後にもっとも濃度が高く、急速に環境中の濃度が低下していく。従って、PECを考えるときに、常に濃度が変化することを考慮する必要がある。もし農薬の散布後、農薬の環境濃度が低下し、動物個体群の個体数が回復するのなら、回復までの時間がリスクとして評価されるべきである(van Straalen & van Rijn, 1998)。前述のNOECやEC10,5を使い、さらに野外での農薬濃度の低減を推定すると、推定値としての回復までの時間を求めることができる。それぞれの値は実験室で測定してある。野外での実際の回復速度の測定と比較すると、ほとんどの場合実測値のほうが時間が短く、予測値は悲観的に推測しているという結果になった。これは野外の場合常にまわりからの移入が期待できることと、生態毒性学的回復時間が生態学的回復時間より短いためである。実際は100%回復するのが難しかったり、100%回復したことを示すことが難しいので、回復していない残り5%の個体にとっての危険レベルをもって回復に到達するとしている。

重金属や農薬、PAHなどが引き起こす、成長や生殖の遅れ、産卵数の減少などは個体群の動態にどう影響するのだろうか。個体群アプローチでは個体群の動態を決定するパラメータである r （瞬間増加率）を求める(van Straalen & Kammenga, 1998)。 r の変化は個体群の絶滅確率を左右すると考えられるので、野外データから r を求める方法の開発は重要である。通常、生物の個体群は子供と生殖可能な大人、生殖を終えた大人など、異なったステージにある個体から構成されているので、構造をもつ個体群といえる。このような構造を持った個体群の動態を表すには通常Leslieの行列が使われる(van Straalen & Kammenga, 1998; 田中, 1998)。Klok & de Roos (1996)はミミズの銅に対する生涯曝露の毒性試験データを用いて、ミミズ個体群が絶滅にむかう曝露

濃度を Leslie 行列を用いて求めた。このミミズの場合、毒物に対する生理的変化が代謝速度の増加をもたらす、その結果、成長が遅くなると考えられた。成長速度の低下にもかかわらず生殖開始が可能となるサイズが一定であるので、汚染がひどくなるとミミズの寿命のうちに生殖サイズまで達しない場合もでてくる。このようにして、毒物が生理的なストレスをもたらした結果、個体群の成長速度が低下し、ついには成長率が0まで低下してしまった。

個体群アプローチは生活史上のさまざまな特性に受けた毒物の影響を、個体群の成長速度に集約して表現できる点で優れている。

食物連鎖と毒物の生物濃縮

土壌における食物連鎖に関する研究は、1980年代半ばから急速に進んだ。いくつかの比較的単純な植生、あるいは農地で食物網解析が行われ、養分、エネルギーの流れが計算されている (Moore *et al.*, 1988; Moore & de Ruiter, 1991)。それでも、これらの解析は多くの仮定を前提にした暫定的なものであり、森林土壌などさまざまな生態系についての食物網構造はほとんど明かにされていない。

一方、DDTのように野外で安定な物質が、生物濃縮によって食物連鎖の上位の種を脅かすとして多くの研究例があるが、重金属の場合には食物段階をあげるにつれての漸進的な体内濃度の上昇は一般的な傾向とは言えない (Janssen *et al.*, 1993)。

土壌-ミミズ-ミミズの捕食者、という経路の生物濃縮はミミズが多くの土壌で動物バイオマスの主要な部分を占める土壌動物であることを考えると、重要な経路であるといえる。カドミウムの bioconcentration (土壌とミミズの比) は 9.6 倍, biomagnification (ミミズとトガリネズミの比) は 0.46 倍であり (Hendriks *et al.*, 1995)、ミミズがカドミウムを土壌から高い割合で濃縮を行っていることがわかる。

ミミズが土壌に大きなインパクトを与えるキーストン種であり (Lavelle *et al.*, 1998)、また他の多くの動物の餌となっていることを考えると、土壌汚染がミミズを通して他の生態系に拡散していくことが懸念される。van den Brink & Ma (1998)らはオランダのライン川周辺で絶滅危惧状態にあったヨーロッパアナグマ (*Meles meles*) の個体数回復速度が地域的にことなることに注目し、死亡要因が交通事故よりも重金属汚染 (特にカドミウム) の生物濃縮による生殖能力の低下であることを示した。アナグマの成熟メスは他の若いメスの生殖を抑制して集団をコントロールしている。年齢が高いメスほど繁殖の機会が多いとともに、カドミウムの濃度も高くなる。そのため、アナグマ

肝臓のカドミウム濃度と個体群の成長率には有意な負の相関が認められた。カドミウム濃度は川に近いほど土壤中に高濃度で存在し、銅や鉛は広域に分布していた。アナグマがミミズを主要な餌とすることから、土壌－ミミズ－アナグマへとカドミウムが生物濃縮され、アナグマに生殖障害を引き起こしたという。このように土壌でも水界で生じたような食物連鎖による生物濃縮が生じており、土壌動物を餌とする野生動物に被害が現れていることは、汚染土壌の管理を考える上できわめて重要なポイントである。

生物指標

野外生物の分布や動態を環境や汚染の指標とすることは、多くの生物を対象に盛んに行われてきた。高等植物の作る植物群落は多くの地上性動物の生息場所と餌資源として基本的なものなので（武田,1994）、多くの動物の分布はこれら植物群落の組成パターンを強く反映している。

一方、河川や湖沼に生息する水生生物は、水質を強く反映して群集構造や種組成が変化する。特に珪藻は pH を強く反映して種組成が変化するので、近年の酸性降下物による湖沼の酸性化により種組成が変化している。底質に沈殿した珪藻の組成を解析するとそれぞれの珪藻が生きていた時代の水の pH を反映していて、過去長い間にわたっての pH の変化を推測することが可能である（渡辺・浅井, 1999）。また、水の富栄養化は、植物プランクトンの競争関係を変化させ、最終的に種組成の単純な群集となり、しばしば赤潮やアオコといった単独の種の大発生状態となる。

土壌動物を生物指標に用いることは、人間の健康を支えている土壌の「健康」を理解するために大切である。土壌は最も身近な「自然」であり、貴重な「資源」でもある。汚染の進行と回復が極めて早い水界と異なり、土壌の汚染や劣化は目立ちにくく、回復も困難である。

広い意味での生物指標には、生物による化学物質や環境ストレスの評価のためにつきのようなものがある（van Straalen (1997)）。

1. biomarker：ストレスに対する個体やその分泌物の生化学、生理学的な測定値、
2. bioreporter system：ある化学物質を簡単に測定可能な信号に生物を用いて変換、
3. biosensor (bioprobe)：化学物質を物理的な（電気）信号として測定可能にする、
4. bioassay：化学物質の影響を（短期間に）生態毒物学的に試験をするシステム、
5. biomonitoring：長期にわたる生物による評価、そして、
6. bioindicator：野外における自然状態での個体や群集レベルでの反応を利用、といっ

たさまざまなレベルのものが考えられている。

4, 5, 6 はしばしば混同して使われている。ここでは、細胞レベルでのストレスを生化学的な解析で明らかにすることを biomaker, 個体, 個体群, 群集レベルでの個体反応を対象とするものを bioassay, 群集や生態系レベルでの評価を bioindicator としてまとめておこう (Crommentuijn *et al.*, 1997)。

現在使われている土壌動物を用いた生物指標は、6 に当たるもので、土壌汚染の程度や自然環境の評価に使われている例もある。しかし、土壌動物によって指標されるものは、たとえば水生昆虫が水質をよく反映しているのに比べてあいまいである。土壌動物の種の同定が困難な点とあわせて普及を妨げているとも考えられる。しかし後述する Mature Index (Bongers, 1990) を開発した T. Bongers 博士によると、土壌自活性線虫を科単位にわけ作業は短期間に訓練可能で、とくに専門的知識を必要としないという (T. Bongers 博士, 私信)。

van Straalen & Verhoef, (1997) はトビムシとササラダニを実験室に用意した土壌 pH の異なる土壌を選択させることによって、Arthropod soil acidity index を考案した。実験設定に当たって pH 以外の要因の影響を極力さけるために、土壌水分、浸透圧などについて予備実験がされている。種の反応には、好酸性種から好アルカリ性種まで pH の選択性を示すものと、pH に特に反応しないものまで見られた。選択性と群集中の優占度から指標が求められ、野外の群集に関して実測の土壌 pH と指標の比較を行ったところ、指標値が常に pH が 1 高くなる傾向が見られたが、pH の順位は指標に反映されていた。数値をフィードバックする方法が発展すれば、珪藻による過去の pH 推定と同様、土壌動物の群集データから過去の土壌 pH を推定することができるだろう。

青木の「環境診断」と Bongers の Maturity Index

青木(1979, 1989)の環境診断は大型土壌動物を対象とする方法と、ササラダニを対象とする方法があり、どちらも動物群集全体を使うという点でユニークである。青木(1979)は土壌動物が特定の環境条件を指標するというよりも「悪化していない」環境を探るために有効であると考え、環境の健全度を示すことができるとした。この考えは次に述べる生態系の健康 (Ecosystem health) の考え方 (Rapport, 1996) における EDS 概念を先取りしたものとして注目すべきものである。

青木 (1979) は土壌動物のグループ (多くは目や網の単位の種群) あるいはササラダニの属や種を単位として「自然度」を求める方法を考案した。この論文では「自然指

数」「自然階級」「特異度」の3つの指標がデータとともに示されている。その後、インデックスの計算方法はさまざまな改良を受けている。青木（1989）では土壤動物を指標とすることの利点を、1. さまざまな環境に分布が広いので、土壤動物がいなくてインデックスを計算できないということがない、2. 移動性が少なく、また定着性が高いのでその場の環境条件を十分に反映する、3. 季節変化が少なく、調査の時期の制限が少ない、としている。さらに、対象地域を東京、千葉、神奈川、静岡の一部に絞った上で、植生を自然林から草地、都市まで6階級にわけ、それぞれの植生のうち、自然度の高い植生にのみ生息する種（種群）に高い評点を与え、さまざまな植生に広く分布する種に低い点を与えた。ある調査地での種組成を用いてそれぞれの点数を積算すると、その場所の「自然度」が数値で示される。自然林ではすべての種（種群）が出現し、都市化につれて環境変化に弱い種からさきに脱落していくので、数値が下がるように考案されている。すなわち、森林（自然林）を構成する種を目標として、森林からどれだけ種構成が隔たっているかをあらわす数値といえよう。

では、森林ではない自然植生は「自然度」が落ちるのだろうか？都市の街路樹の土壤によく出現するサカモリコイタダニ(*Oribatula sakamorii*)というササラダニは、海岸の風衝地にもともと生息する種であるらしい（青木，1988）。たしかに、風衝地は「自然が豊かな」場所とは言えないが、人為が働かない場所であるとしたら、その場所の生態系は少なくとも健全なものであり、したがって土壤生物もきわめて健全な生活をしているはずである。一見、大きな街路樹があり、緑を回復させたように思える場所の土壤が海岸風衝地と同じであるという指摘は重要であり、街路樹の評価に新たな視点を与えるものではあるが、逆に風衝地が自然度に乏しい場所とはいいがたい。これは、樹高の高い、あるいは種組成の豊かな、人工林ではない自然林を最上のものとする価値観を反映したものといえよう。

植生遷移をどうとらえるかは、青木の方法を評価する上で大きなポイントであろう。すなわち、一次にせよ二次にせよ植生は人為にかかわらず遷移して、攪乱を内在しつつもあるスケールでは定常状態となる(Bormann & Likens, 1979)。関東地方では極相を常緑の紅葉樹林と想定することは妥当であろう。

Bongers (Bongers, 1990)の c-p 指数は土壤の自由生活性線虫を遷移初期種(colonizer)から遷移後期種(persister)まで分類したうえで、5段階にカテゴリー化して評点を与え、ある場所の出現種の指数にその種の個体数をかけて足したものを総個体数

で割ったもの (Maturity Index) として示すものである。この解析手順は青木の方法とほぼ同じであるが、評点の根拠が生物群集が本来もつ遷移に対するそれぞれの種の反応として明確に示されている点が異なる。土壌線虫の種レベルでの同定は困難であるが、幸いなことに土壌線虫は科を構成する種がほぼ同じ食性を持ち、生態学的な性質がまとまっているので、c-p 指数を科ごとに決めることが可能である (Bongers & Bongers, 1998)。

MI 指数は土壌汚染を明確に反映している。自由生活性線虫は土壌だけでなく、淡水や海水の底質に広く分布しているので、未知の汚染を化学分析を行う前に感知するスクリーニング手法として、線虫の MI 指数は適用範囲が広い。青木の「自然度」も土壌動物やササラダニの生活史特性をもとに整理しなおすことで、指数としての明確さを増すことができるだろう。

生態系の健康 (Ecosystem Health) と土壌の健康

生態系の健康とは Rapport *et al.*(1998)によると、1. 生態系の衰退の兆候 (Ecosystem Distress Syndrome (EDS)) がないこと、2. 持続可能(Self-sustaining) であること、そして、3. 他の生態系に悪影響を及ぼさないことである。また、土壌の健康も生態系の健康と同様に考えることができるだろう。沙漠のような生産力の低い土壌でも健康でありうるが、一方、土壌の質 (Soil quality: その土壌のもつ生産力やその他のサービスの能力) は沙漠よりも森林の方が高い。しかし、土壌の健康がどの程度まで生態系に必要なか、あるいは重要かについての答えはまだない。また、システムの機能を支える生物活動にとって、構成種がすべて必要なのか (リベット仮説) あるいは多くの種は代替が可能で、少々の種数の減少はシステムの維持にとってさして重要ではない (Redundancy 仮説) のかについてもよくわかっていないが、種数はやはり機能の発揮に重要であることがわかってきている(Tilman, 1999)。

土壌生態系のもつ機能には、有機物の分解、栄養塩類の貯蔵と放出、窒素のような重要な栄養塩類の固定・放出などがある。土壌生態系のシステムの状態をよく表現するものとして、有機物の分解率は測定が容易で説明がしやすいものであろう。分解には微生物と土壌動物が相互作用的に関わっており (金子, 1994)、そのいずれかに阻害があると、分解速度が低下する。しかし、森林の場合、樹木の落葉の分解は遅いので、評価には時間がかかる。そこで、落葉以外のものを使い、比較的短期間で分解能力を把握する方法として Bait-laminar test が有力な方法として使われはじめている (van Gestel

博士私信)。木綿の布やベンチコート紙を使った方法もある。

土壌システムの種多様性の高さ、担っている機能の高さを考えると、操作実験などによるこの分野の研究が進展することが望まれる。HC₅にキーストン種が含まれている場合に、システムの機能が何らかの支障をきたすことは間違いない。しかし、それではどの程度の支障（たとえば分解率の低下、窒素無機化速度の減少）をリスクと評価したらよいのだろうか？

Kaneko & Kofuji (in pres.)はスギによる土壌の酸性化が、土壌微生物の活動低下、ササラダニの群集構造の変化をもたらし、有機物の分解速度が30%低下していることを明らかにした。しかし、このような活動の低下は研究対象とした森林の幹の周りに限定されているので、森林全体としての分解率の低下はわずか1.4%であったので、当面の環境リスクはないと判断した。この研究では、ササラダニ群集の構成種数は酸性化によって減少していない。多様性と機能との関係が依然としてはっきりしていない現状では、生物群集の構造を把握しつつ、機能の変化を解明していくしかないだろう。

土壌生態系のリスク評価へむけて

1999年から始まったオランダのSystem-oriented Ecotoxicological Researchという研究プロジェクトでは、野外実験、メゾコズム、モデル解析を通して上記の問いに答えようとしている(van Straalen 教授, 私信)。表2にこれまで土壌を対象として研究されてきた生態毒性学の構造を、生物の階層構造に合わせて整理してみた。最初、個体に毒物を曝露して致死量を測る研究からスタートした生態毒物学は現在2つの方向へ急速な発展をみせている。ひとつは、biomarkerを用いた研究で (Kammenga *et al.*, 1998)、個体の成長や生殖に影響が出る直前の状態を、早期に感知する手法としての期待が寄せられている。一方、野外での生物の受ける影響を個体レベルの曝露試験だけから知るとは大変むずかしい。個体から個体群、群集そして生態系という階層構造を汚染物質の生態リスクとして捉えるためのアプローチとして、個体群モデルの適用、食物連鎖モデルの開発、生物指標の発見(van Straalen, 1997)といった分野が同時進行している。

汚染土壌にもかかわらず、生息している土壌動物は多い。ところが、その遺伝子組成をみると単純である可能性が高い。すなわち汚染土壌への適応が特定の遺伝的特性と結びついている場合、強い汚染に対してその遺伝的特性をもった個体だけが選抜され生き残っている状態が出現する (van Straalen, 1999)。これを遺伝的な侵食 (genetic erosion)と呼ぶ。このような遺伝的組成のゆがみは通常に生じるストレスである乾燥や

低温などによって、本来起こるはずのない個体数の減少などを引き起こす可能性がある。土壌動物個体群の遺伝的構造についての研究は始まったばかりであるが、個体群モデルとの併用により、種個体群の絶滅リスクを考える際の重要な情報を提供するであろう。

日本の土壌動物学は生物指標に関して多くのデータの蓄積がある。生物指標それ自体は、因果関係の証明が難しい。優占種やキーストン種の個体レベルでの毒性試験を含めて、この表に示したさまざまなアプローチが日本の土壌動物相の特徴を反映するように行われることが強く望まれる。

表 2. 土壌生態系の階層構造と土壌生態毒性学の手法との関係

階層	リスク評価	モデル	重要な概念	研究上のエンドポイント	関連する研究分野
生態系 (土壌生態系)	Bioindicator	毒物の移動モデル 食物網モデル	機能の冗長性 生態系の健康	生態系機能 持続可能性, 安定性	生態系生態学
群集	Bioassay	食物連鎖モデル Distribution based risk assessment	生態系の健康	群集構造, 安定性 HC ₅	群集生態学
個体群	Bioassay	個体群成長モデル (Matrix model, deterministic model)	生活史 遺伝的多様性の喪失	絶滅確率, 増殖率	個体群生態学 保全生態学
個体	Bioassay	平衡分配モデル (Soil-pore water- organisms)	生物への利用可能性 複合毒性	NOEC, LC ₅₀ レベル	土壌化学
細胞(生化学反応)	Biomarker	ストレスに対する生理反応	ストレス反応, 免疫攪乱 早期警報	NOEC レベル	生化学

謝辞

本研究は科学技術振興事業団（CREST）の戦略的基礎研究「環境影響と効用の比較評価に基づいた化学物質の管理原則」、および文部省の創造開発研究によるオランダ Vrije 大学への派遣によるものである。Vrije 大学理学部生態学・毒物学研究室の N.M. van Straalen 教授および C.A.M. van Gestel 助教授には文献の紹介とともに生態毒物学に関する概念の丁寧な説明を受け、議論の相手をしていただいた。ここに記して感謝する。

摘要

土壤汚染がどのような生態リスクを土壤動物にもたらすのかを解析する方法についての研究レビューを行った。土壤動物の毒性試験は慢性毒性を個体レベルで実施し、群集レベルに外挿する方法が中心である。農薬、重金属、多環芳香族炭化水素の曝露に対して、成長、生殖が種ごとにことなつた程度に阻害されている。土壤動物への生態リスクの増大は、土壤動物の減少や変化により、落葉分解などの土壤のもつ生態学的サービスを失うことにつながるため、土壤生態系への生態リスクとして捉えることができる。今後、土壤生態系のリスク評価ができるようにシステムレベルでの試験方法を確立することと、日本産の土壤動物に関する基礎データの蓄積が重要であると考えた。

引用文献

- Aldenberg, T. and Slob, W. 1993. Confidence limits for hazardous concentration based on logistically distribution NOEC toxicity data. *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 25: 48-63.
- 青木淳一 1979. 土壤動物指標化の考え方。「環境科学」研究報告集 B30-S2-2. 文部省「環境科学」特別研究検討班, pp.47-64.
- 青木淳一 1988. 都会にすみつく“森”のダニ。採集と飼育, 50: 431-435.
- 青木淳一 1989. 土壤動物を指標とした自然の豊かさの評価。都市化・工業化の動植物影響調査法マニュアル, 千葉県, pp.127-143.
- Belford A.C., Seine W., van Gestel K.C.A.M., Hermens J.L.M. and van Leeuwen K.J. 1995. Modeling the accumulation of hydrophobic organic chemicals in earthworms. - Application of the equilibrium partitioning theory. *Environ. Sci. & Pollut. Res.*, 2: 5-15.
- Bongers T. 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental

- disturbance based on nematode species composition. *Oecologia*, 83: 14-19.
- Bongers T. and Bongers M. 1998. Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology*, 10: 239-251.
- Borman, F.H. and Likens, G.E. 1979. *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. 253 pp., Springer-Verlag, New York.
- Crommentuijn T., Brils J. and van Straalen N.M. 1993. Influence of cadmium on life-history characteristics of *Folsomia candida* (Willem) in an artificial soil substrate. *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 26: 216-227.
- Crommentuijn T., Doodeman C.J.A.M., Doornekamp A., van der Pol J.J.C., Bedaux J.J.M. and van Gestel C.A.M. 1994. Lethal body concentrations and accumulation patterns determine time-dependent toxicity of cadmium in soil arthropods. *Environ. Toxicol. Chem.*, 13: 1781-1789.
- Hendriks, A.J. Ma, W-C., Brouns, J.J., de Ruiter-Dijkman, E.M., Gast, R. 1995. Modeling and monitoring organochlorine and heavy metal accumulation in soils, earthworms, and shrews in Rhine-Delta floodplains. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 29: 115-127.
- Ishizuka, K. 1999. A review of the genus *Pheretima* s. Lat. (Megascolecidae) from Japan. *Edaphologia*, 62: 55-80.
- Janssen M.P.M., Ma W.C. and van Straalen N.M. 1993. Biomagnification of metals in terrestrial ecosystems. In: *The Science of the Total Environment, Supplement 1993*, Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam. pp 511-524.
- Kammenga J.E., Arts M.S. and Oude-Breuil W.J.M. 1998. HSP60 as a potential biomarker of toxic stress in the nematode *Plectus acuminatus*. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 34: 253-258.
- 金子信博 1994. 森林土壌における土壌小型節足動物と糸状菌の相互作用. *Edaphologia*, 51: 33-45.
- Khalil M.A., Abdel-Lateif H.M., Bayoumi B.M. and van Straalen N.M. 1996. Analysis of separate and combined effects of heavy metals on the growth of *Aporrectodea caliginosa* (Oligochaeta; Annelida), using the toxic unit approach. *Applied Soil Ecology*, 4: 213-219.
- Klok C. and de Roos A.M. 1996. Population level consequences of toxicological influence on individual growth and reproduction in *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae, Oligochaeta). *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 33: 118-127.

- Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W. and Dhillon S. 1998. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of Soil Biology*, 33: 159-193.
- Moore J.C. and de Ruiter P.C. 1991. Temporal and spatial heterogeneity of trophic interactions within below-ground food webs. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 34: 371-398.
- Moore J.C., Walter D.E. and Hunt H.W. 1988. Arthropod regulation of micro- and mesobiota in below-ground detrital food webs. *Annu. Rev. Entomol.*, 33: 419-439.
- 布村昇 1999. 日本産陸生等脚目甲殻類の分類学的位置の変更. *Edaphologia*, 81-91.
- Rapport, D J. Costanza, R. and McMichael, A J. 1998. Assessing ecosystem health *Trends Ecol. Evol.* 13: 397-402.
- 武田博清 1994. 森林生態系において植物-土壌系の相互作用が作り出す生物多様性. *日生態会誌*, 44: 211-222.
- 田中嘉成 1998. 理論生態学の環境毒性データ解析への応用. 横浜国立大学環境科学研究センター紀要. 24: 11-20.
- Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology*, 80: 1455-1474.
- van Brummelen T.C., van Gestel C.A.M. and Verweij R.D. 1996. Long-term toxicity of five polycyclic aromatic hydrocarbons for the terrestrial isopods *Oniscus asellus* and *Porcellio scaber*. *Environ. Toxicol. Chem.*, 15: 1199-1210.
- van Brummelen T.C., Verweij R.A., Wedzinga S.A. and van Gestel C.A.M. 1996a. Enrichment of polycyclic aromatic hydrocarbons in forest soils near a blast furnace plant. *Chemosphere*, 32: 293-314.
- van Brummelen T.C., Verweij R.A., Wedzinga S.A. and van Gestel C.A.M. 1996b. Polycyclic aromatic hydrocarbons in earthworms and isopods from contaminated forest soils. *Chemosphere*, 32: 315-341.
- van den Brink N.W. and Ma W.-C. 1998. Spatial and temporal trends in levels of trace metals and PCBs in the European badger *Meles meles* (L., 1758) in The Netherlands: Implications for reproduction. *Sci. Total Environ.*, 222: 107-118.
- van Gestel C.A.M. 1992. Validation of earthworm toxicity tests by comparison with field studies: a review of benomyl, carbendazim, carbofuran, and carbaryl. *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 23: 221-236.
- van Gestel, C.A.M. 1997. Scientific basis for extrapolating results from soil

- ecotoxicity tests to field conditions and the use of bioassays. In: Ecological Risk Assessment of Contaminants in Soil. van Straalen, N.M. and H. Lokke (Eds.), Chapman & Hall, London, pp. 25-50.
- van Gestel C.A.M. and Ma W.-c. 1990. An approach to quantitative structure-activity relationship (QSARs) in earthworm toxicity studies. *Chemosphere*, 21: 1023-1033.
- van Gestel C.A.M. and van Diepen A.M.F. 1997. The influence of soil moisture content on the bioavailability and toxicity of cadmium for *Folsomia candida* Willem (Collembola: Isotomidae). *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 36: 123-132.
- van Gestel C.A.M., Leon C.D. and van Straalen N.M. 1997. Evaluation of soil fauna ecotoxicity tests regarding their use in risk assessment. In: Soil Ecotoxicology, Tarradellas J., G. Bitton and D. Rossel (Eds.), CRC Press, Boca Raton, pp. 291-317.
- van Gestel C.A.M., Pademaker M.C.J. and van Straalen N.M. 1995. Capacity controlling parameters and their impact on metal toxicity in soil invertebrates. In: Biogeochemistry of Pollutants in Soils and Sediments. Risk Assessment of Delayed and Non-linear Responses. Salomons W and W.M Stigliani (Eds.), Springer, Berlin, pp. 171-192.
- van Gestel C.A.M., van Dis W.A., van Breemen E.M. and Sparenburg P.M. 1989. Development of a standard reproduction toxicity test with the earthworm species *Eisenia fetida andrei* using copper, pentachlorophenol, and 2,4-dichloroaniline. *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 18: 305-312.
- van Straalen N.M. 1997. Community structure of soil arthropods as a bioindicator of soil health. In: Biological Indicators of Soil Health (Pankhurst, C, Doube, B, M. & Gupta, V.V.S.R. Eds.), CAB International, Wallingford, UK., pp 235-264.
- van Straalen N.M. 1998. Evaluation of bioindicator systems derived from soil arthropod communities. *Applied Soil Ecology*, 9: 429-437.
- van Straalen N.M. 1999. Genetic biodiversity in toxicant-stressed populations. *Progr. in Environ. Sci.*, 1,2: 195-201.
- van Straalen N.M. and Denneman C.A.J. 1989. Ecotoxicological evaluation of soil quality criteria. *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 18: 241-251.
- van Straalen N.M. and Kammenga J.E. 1998. Assessment of ecotoxicity at the population level using demographic parameters. In: Ecotoxicology. Schuurmann,

- G. and B. Markert (Eds.), John Wiley & Sons. pp 621-644.
- van Straalen N.M., Schobben J.H.M. and de Goede R.G.M. 1989. Population consequences of Cadmium toxicity in soil microarthropods. *Ecotoxicol. Environ. Safety*, 17: 190-204.
- van Straalen N.M. and van Rijn J.P. 1998. Ecotoxicological risk assessment of soil fauna recovery from pesticide application. *Rev. Environ. Contam. Toxicol.*, 154: 83-141.
- van Straalen N.M. and Verhoef H.A. 1997. The development of a bioindicator system for soil acidity based on arthropod pH preferences. *J. Appl. Ecol.*, 34: 217-232.
- van Wensem J., Vegter J.J. and van Straalen N.M. 1994. Soil quality criteria derived from critical body concentrations of metals in soil in invertebrates. *Applied Soil Ecology*, 1: 185-191.
- Verhoef H.A. and Brussaard L. 1990. Decomposition and nitrogen mineralization in natural and agro-ecosystems: the contribution of soil animals. *Biogeochemistry*, 11: 175-211.
- 渡辺仁治・浅井一視 1999. 珪藻を環境指標として見た酸性環境。「酸性環境の生態学」佐竹研一編，愛智出版，東京。pp.189-222.