

堆積腐植層の形態形成過程研究における 新しいアプローチの試み

森 圭子*・平山良治*

MORI, Keiko* and Ryoji HIRAYAMA* : Application of a New Approach on the
Investigation of Humus Profile

森林の林床には落葉落枝などのリターが供給されるが、それらが分解・無機化されると有機物の層である堆積腐植層（O層）が森林土壌の最表層として形成される。堆積腐植層は様々な分解段階にあるリター・植物根・生物等により構成されており、それはリターの分解過程を反映した形態的特徴をもつ。従ってそれは有機物の物理的、化学的変化が顕著に生じる場であり、植物と土壌の境界面を形成する森林生態系の重要な一構成部分である。堆積腐植層は化学的には有機物の分解・供給を通して、物質の供給と蓄積に深く関わっており、土壌の生成や森林生態系の物質循環機構を理解する上で重要な鍵となる。

日本における堆積腐植層の研究は、化学的組成の変化（金沢ら 1993）や、リターの分解に伴う養分組成の変化（Takahashi 1997）がある。また、土壌動物の活動の認識から堆積腐植層に含まれる有機物のサイズクラス別の組成に関する研究がある（金沢ら 1977a-c）。一方、堆積腐植層は上述のようにリター分解の履歴を内包している。従って、その形態を詳細に観察することにより、分解過程をそれに関連する生物の役割と共に明らかにすることが出来る。このことは物質循環過程を考察する上においても有用な情報を提供すると考えられる。しかし生物活動に着目した堆積腐植層の形態形成過程と分解に関する包括的な研究は数少ない（武田・金子 1988）。従来、堆積腐植層の形態観察は、樹脂で固化したサンプルについて薄片を作成・観察することで行われてきた。しかしこの方法は断面の観察であるため内部構造が観察できる一方、観察範囲が数 μ mの厚さに限られており、分解に関わる生物そのものが観察できることは稀であり、リター・根・糞塊などの表面の形状を詳細に観察することが出来ない。そこで近年ヨーロッパでは堆積腐植層を数cmごとに分けて採取し、その構成物を固化せず実体顕微鏡を用いたマクロな直接観察を行う方法が用いられ、土壌動物とリター分解の関係（Ponge 1991）や堆積腐植層と森林更新のダイナミクス（Bernier 1996）が明らかにされつつある。

筑波実験植物園では気候・土壌が同様で植物が異なる土壌において、植生と土壌の関係解明にあたり土壌薄片を用いた例がある（平山 2000）が、このような土壌-植物の関係を明らかにする上で、マクロ観察法は有用であると考え。そこで本研究では日本の森林堆積腐植層の形態観察にマクロ観察法を適用し、その有効性を検討したので報告する。

方 法

直接観察法が異なる堆積腐植層をどのように把握することができるのかを検討するため、堆積腐植層のサンプルはブナ自然林、ミズナラ主体の落葉広葉樹二次林、およびスギ人工植林地の3

* 国立科学博物館 筑波研究資料センター 筑波実験植物園, Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Tsukuba, 305-0005.

つのサイトから採取した。これらは京都府宮津市上世屋の山林の近接する尾根上部に位置し、類似した土壌特性を持つが、植生が異なる (Mori *et al.* 2005)。以降それぞれをブナ林、ナラ林、スギ林とする。また層位名は土壌調査ハンドブック (日本ペドロロジー学会 1997) に従う。

サンプル採取に際して、まずO層とA層上部を断面積が5×5 cmの柱状に切り出せるように周囲を取り除いた。これを外観から、腐朽がほとんど進んでおらずその形状がほぼ残っているリターから成るOi層、リターの腐朽が進み分解が中程度だがその形状を識別できるリターから成るOe層、リターの形状が識別出来ないほど腐朽・分解が進んだ有機物から成るOa層の別に記録し、リターの変化に応じて0.5 cmから2 cmの厚さで上から順に切り取った。切り取ったサンプルは直ちに99%のアルコールに浸して実験室に持ち帰った。持ち帰ったサンプルはシャーレに移し、倍率4.5~40の実体顕微鏡下で観察を行った。またマクロな形態観察のみでは堆積腐植層構成物内部の状態が判別できないため、一部のリターの薄片を作成し観察に供した。固化はアクリルモノマーを用い、観察には400倍の光学顕微鏡を用いた。

結果および考察

いずれのサイトについても堆積腐植層の多くは葉リター、土壌動物の糞塊、根から構成されていた (Fig. 1-1~27)。各サイトに共通して特に上部 (Oi層) では個々の土壌動物の糞塊が観察され、その形状からミミズ、等脚類、ヤスデなどの糞であることが判別できた (Fig. 1-1~3)。等脚類とヤスデの糞は特徴的な形をしており、容易に判別することが出来た。これらの糞は特にナラ林の堆積腐植層上部に多く見られた。またミミズの糞はOi~Oe層上部では葉の上に不定形で (Fig. 1-4)、その周辺にはヒメミミズの糞が見られた。これらはミミズの糞をヒメミミズが摂食した結果と考えられる。

供給されるリターの大部分を占める葉リターの分解の様子を見ると、まずブナでは、葉リターの色の変化は乏しく、白色腐朽菌などの作用による白色化は顕著には見られなかったが、Oi層以下から葉リターの上に土壌動物の糞が観察され、リターは土壌動物に摂食されることがわかった (Figs. 1-4および5)。葉の内部構造を見ると葉の骨格はほぼ完全に残り、表面に菌糸が見られたが、内部への侵入は見られなかった (Fig. 1-6)。Oe層の中ほどでは未分解の葉の間に形成される空間には排泄された糞が集積し (Fig. 1-7)、それらが葉と葉を接着する役割を果たして葉と糞から成るサンドイッチ状の構造が形成されていた。観察により、これらの糞はミミズ、ダニ、ヒメミミズなどの土壌動物によるものであることがわかった。このような構造の中には、根が著しく侵入しているものがあり、菌根菌の形成も見られた (Fig. 1-8)。サンドイッチ状の構造は分解段階が進むにつれ糞の割合が多くなり (Fig. 1-9および10)、葉が次第に消失した後には有機質の団粒が形成されていた (Fig. 1-11)。この有機質団粒の薄片の観察から、これらは種類や腐朽段階の異なるリターを摂食し排泄された糞などから形成されており (Fig. 1-12)、葉と葉の間の空間を埋めるように異なる土壌動物が摂食と排泄を繰り返していることが示された。また内部には菌糸の侵入が多く見られ (Fig. 1-13)、このような有機質の団粒がOa層を形成していた (Fig. 1-14)。有機質団粒のO層とA層の土壌動物による混合は顕著ではなかったが、A層の上部にも有機質の糞塊が観察され、また比較的新鮮なミミズの糞も観察された (Fig. 1-15)。このことから、ミミズなどの土壌動物が限られた空間において有機物と無機質土壌を混合する役割を担っていることが分かった。またこれらの有機-無機団粒 (Fig. 1-16) にはヒメミミズの摂食痕が観察され、生息場と餌を供給していることがわかった。

ナラ林はブナ林よりも分解が速く、Oi~Oe層上部において白色腐朽菌による葉リターの白色化が顕著であった (Fig. 1-17)。従ってブナ林で見られたようなサンドイッチ状の構造は観察されず、

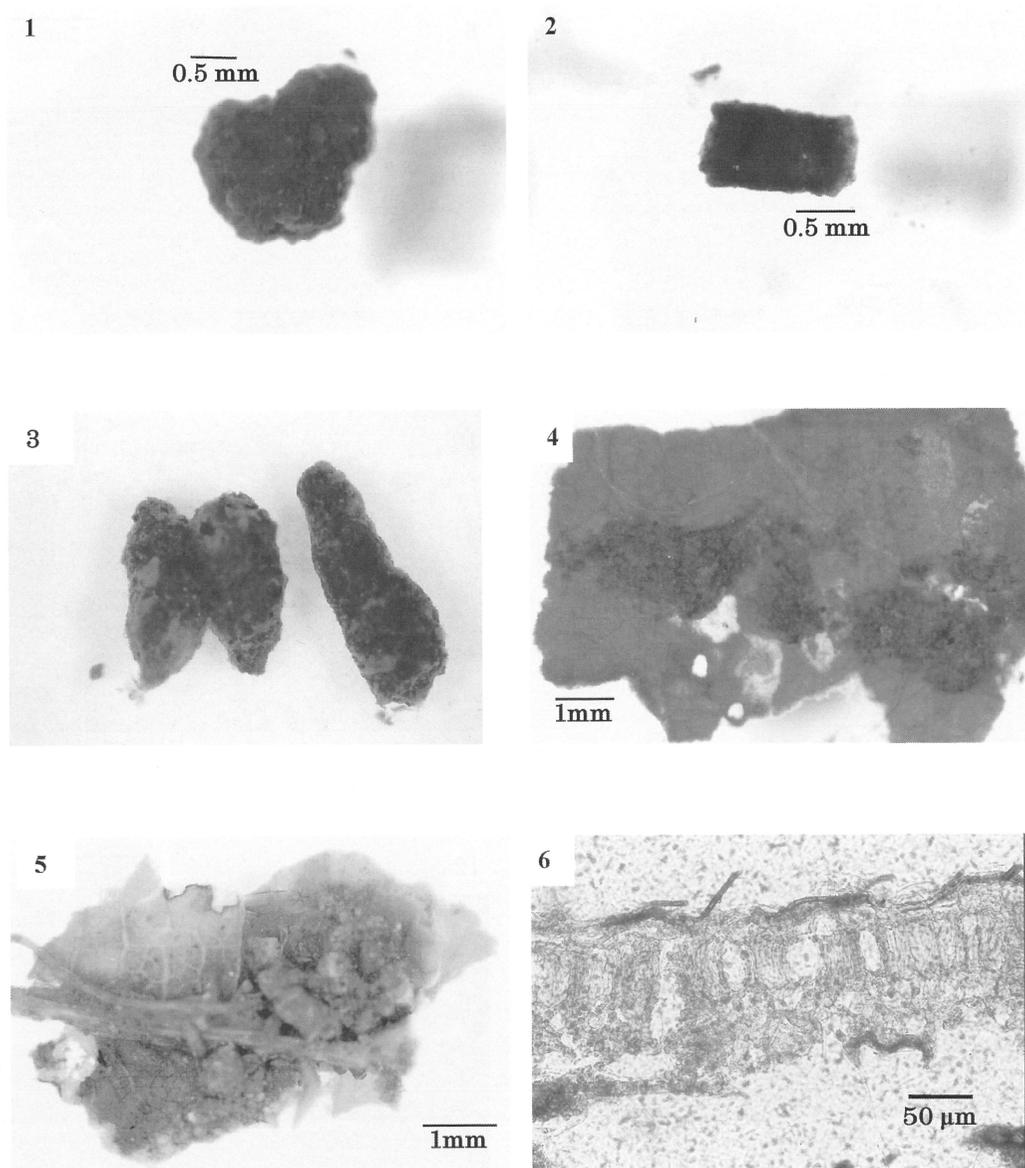


Fig. 1-1. A cast of a earthworm from 0-1 cm (Oi) of the Beech profile. 2. A cast of a isopod from 0-1 cm (Oi) of the Beech profile. 3. Casts of diplopoda (left) and earthworm (right). From 0.5-1 cm (Oe) of the Oak profile. 4. Smear-like faeces of earthworm from 2-4 cm (Oe) of the Beech profile. Casts of enchytraeids are observed around the cast of earthworm. Color of leaves is only slightly changed. 5. Casts of soil animals accumulating on leaves, from 2-4 cm (Oe) of the Beech profile. Roots are running along the surface of the leaf. 6. Cross section of the Fig 1-5. Melanized hypae are running along the leaf surface. Part of the underside of the leaf is grazed by soil animals.

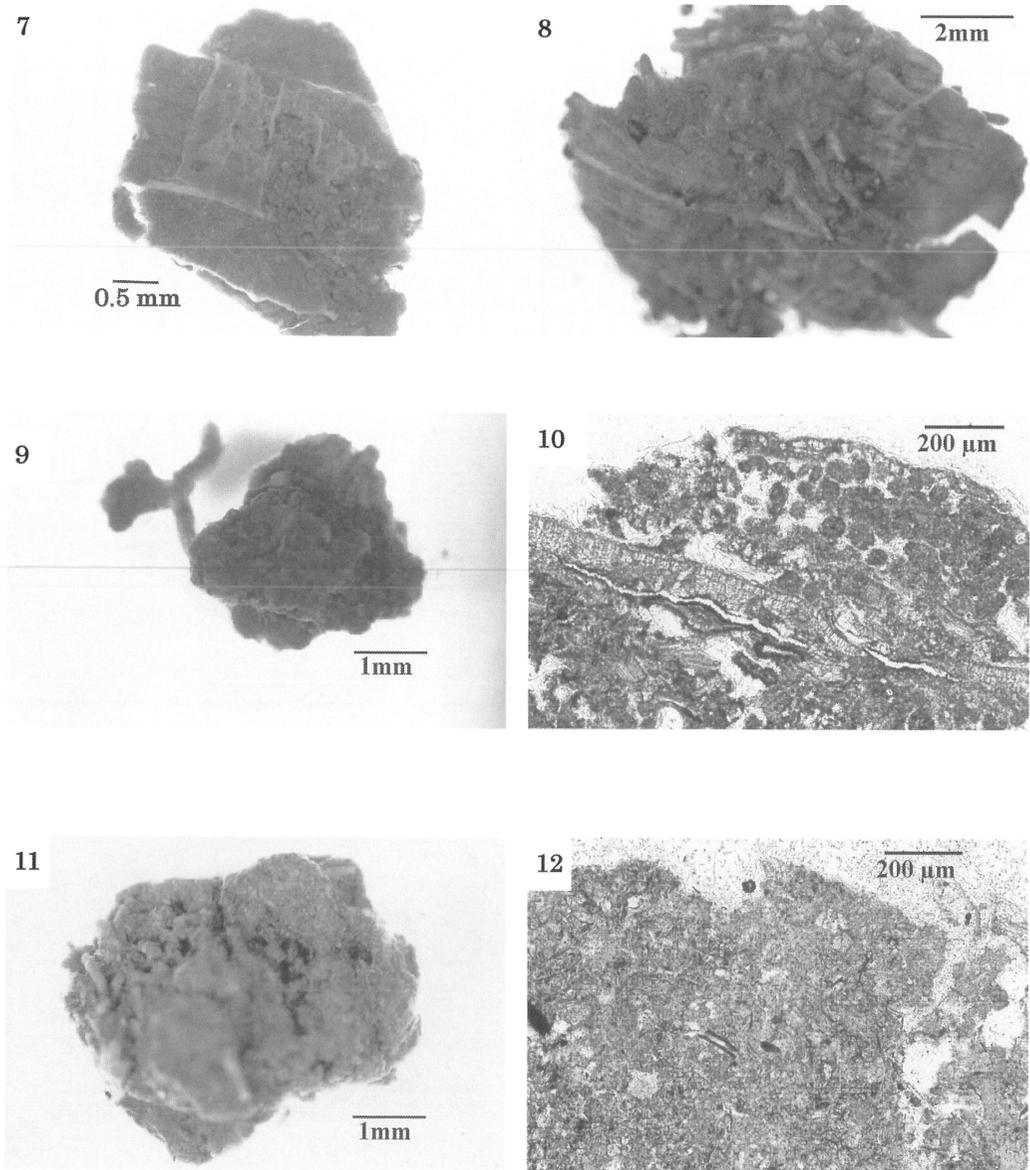


Fig. 1.

— (continued) —

7. Casts excreted between undecomposed leaves adhere to each other forming sandwich-like structure, from 4-5 cm (Oe) of the Beech profile. On the surface, casts of acari are observed. 8. sandwich-like structure from 5-6 cm (Oe) of the Beech profile. Roots are running densely through faecal materials. Some root tips are associated with mycorrhiza. 9. The surface of the sandwich-like structure is covered by faeces. From 5-6 cm (Oe) of the Beech profile. 10. Cross section of the Fig. 1-9. Faeces of Acari, cell wall of leaves and shapeless faecal materials are observed. 11. Leaves of the sandwich-like structure are mostly disappeared and an aggregate remains. From 6-7 cm (Oe) of the Beech profile. 12. Cross section of the Fig. 1-11. Different casts and shapeless humus materials are composing the aggregate.

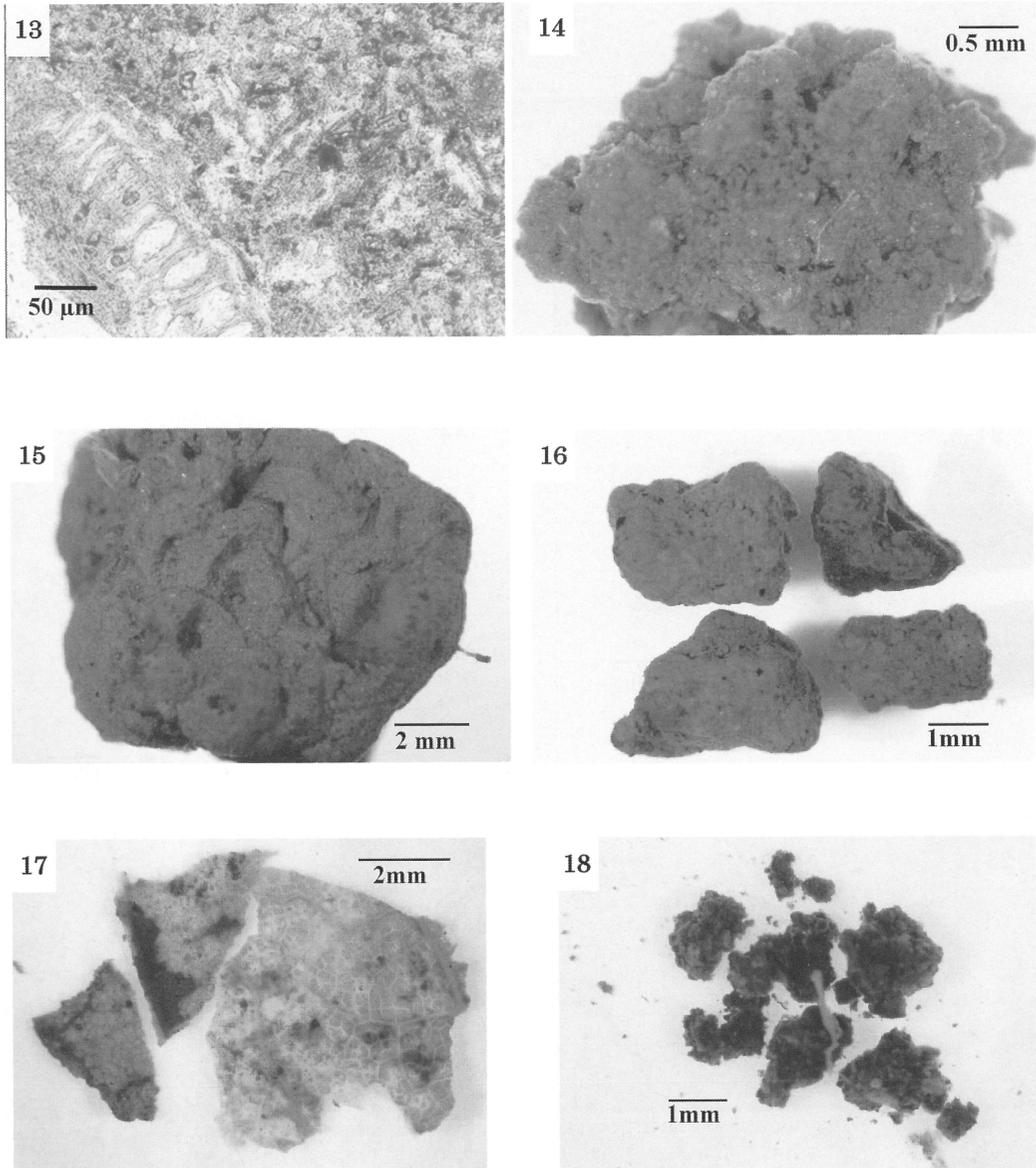


Fig. 1.

— (continued) —

13. Higher magnification of the Fig. 1-12. Cell wall of leaf still remains. In the organic matrix, many hyphae are running across. **14.** Leaves of the sandwich-like structure are mostly disappeared and an aggregate remains. Surface of the aggregate is grazed or tunneled by small animals. From 8-9 cm (Oa) of the Beech profile. **15.** Freshly excreted cast of earthworm. From 10-12 cm (A) of the Beech profile. **16.** Examples of organo-mineral aggregates. The top left aggregate is tunneled by enchytraeid worms. From 12-13 cm (A) of the Beech profile. **17.** Leaves from 0.5-1 cm (Oe) of the Oak profile. Part of the leaves are bleached (e.g. left half of the left leaf). **18.** Casts from 2-2.5 cm (Oa) of the Oak profile. Casts are loose and do not form large aggregate.

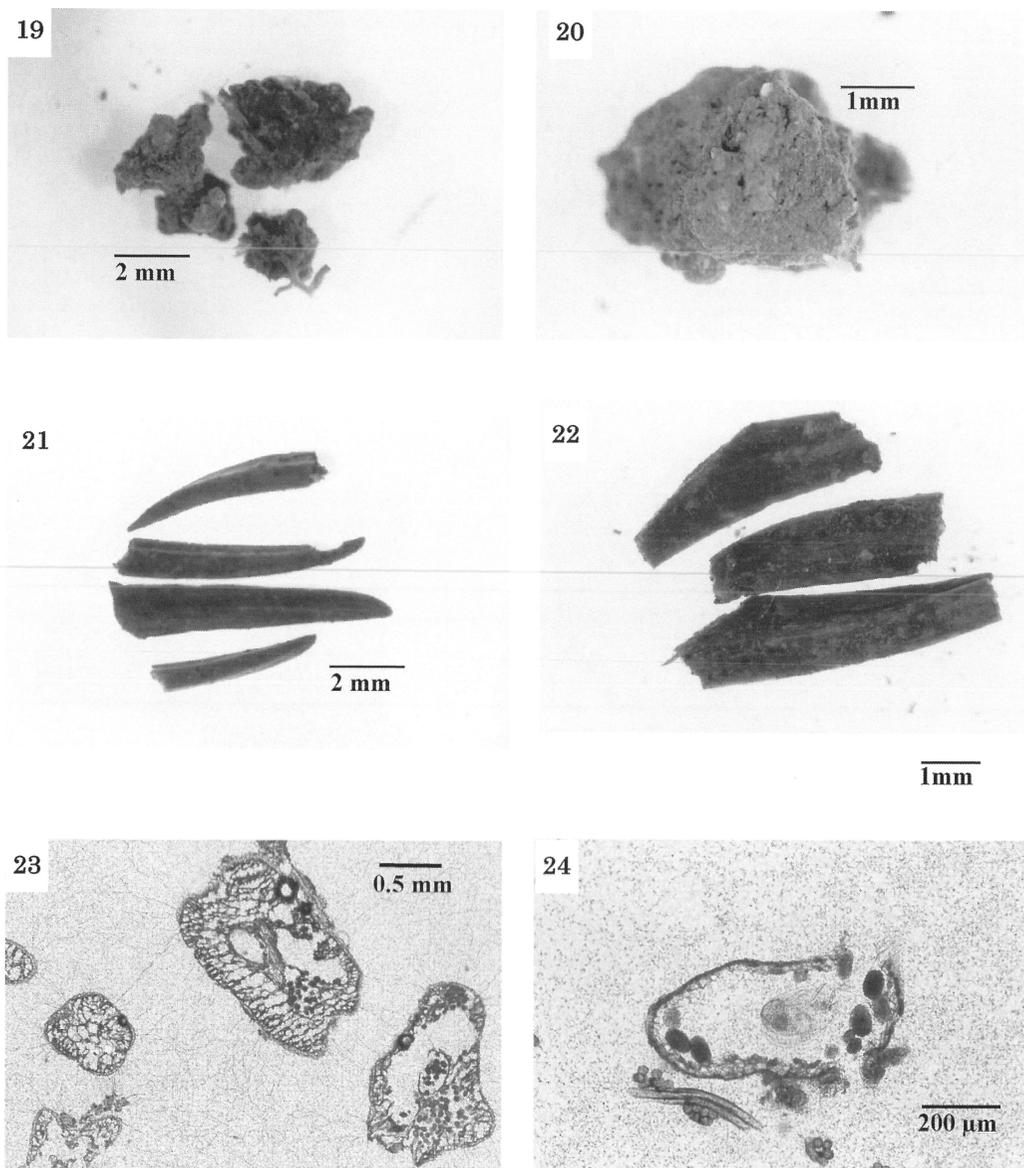
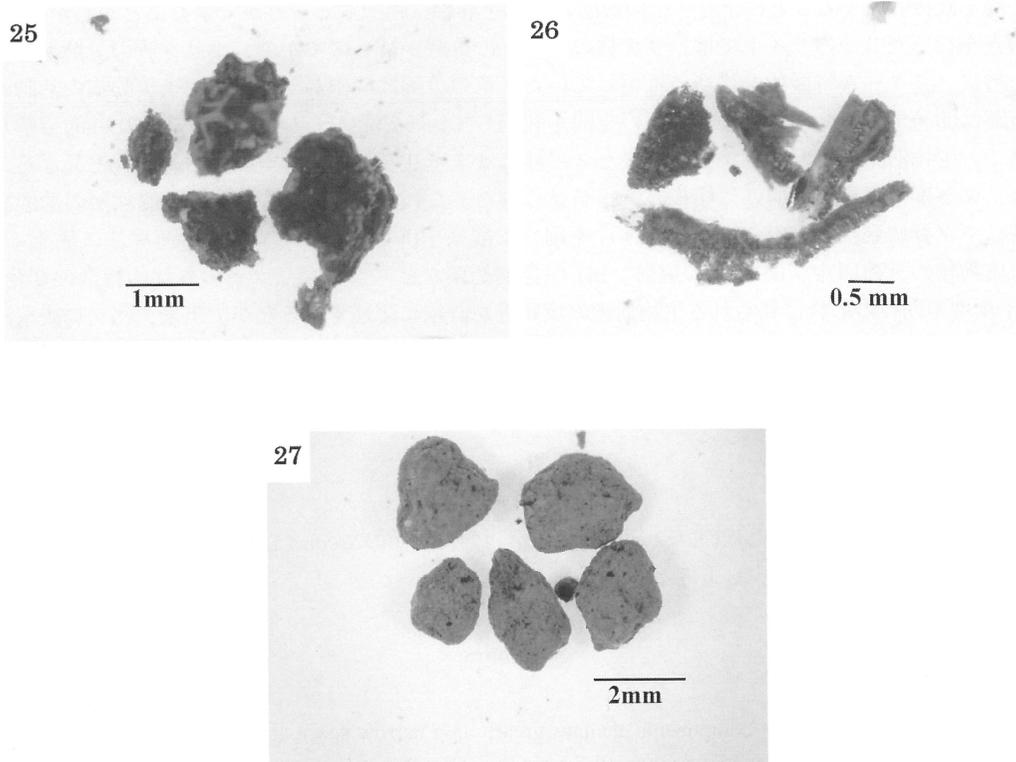


Fig. 1.

— (continued) —

19. Mostly organic casts from 4.5-5.5 cm (Oa) of the Oak profile. Adhering together or bundled by roots. **20.** A mostly organic cast tunneled by enchytraeids from 5.5-7.5 cm (A) of the Oak profile. **21.** Cedar leaves from 0.5-1.5 cm (Oe) of the Cedar profile. Second from top is bitten off by earthworm. **22.** Cedar leaves from 2.5-3.5 cm (Oe) of the Cedar profile. The leaves are broken but the outer part of the leaves is still rigid. **23.** Cedar leaves from 2.5-3.5 cm (Oe) of the Cedar profile. Inside of the leaves are eaten by acari and enchytraeids. **24.** Root tip from 2.5-3.5 cm (Oe) of the Cedar profile. Inside of the root tip is acari. Inside of the root is eaten by acari.



— (continued) —

Fig. 1. 25. Casts from 1.5-2.5 cm (Oe) of the Cedar profile. 26. Leaves 4.5-5 cm (Oa) of the Cedar profile. Decomposition of outermost epidermis is progressed. 27. Organo-mineral casts from 5.5-7.5 cm (A) of the Cedar profile.

糞塊は比較的小さいものが形成されていた (Fig. 1-18)。葉が比較的速く分解されるためOe層は薄く、糞塊やそれらが互いに付着したり根の束縛されたりして形成された有機質あるいは有機-無機の団粒がOa層として集積していた (Fig. 1-19)。有機-無機団粒はOa層にも見られ、有機質の団粒と無機質土壌の混合の程度はブナよりも顕著に見られた。これらのことはナラ林の高い生物活動を示すものと考えられた。

スギの葉リターは、ミミズにより直接噛み千切られた痕が見られたが (Fig. 1-21)、葉リターがOe層下部まで多く観察された (Fig. 1-22) ことから、スギリターの表皮は最後まで分解されないことが示唆された。しかしスギリターの薄片による観察は土壌動物の葉の内部からの摂食がさかんであることを示していた。 (Fig. 1-23および24)。またスギの葉リターの内部に排泄された土壌動物の糞は、表皮の分解に伴いその外部に放出されていた (Fig. 1-25および26)。しかしOa層における糞塊の集積は顕著でなく、また有機質団粒と無機質土壌の混合の程度は低かった (Fig. 1-27)。これはスギの植栽の際に傾斜がやや急であることと相まって堆積腐植層が失われ、その後のリターの供給により堆積腐植層が形成されており、腐植化の進行した有機質団粒の集積がまだ少ないことを示していると考えられる。

ま と め

堆積腐植層はリターの分解に伴い、その形状がわずかの空間で大きく変化する。少量の堆積腐

植層を直接観察することにより、その形態の変化を詳細に把握することができることがわかった。調査を行った3つのサイトでは、ブナ林のリターの分解が最も緩やかで、葉リターの分解が遅いため、リターが特徴的な構造で堆積していた。その分解は緩やかであるが、土壤動物の活動の痕跡は顕著であり、多くの生物がその空間を利用していることがわかった。ナラは比較的分解が速く、生物活動の程度も高かった。またスギ林ではスギリターの分解が広葉樹のそれと異なること、また堆積腐植層の形態に植栽の履歴が見られた。これらの観察により、堆積腐植層の形態観察にマクロ観察法と個々の構成物の薄片を用いた観察を併せることで、従来の薄片法に加えてi) 土壤動物の糞の同定、ii) 摂食の痕跡、iii) 白色腐朽菌などによる葉リターの外部的特徴の変化、vi) 糞塊や団粒の形状に見られる生物活動の痕跡等を詳細に記述することが出来、マクロ観察法の有効性を確認できた。この手法は土壌-植物の境界に生じるプロセス解明への新しいアプローチとして有用であるといえる。

謝 辞

この研究を進めるにあたり、フランス国立自然科学博物館のNicolas Bernier博士に多大な助力を頂いた。ここに厚くお礼申し上げる。

Summary

The appearance of humus components changes greatly in a narrow space as they are decomposed. Such transformation process can be depicted in detail by observing small amount of the humus profile. In the three study sites, decomposition of litter is slowest in the Beech site and litter accumulates in a characteristic manner. Although the decomposition process is slow, activity of soil animals is well preserved and it is indicated that many soil biota exploit the food and space in the humus profile. At the Oak site, decomposition is relatively fast and soil biological activity is suggested to be high. On the other hand, decomposition of cedar (*Cryptomeria japonica*) litter is slightly different from those of deciduous leaves due to its leaf shape and it is recognized that the humus profile shows history of forest management.

From these observations, decomposition and the formation process of humus form can be depicted in detail with additional information on top of micromorphological method by making thin section; i) identification of animal faeces, ii) evidence of feeding by different soil animals, iii) change in the appearance of litter such as bleaching by whit-rot fungi, vi) evidence of soil biological activities from the shape and/or state of the casts and aggregates. Therefore it can be said that the new approach is valid as a tool in investigation of many processes occurring in the plant-soil interface.

引用文献

- Bernier, N., 1996. Altitudinal changes in humus form dynamics in a spruce forest at the montane level. *Plant and Soil* **178**: 1-28.
- 平山良治, 2000. 植物と土壌-植生のはたらきを中心に, 実験的土壌学および微細形態学的アプローチ. *ペドロジスト* **44**: 128-132.
- 金沢晋二郎・大島康行・高井康雄, 1993. 亜高山天然林における有機物の供給量とその性質. *土肥誌* **64**: 275-279.
- ・竹島征二・和田秀徳・高井康雄, 1977a. 森林土壌における有機物の存在状態とその分解過程 (第1報). *土肥誌* **48**: 181-186.
- ・———・———, 1977b. 森林土壌における有機物の存在状態とその分解過程 (第

- 2報). 土肥誌 **48**: 187-197.
- ・和田秀徳・高井康雄, 1977c. 森林土壌における有機物の存在状態とその分解過程 (第3報). 土肥誌 **48**: 266-271.
- Mori, K., H. Shinjo, A. Kato and T. Kosaki, 2005. Comparison of different soil classification systems using 5 profiles from different forest ecosystems in Japan. *Pedologist* **49**: 10-21.
- 日本ペドロロジー学会, 1977. 土壌調査ハンドブック. 博友社・東京.
- Takahashi, M., 1997. Comparison of nutrient concentrations in organic layers between broad-leaved and coniferous. *Soil Sci. Plant Nutr.* **43**: 541-550.
- 武田博清・金子信博, 1988. Patterns of soil humus accumulation in forests. I. *Bull. Kyoto Univ. Forests* **60**: 33-45.
- Ponge, J.F., 1991. Food resources and diets of soil animals in a small area of Scots pine litter. *Plant and Soil* **138**: 99-113.