

編集委員／北沢右三・吉良竜夫・宝月欣二・森下正明・門司正三・山本護太郎

生態学研究法講座26

土壤動物生態研究法

北沢右三編

生態学研究法講座26

土壤動物生態研究法

北沢右三編

共立出版株式会社

—著者紹介—

(抜筆順)

きた さわ ゆう そう
北 沢 右 三

1941年 東京帝国大学理学部動物学科卒業
専攻 動物生態学・生態系解析
現在 東京都立大学理学部教授
理学博士

なか ちや よし お
中 村 好 男

1970年 北海道大学大学院農学研究科博士課程修了
専攻 土壤動物生態学
現在 農林省草地試験場生態部農林技官
農学博士

こん どう まさ き
近 藤 正 樹

1964年 東京立大学大学院博士課程修了
専攻 動物生態学
現在 白梅学園短期大学教授・理学博士

まつ もと ただ お
松 本 忠 夫

1973年 東京都立大学大学院博士課程修了
専攻 動物生態学
現在 東京都立大学理学部助手
理学博士

あお き じゅん いち
青 木 淳 一

1963年 東京大学大学院生物系研究科卒業
専攻 土壌ダニ学
現在 横浜国立大学環境科学研究所センター
助教授・農学博士

きた さわ たか し
北 沢 高 司

1971年 早稲田大学教育学部生物学科卒業
専攻 土壌動物生態学
現在 東京都立大学理学部研究生

なづ 鈴 木 みのる
實

1958年 東京教育大学大学院博士課程修了
専攻 動物系統分類学
現在 日本大学法學部助教授・理学博士

てら だ み な こ
寺 田 美 奈 子

1965年 東京都立大学理学部生物学科卒業
専攻 土壌動物生態学・物質經濟
現在 早稲田大学教育学部副手
理学博士

生態学研究法講座 26

土壤動物生態研究法

定価 2300 円

NDC 468

検印廃止

© 1977

昭和52年4月5日 初版1刷発行

編集者 北 沢 右 三

発行者 南 條 正 男

東京都文京区小日向4丁目6番19号

印刷者 藤 本 元

東京都文京区水道2丁目1番8号

発行所 東京都文京区小日向4丁目6番19号
電話 東京 947 局 2511 番(代表)
郵便番号 112 振替 東京 1-57035 番

共立出版株式会社

印刷・藤本総合印刷 製本・中條製作 Printed in Japan



3345-438260-1371

序 文

今回、本邦最初の土壤動物生態研究法の専門書として本書が出版されるはこびになった。土壤動物の生態は個体生態、個体群生態、群集生態を含み、機能面では陸上生態系のなかで果たす土壤形成と物質分解という役割が関係してくる。本書の執筆者はこれらの研究法になるべくひろくふれようとしたが各レベルの生態の一般的研究法まで述べることはせず、主としてそれぞれの経験に基づいて土壤動物の具体的な扱い方を解説している。

本講座のいくつかの巻に各レベルの生態のより一般的な研究法が書かれており、それぞれ土壤動物に適用される部分が多いであろう。巻末に載せられた各巻の番号でいえば、個体生態では行動について 21、環境について 29, 30、物質経済について 23、個体群生態では 16, 17, 18, 19, 22、群集生態では 14, 15, 13、および土壤生態系について 12, 29, 30 の各巻がそれぞれ利用されるであろう。

土壤中では地上で生産される有機物の供給のもとに動物、微生物、高等植物の根が密に関係し合って生活するので、土壤はこれらの生物群の相互関係を最も考えやすい研究の場であると思われる。土壤動物生態の研究者が、主たる研究対象の特定の動物だけにかぎらず、微生物や植物との関係も考察して生物群集や生態系に関する知識を深め、それによって主たる研究対象の動物の生態の理解がさらに深まることも、本書が講座の一巻として出るにあたり期待したい。

昭和 52 年 2 月

北沢 右三

目 次

第1章 総 論

北沢 右三

- 1.1 土壌動物の性格——— 1
- 1.2 本書の内容の構成——— 2
- 1.3 土壌動物生態研究法に関するおもな文献について——— 4

第2章 大形土壌動物研究法

中村 好男

- 2.1 個体の生態-個体の生活研究法——— 8
 - A. 環境との関連 8
 - B. 行動の観察 20
 - C. 飼育法 22
 - D. 食性調査法 24
 - E. 摂食量調査法 27
- 2.2 個体群の生態研究法——— 30
 - A. 個体群の把握 31
 - B. 密度の推定 35
 - C. 個体群の組成とその変化 43
- 2.3 群集の生態研究法——— 44
 - A. 種類組成の構造 44
 - B. 水平・垂直構造 50
 - C. 調査票 59

第3章 アリ・シロアリの生態研究法

近藤正樹・松本忠夫

- 3.1 個体生態研究法——— 62
 - A. 個体の考え方 62
 - B. 採集法 63
 - C. 保存法 65
 - D. 飼育法 66
 - E. 生活史の研究 71
 - F. 食性の研究 73
 - G. 行動の研究 74
- 3.2 個体群生態研究法——— 78
 - A. 個体数・現存量の研究 78
 - B. コロニー組成の研究 87
 - C. コロニーの年齢 88
 - D. 生産量 88
- 3.3 群集生態研究法——— 89

iv 目 次

- A. 種類組成 89 B. 成層構造 90
参考文献 91

第4章 小形節足動物研究法

青木 淳一

- 4.1 個体生態研究法———95
A. 生活史 95 B. 食性 99 C. 行動 103
4.2 個体群生態研究法———107
A. 個体数・現存量 107 B. 個体群構造 128
4.3 群集生態研究法———134
A. 種類組成 134 B. 成層構造 142
参考文献 150

第5章 小形土壤湿性動物研究法

北沢 高司

- 5.1 小形土壤湿性動物について———153
5.2 小形土壤湿性動物抽出法———153
A. Baermann 法 154 B. O'Connor 法によるヒメミミズ類, その他の抽出法 156 C. 抽出効率の検定法 158
5.3 ヒメミミズ類の飼育法・観察法・食性研究法———159
A. ヒメミミズ類の飼育法 159 B. ヒメミミズ類の観察法 161
C. ヒメミミズ類の食性研究法 162
5.4 小形土壤湿性動物の個体群および群集生態研究法について———163
参考文献 163

第6章 微小土壤動物研究法

鈴木 實

- 6.1 個体生態研究法———165
A. 微小動物とその分類学的位置関係 165 B. 生活史 167
6.2 個体群生態研究法———177
A. 個体数の推定と現存量 177 B. 個体数推定法の問題点 185

6.3 群集生態研究法———	190
A. 種類組成 190	B. 分布(成層構造) 192
6.4 コロナイゼイション———	196
参考文献 199	

第7章 土壌動物群集の総合的研究法 北沢右三

7.1 土壌動物群集の総合的研究の方法論———	203
7.2 土壌動物群集の組成、個体数、現存量の研究法———	206
参考文献 215	

第8章 土壌動物の物質経済と物質分解研究法

北沢右三・寺田美奈子

8.1 物質経済と物質分解———	216
A. 飼育による土壌動物の落葉分解測定法 217	B. 野外における土壌動物による落葉分解量測定法 218
8.2 オカダンゴムシの物質経済、物質分解研究法———	220
A. 研究材料としてのオカダンゴムシ 220	B. 飼育法 223
C. 物質収支の求め方 224	D. 生重と乾重の関係 224
E. 摂食実験 225	F. 呼吸量の測定 226
G. 窒素の定量 227	
H. 諸効率 228	I. 諸要因の物質収支への影響 228
J. この研究法の有効性 234	
8.3 土壌動物と土壌微生物の食物関係および 物質分解関係研究法———	235
A. 放射性同位元素を利用するササラダニによるカビの摂食量、排出量、 同化量測定法 235	B. 大形土壌動物がいる場合といらない場合の 葉落分解量の比較研究法 237
参考文献 242	
あとがき 244	
索引 245	

第1章 総論

1.1 土壌動物の性格

土壌は陸上生態系における物質循環の中核部である。土壌動物は多くの異なる生活形群を含んで土壌中に大量に存在し、土壌微生物とともに土壌生物群集（エダフォン）を形成する。

土壌動物群集は食性によって、生きた藻類や植物の根を食べるもの、落葉枝などの植物枯死体を食べるものの、菌食・細菌食のもの、雑食性および捕食性のものなどに分類され、これらの各生活形群は食物関係やすみ場所関係などによって結ばれ、食物連鎖や栄養段階構造、成層構造、社会構造などを織りなしている。

光合成植物の生きた葉に含まれる窒素分などの養分の大半は枯れ落ちるまえに枝や茎にかえされるので、落葉は貧栄養の物質であり、落枝や倒木の貧栄養度はそれ以上にひどいものである。落葉枝食の土壌動物はこれらを摂食してその85%以上を含む大小のふん塊を排出する。この作用により固い落葉枝は粉碎され土壌と混合され、ふん塊は土壌のA層に団粒構造をつくり、土壌の通気性や保水力を維持または増大させる。

土壌中の糸状菌、放線菌、細菌などの微生物は土壌有機物を分解して二酸化炭素、水、塩類などの無機物にかえす働きをもつが、それは上記のような土壌動物の働きと密接な関係をもっている。土壌微生物は土壌動物の重要な食物源であるが、いっぽうにその活性は土壌動物との共存によって高められ、土壌動物が存在しないときは減退したまでは停止もする。土壌微生物と土壌動物の働きは一面において触媒的に関係しあい、植物質の供給条件のもとに土壌肥沃度を変化させる。

土壌動物による土壌微生物の摂食作用は微生物の増殖を抑制するとともに他方においてその胞子の発芽の促進、生理的活性の増大、活性化による菌体の純

2 第1章 総論

生産量の増大などの作用をもたらす。

捕食動物は土壤生物群集の食物連鎖の高位にあって、群集調節作用に大きな役割を果たしている。

土壤動物は土壤中を運動し、有機物や微生物体を運搬するが、特にその垂直的移動により土壤表層に供給される有機物が深層に運ばれ、深層の土壤が地表付近に運び上げられ、これらのこととはまた上記の団粒構造形成その他とともに土壤形成作用と密接に関係している。

1.2 本書の内容の構成

土壤動物はミミズ、甲殻類、多足類、軟体類、大形昆虫類のような大形動物、アリ、シロアリのような社会性昆虫、Tullgren 法で採集されるトビムシ、ササラダニなどの小形節足動物、O'Connor 法で抽出されるヒメミミズや Baermann 法で抽出される線虫類などの小形湿性動物および単細胞の原生動物のような微小水性動物をおもな構成要素としている。これらの土壤動物は上記のように土壤中あるいはもっとひろく陸上生態系のなかで重要な役割を果たしているのであるが、その生態を研究する方法をどのように記述すればよいか。それには、まずそれぞれの土壤動物の具体的な取り扱い方から始めて、もっと専門的な生態の研究法にまですすめ、これから土壤動物の生態研究を行なおうとする方々が、その手順によって作業をすすめればよいようにするのがよいのではないか。私たちはこの本でそのような考えのもとに研究法を執筆することにし、内容についてつぎのような検討を行なった。

個体生態研究の内容として、生活史、食性、周期活動を含む行動などは重要なものである。これらをしらべるためには野外研究だけでなく飼育実験を行なう必要があり、採集法や飼育法を知らねばならない。これらについて、土壤動物に特徴的なことを記述する必要があろう。

個体群生態研究の内容として、個体数、現存量、個体群構造、社会構造、物質経済、およびそれらの動態などがある。これらの研究法について、土壤動物に特徴的なことを記述する必要があろう。

群集生態研究の内容として、種類組成、水平的および垂直的な成層構造、食物連鎖と栄養段階、種間関係、生活形群間の関係、群集代謝などの物質経済、それらの動態や群集遷移などがおもなものであろうが、これらの研究法について土壌動物に特徴的なことを記述する必要があろう。

また、土壌動物が生態系の中で果たす物質分解や土壌微生物との相互作用の研究も必要だろう。

そこで、土壌動物生態の研究法として必要と考えられるこれらの事項を、さきにあげた5種類の動物群の研究者たちがそれぞれの研究体験をふまえて執筆すれば、重要なことを落とさずになんとか1冊の本にまとめるができるのではないかろうか。

このように考えて、本書では各動物群ごとにつきの項目を眼目としてその研究法を執筆することにした。

1. 個体生態研究法

1.1 生活史（必要な採集法、飼育法も）

1.2 食性

1.3 行動（活動）

2. 個体群生態研究法

2.1 個体数、現存量、分布

2.2 個体群構造

3. 群集生態研究法

3.1 種類組成（分類学的特徴の図示、Key を含む）

3.2 成層構造（水平的、垂直的）

これに物質経済、物質分解、および土壌動物と土壌微生物の相互作用の研究法を加える。

土壌動物生態学はチャールズ・ダーウィンの有名なミミズの働きについての本の刊行いらいの古い歴史をもつが、生物学の中で一つの重要な分野として確立したのは第2次世界大戦後の最近20年ぐらいの間のことである。現在は研究データの蓄積と研究法の改善、開発が盛んにすすめられる途上にある。国際生物

4 第1章 総 論

学事業計画 (IBP) の本調査が 1967 年から開始され、土壤動物の研究は陸上群集の生産力のセクションの重要な部分としてとり上げられ、世界各国の研究者が協力して研究法を検討し、その標準化の道が探索された。その結果として 3 冊の本が刊行されたが、土壤動物の種類や土壤の性質により研究法はさまざまである、従来の方法を再検するにとどまり十分な標準化までには至らなかった。

本書の執筆者は大部分が若手か中堅の第一線研究者であり、それぞれ自身の研究体験をふまえて執筆しているが、土壤動物生態学研究の内容そのものが豊富で多岐にわたり、現在進展のただなかにあるので、本書の内容にも将来改訂され増補されるべき部分が多いのはまた当然であろう。土壤動物学の成熟の日はまだ遠いかなたにあるというべきである。

本書は 8 名の著者が共同執筆したが、その分担はつぎのようである。

第 1 章 北沢右三

第 2 章 中村好男

第 3 章 近藤正樹 (アリ), 松本忠夫 (シロアリ)

第 4 章 青木淳一

第 5 章 北沢高司

第 6 章 鈴木 實

第 7 章 北沢右三

第 8 章 1 節, 3 節 北沢右三, 2 節 寺田美奈子

1.3 土壤動物生態研究法に関するおもな文献について

つぎに今までに出版された土壤動物学研究法のおもな単行本と、この方面の研究に必要な専門雑誌を簡単に紹介してみよう。

McE. Kevan 編, 1955, Soil Zoology, Proceedings of the University of Nottingham Second Easter School in Agricultural Science; Butterworths Scientific Publications, London, 512 pp.

モグラから原生動物までの Key と良い図が付録についており, p. 313~451 に Kühnelt, Macfadyen, Haarlóv, Murphy, Raw, Satchell, Nielsen, Singh,

1.3 土壌動物生態研究法に関するおもな文献について 5

Edwards, Kevan といったそうそうたる連中が 25 編の研究法の論文を書いている。最初に出た持ち味のある本で研究者必読。

János Balogh, 1958, *Lebensgemeinschaften der Landtiere. Ihre Erforschung unter besonderer Berücksichtigung der zoozönologischen Arbeitsmethoden*, Akademie-Verlag, Berlin, Verlag der ungarischen Akademie der Wissenschaften. Budapest, 560 pp.

この本は標題のように特に動物群集の研究法を主として陸上動物群集について述べている。I. 一般生物群集学, II. 生產生態学, III. 動物群集の解析, IV. 無脊椎動物群集研究法, V. 脊椎動物群集研究法(チェコの Turček 執筆)の内容のうち IV 章の 302~413 ページが土壤動物研究法で各動物群ごとの定量採集法が比較して書いてあり, Tullgren 法の抽出効率や比較もでている。有益な力作で、ドイツ語であるが研究を志す人にはぜひ一読をおすすめしたい本である。

P. W. Murphy 編, 1962, *Progress in soil zoology. Papers from a colloquium on research methods organized by the Soil Zoology Committee of the International Society of Soil Science, held at Rothamsted Experimental Station, Hertfordshire, 10~14th July, 1958*, 398 pp.

第 1 部はサンプリング法と数学的解析(10 編), 第 2 部は抽出法(28 編), 第 3 部は土性との関係と落葉分解研究法(9 編)で合計 47 編の研究法の論文がのっている。

J. Phillipson 編, 1970, *Methods of study in soil ecology. Proceedings of the Paris Symposium organized by UNESCO and the International Biological Programme*. UNESCO, 303 pp.

1967 年に開かれた国際生物学事業計画(IBM)の土壤生態学の研究法シンポジウムの成果で、生物生産研究法を主とし、土壤生態系の構造と機能、土壤微生物、落葉枝の供給と根の生産量、土壤呼吸、中形土壤動物、大形土壤動物、線虫、貧毛類などの研究法について 39 編の総論、Review、各論などがのっている。

J. Phillipson 編, 1971, Methods of study in quantitative soil ecology: population, production and energy flow. IBP handbook No. 18. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 297 pp.

上記の 1967 年シンポジウムの Proceedings を研究法の Handbook に直したもので 15 章にまとめられ、大部分は上の本の内容を補完してあるが、ほとんど同じのもある。内容は土壤呼吸 (Macfadyen), 根 (Head), 落葉枝 (Medwecka-Kornas), 微生物 (Parkinson ほか), 原生動物 (Heal), 線虫 (Oostenbrink), ヒメミミズ (O'Connor), ミミズ (Satchell), 軟体動物 (Newell), 節足動物抽出法の比較 (Edwards and Fletcher), ダニ (Berthet), トビムシなど (Healey), ネアブラムシ (Dixon), アリとシロアリ (Brian), その他の節足動物 (Phillipson) の研究法の記述で、よく集大成されたがこの本の発行の翌年に IBP の本調査期間は終わった。しかしこの本に書かれた研究法は IBP の貴重な成果であり、特に物質経済論を中心にしており、一般の土壤動物生態学研究者に対しても有力な指針を提供するものであろう。

アリ・シロアリを含めて社会性昆虫を総合的に紹介した本としては E. O. Wilson (1971) の The Insect Societies, The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts が現在までのところいちばんすぐれている。

なお、アリに関しては、W. M. Wheeler (1910) の Ants: Their structure, development and behavior, Columbia Univ. Press, New York. が今だに重要文献として筆頭にあげられるものである。シロアリについては、K. Krishna と F. M. Weesner が編集し、世界の著名なシロアリ学者達が執筆した Biology of Termites, Academic Press, N. Y. and London (1969) がある。

以上 3 冊は土壤動物としてのアリ・シロアリを研究する際に多くの示唆を与えるであろう。

土壤動物生態学の研究論文は、一般的な生態学の専門雑誌ではデンマークから北欧をおもな拠点とする *Oikos* によく掲載され、イギリスで発行される *Journal of animal ecology*, 西ドイツで発行される *Oecologia* と東ドイツで

1.3 土壌動物生態研究法に関するおもな文献について 7

発行される *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* (都立大・理にある), アメリカの *Ecology* などにしばしばあらわれ, 研究者はそれらの論文の研究法を参考にすることができる。しかし, 土壌生物学の専門雑誌に最も多くの土壌動物生態学関係の論文が発表されることは当然で, 東ドイツの E. von Törne を編集主任として 1961 年に創刊された *Pedobiologia* と, フランスの Delamare Deboutteville を主任編集者として 1964 年に創刊された *Revue d'écologie et de biologie du sol* の両誌には常に注意している必要がある。アリ・シロアリを含む社会性昆虫の専門誌としてフランスで発行されている *Insect sociaux* がある。日本の国内雑誌としては日本土壤動物研究会(会員数約 200 名)の機関誌 *Edaphologia*(年 2 回発行)がある。

(北沢右三)

第2章 大形土壤動物研究法

2.1 個体の生態-個体の生活研究法

A. 環境との関連

大形土壤動物の発育・生存・成熟の可能性に関する環境のうち、非生物的環境との相互作用の研究法について述べる。非生物的環境は、1) 個体の行動に作用し、そして、2) 分布を制限する因子となる。これらを明らかにする実験は、生息環境である土壤を用いて行なうのが妥当である。ただし土壤の性質との関連をしらべる場合には、土壤を用いないで個体の反応を実験することも必要となる。

a. 光 光反応 光の作用を知る最も簡単な装置は、動物をのせる台または格納する容器と、光源を適当な位置に配置すればでき上がる。この場合、光源には輻射熱の少ないものか、なんらかの熱吸収装置を使用する必要がある。

シマミミズの光反応を広瀬（1974）は図2.1の装置でしらべた。シマミミズの頭部に当てた光の照度をスライド抵抗器で、また光学実験用フィルターセットで波長を変化させ、ミミズが体を収縮しそのまま後退したり、Uターンしたところの電流値を測定した。その結果、赤色系の光には比較的にぶく、青色系の光には鋭く反応した。

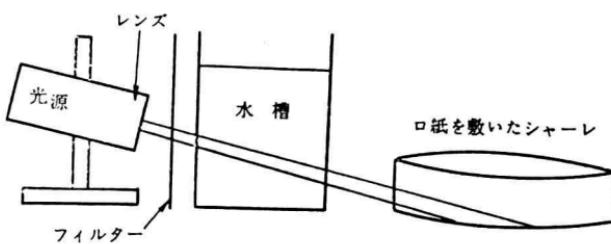


図2.1 ミミズの走光性（広瀬、1974）

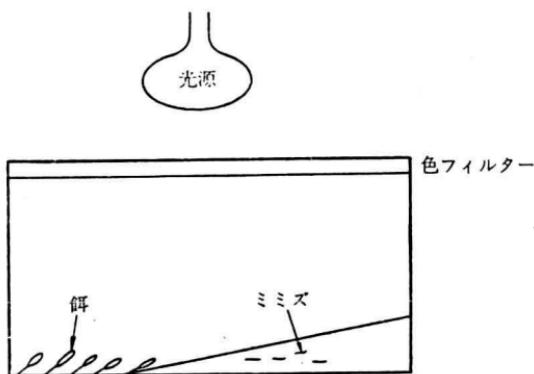


図 2.2 光とミミズの摂食行動
(中村好男, 原図)

中村好男（未発表）はミミズの摂食活動に対する光の影響を図 2.2 の装置で実験した。光源には 100 W 電球を用い、照度をスライド抵抗器でまた波長は色セロハン紙で調節し、いろいろな光条件をつくり、ミミズが土壌中から出てえさ（表面に置かれた）を摂取するかどうかを観察した。ところが用いた色および電圧に関係なく、ミミズはこの箱に収容されてからある時間後、表面のえさを摂取しはじめた。

ミミズは表層活動種と深層活動種におおまかに分けられる。前者の多くの種の体皮には色素がみられるが、この色素は表層活動中に受ける紫外線の害を防ぐ役割を果たすといわれる (Merker & Braunig, 1927)。表層活動種の一種 (*Lumbricus terrestris*) が夕暗と暗黒時に表層で摂食するのは、この種が強い光に負、0.0018 キャンドル m 以下には正の走性を示すことによる (Svendsen, 1957)。

光選択 ゴミムシ 4 種類の光選択を Tietze (1968) は、光量の傾斜を備えた箱で実験したところ、3 種類は明らかな好暗性であったが、他の 1 種類は光量に左右されない分布を示した (図 2.3)。ゴロヴィヤンコ (1951) は森林で幅の異なる伐採区を設けた場合に林内に生ずる絶対光量 (日照量・時間) の差が、コフキコガネの産卵に大きな影響を与え、土壌中の幼虫の分布に差異が出てくることを知った (図 2.4)。

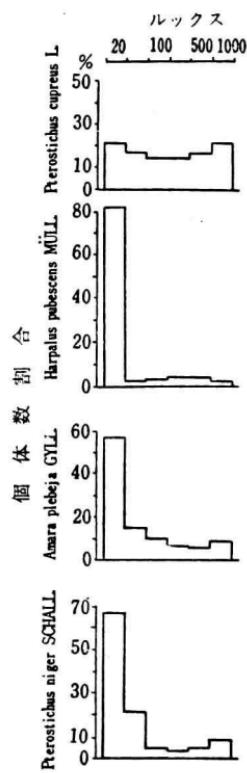


図 2.3 ゴミムシ 4 種類の明るさ選好 (Tietze, 1968)

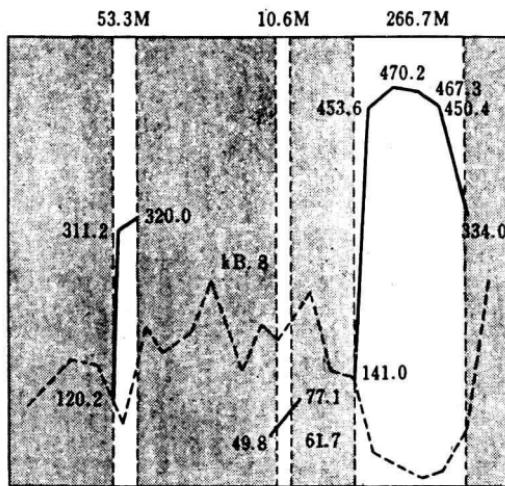


図 2.4 コフキコガネの卵が土壤に産みつけられる程度 (点線) と幅の異なる伐採区設置によって得られる絶対光量 (実線) との関係 (ゴロヴィヤンコ (Головянко, 1951))
1930年5月15日, ダルニチク林区にて調査.

b. 温度 土壤の中は地上に比べると年間や昼夜の温度変化がずっと少ない。そのため温度の急激な上昇、下降、高低温などは生活に不利に作用することが予想される。

温度反応 中村好男 (未発表) は、ミミズの温度反応実験に図 2.5 の装置を用いた。1 l ピーカーに細碎した氷を入れ、これに少量の水を入れたガラス管 (36 mm 径, 長さ 115 mm) 2 本のおののののどに張られた金網の上に湿ったロ紙を敷いた。このロ紙上に供試ミミズをのせ、3 分に 1°C の割合で温度を上昇させ、外部からミミズの行動を観察した。そして、ミミズの行動から温度反応を 6 (7) 段階に分けた (表 2.1)。複数個体の実験で観察された集