

新 制
農
479
京大附図

冷温帯の森林土壌における
ササラダニ群集の生態学的研究

1987年

金子 信 博

C33

冷温帯の森林土壌における

ササラダニ群集の生態学的研究

1987年

金子信博

はじめに

日本の森林の多くは山地斜面に成立している。斜面という地形因子は数十メートルといった小スケールでもそこに生活している生物群集に大きく影響していて、構成種の種組成の変化を通して異なる生物群集を成立させている。同じ降雨条件でも集水地形と排水地形では土壌の水分条件に違いが見られ、水分条件により異なった土壌が形成される。日本の森林土壌は主としてこのような水分条件を中心として分類されている（林試土じょう部 1975）。山地小斜面では、土壌とともに植生を含めた物質循環にも違いが見られることが示されており（片桐・堤 1978）、斜面上部では下部に比べ、各種の養分物質の蓄積が少なく、落葉の分解速度が遅くなっている。このような違いは、斜面が比較的短い場合には斜面の上下部では気温や降水量といった環境条件に差がないので、地形による水分条件の違いが、そこに成立する生物群集を通して物質循環における違いをもたらしているものと考えられる。

斜面の上下部の土壌は、腐植の堆積様式に大きな違いがある。日本の冷温帯林においては斜面の上部では乾性土壌が発達しやすく、そこではA₀層の堆積量が多く、L層の下にF・H層が形成される。一方、斜面下部にみられる湿性土壌ではA₀層は薄く、多くはL層のみから成っている。このような土壌の腐植堆積様式の対比は、ヨーロッパの森林土壌に見られるモル（Mor）とムル（Mull）の堆積様式に類似している。2つの腐植堆積ではリターの分解速度が異なっており（Witkamp & van der Drift 1961）、Bornebusch(1930)以来、多くの研究により2つの腐植堆積において異なる土壌動物群集が成立していることが明らかにされてきている。さらに、Petersen & Luxton(1982)は温帯林の土壌動物群集をモル型とムル型に大きく分けてまとめることができることを示し、Bai(1982)は腐植堆積の形成に土壌動物の作用が大きいことを強調した。

ササラダニは蛛形綱（Arachnida）、ダニ目（Acari）に属するひとつの亜目（Cryptostigmata）を構成する動物群で、各種の土壌に生息している（Balogh & Mahunka 1983）。トビムシや他のダニ類などの土壌小形節足動物の中でトビムシとともに最も個体数が多いグループである（Petersen & Luxton 1982）。ササラダニはA₀層や土壌表層に多く生息し、食性は腐植や微生物を食べるデトリタス食（Detritus feeder）とされており（Wooley 1960）、リターの分解者（Decomposer）と考えられている（Wallwork 1983）。現在、世界中で3000種を越す種が記載されているが、毎年200種前後の種が記載されているので、実際の種数はこれよりかなり多いと思われる。

リターの分解には広い分類群にわたる様々な分解者が複雑に関与しており（Swift et al. 1979）、生物現象としてのリターの分解は十分明らかにされているとは言えない。その理由として、分解が多岐にわたる複雑な反応であることの他に、それぞれの分解者の生態学的特性が十分には明らかになっていないことが挙げられる。

ササラダニのもつ分解者の機能としては次のようなことが挙げられている。

1) リターの直接の摂食による粉碎作用、2) リター表面や内部の微生物を摂食することによる、微生物の生長や種間関係の変化、さらに、3) 体外や体内に微生物の胞子などを付着、保持して移

動することにより、微生物の土壌内での分散 (Dispersal) を助ける (Behan & Hill 1978, Swift et al. 1979, Wallwork 1983) ことが考えられている。

このような分解者としての作用を評価するためには、野外での個体数密度やその季節変化、生活史特性や分布様式を明らかにした上で、分解現象との関連において他の分解者との相互作用を明らかにしていく必要がある。ササラダニ群集の生態学的研究は、すでに群集構造や種の分布について多くの知見が得られている (青木 1964, Block 1966a,b, Wood 1967 a,b, Fujikawa 1970, 1975, Aoki 1977, Douce & Crossley, Jr. 1977, Anderson 1978a)。また、個々の種の生活史 (Sengbusch 1954, 1958 a,b, Woodring & Cook 1962, Hartenstein 1962 a,b,c,d,e,f, Jalil 1965, Goubière et al. 1985, Rockett & Woodring 1966, Lebrun 1970, Saichuae et al. 1972, Shereef 1972, 1976, Harding 1973, Webb 1977, Schatz 1979, Weigmann 1979) や食性 (Wooley 1960, Luxton 1972, Pande & Berthet 1973, Behan & Hill 1978, Behan-Pelletier & Hill 1983)、あるいは個体群動態 (Reeves 1969, Mitchell 1977a, Luxton 1981d, Schatz 1985, Schenker 1986) について多くの研究がなされてきている。しかし、個々の種の生活史特性を考慮した群集生態学的研究は少なく (Luxton 1981a)、分解過程におけるササラダニの寄与についての実証的研究にまでは至っていない。

山地小斜面では斜面上の位置によってリターの分解過程も異なっており、土壌の腐植形態も異なっているので、そこに成立しているササラダニ群集は、分解過程や土壌腐植の違いを反映していると考えられる。このような観点から本研究では、山地小斜面上に成立しているササラダニ群集の分布を調べ、生活史を明らかにした上で、斜面の上部と下部での群集構造を詳しく比較することにより、分解者としてのササラダニ群集の成立を説明しようとするものである。

本文に入るにさきだって、本稿の取りまとめに際して御校閲と御批判をたまわった京都大学農学部の堤利夫教授、久野英二教授、武田博清博士、ならびに島根大学農学部の三宅登教授、片桐成夫助教授に厚くお礼を申し上げます。また、特にササラダニの分類に関して御指導いただいた横浜国立大学の青木淳一教授、野外調査に御協力下さった京都大学農学部附属芦生演習林および、京都大学農学部林学科森林生態学研究室の方々からの御援助に対して、記して深謝の意を表したい。

目次

はじめに

第一章 調査地

1. 調査地の概況 1
2. 調査地の環境条件 3

第二章 斜面位置による環境の変化とササラダニ群集の斜面での分布

1. 調査方法 6
2. ササラダニ群集の斜面での分布 7
3. 個体数と優占度の変化 10

第三章 ササラダニの生活史と個体群動態

1. Oppiella nova (Oudemans) (ナミツブダニ) の生活史と個体群動態 12
 - 1-1. O. novaの実験室での飼育
 - 1-2. 飼育条件下での発育速度
 - 1-3. 野外個体群の動態
 - 1-4. 野外での生活史の推定
2. Eohypochthonius magnus Aoki (オオナガヒワダニ) と Archoplophora villosa Aoki (ゾウイレコダニ) の個体群動態 18
 - 2-1. E. magnus
 - 2-2. A. villosa
3. 優占種数種の個体群動態 24
 - 3-1. Ischeloribates lanceolatus Aoki (ホソオトヒメダニ)
 - 3-2. Quadroppia quadricarinata (Michael) (ヨスジツブダニ)
 - 3-3. Tectocephus spp. (クワガタダニ属)
 - 3-4. Suctobelbella spp. (マドダニ属)
 - 3-5. Brachychthoniidae spp. (ダルマヒワダニ科)
 - 3-6. Epilohmannoides esulcatus Ohkubo (ヒメイブリダニ)
4. ササラダニの生活史特性 32
 - 4-1. 発育
 - 4-2. 生殖
 - 4-3. 野外個体群の動態
 - 4-4. その他の生活史特性

第四章	ササラダニ群集の構造と動態	
1.	群集構造の比較	39
1-1.	群集の多様性	
1-2.	群集構造の類似性	
2.	ササラダニの分布様式	45
2-1.	調査方法	
2-2.	垂直分布	
2-3.	層位による体長の頻度分布の変化	
2-4.	平均生息深度	
2-5.	水平分布	
2-6.	ササラダニの土壌中での分布	
3.	ササラダニの食性	55
3-1.	調査方法	
3-2.	食性と鋏角の形状との関係	
3-3.	ササラダニの食性	
3-4.	食性による群集構成	
4.	リターバッグへの侵入過程	67
4-1.	調査方法	
4-2.	リターバッグへの侵入過程	
4-3.	リター量に対する反応	
4-4.	リターの分解過程	
4-5.	リターバッグ中のササラダニ群集	
4-6.	食性によるリターバッグ中の群集構成	
第五章	ササラダニ群集の成立	
1.	ササラダニの資源利用	79
2.	資源の存在様式と群集構造	80
	摘要	85
	Summary	87
	引用文献	90

第一章 調査地の概況

1. 調査地の概況

調査地は京都市の北約40kmにある京都大学農学部附属芦生演習林（京都府北桑田郡美山町芦生）内、第19林班野田畑谷のブナ、ミズナラを主とする天然生落葉広葉樹林の一斜面である。標高は660-690m、斜面長約50m、傾斜約30°の北向き斜面の上部（尾根付近）と下部（谷部）に定期調査用の方形区を設けた（図-1）。

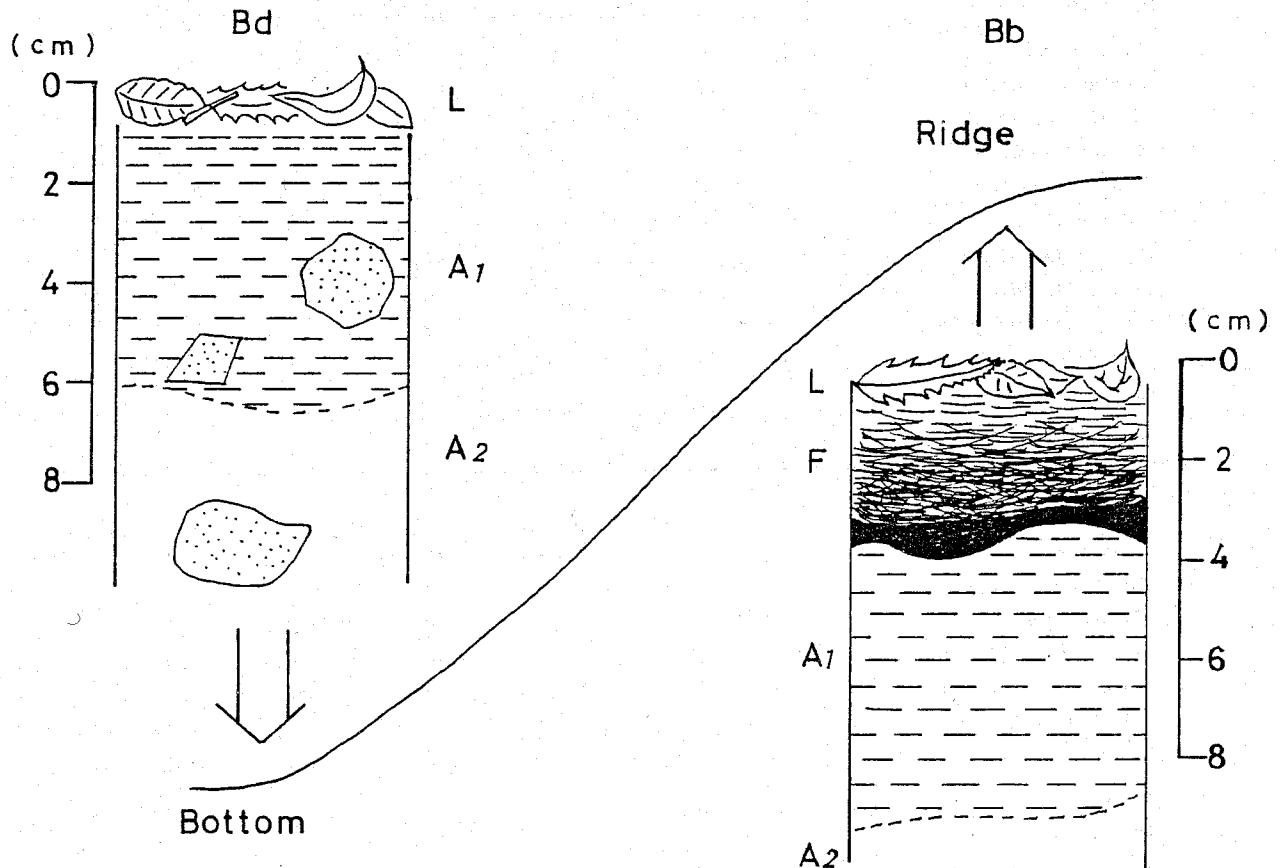


図-1 調査プロットの斜面上の位置と土壌断面

Fig. 1. Sampling plots and their soil profiles.

調査地の気候は日本海型で、冬期の降雪が多く12月から3月にかけては積雪に覆われる。年平均気温と年降水量は芦生演習林事務所（標高359m）で13.0℃および、2495mm（1925年から1980年までの平均）、長治谷観測所（標高640m）で11.3℃および2788mm（1929年から1958年の平均）となっていた（演習林気象報告 1962, 1981）。

斜面の上下部に設けたプロットの植生調査の結果を表-1に示す。植生は斜面上部プロットではブナ、ミズナラが上層木を占め、亜高木層にはアオハダが多く、下層にはチシマザサがみられた。

一方、下部プロットではブナ、ウリハダカエデ、トチノキが上層木を占め、下層木にはツリバナが多く、林床にはリョウメンシダが優占していた。

表-1 定期調査プロットの植生

Table 1. Vegetation in the ridge and the bottom plot.

Tree species	No. of trees	Density (/ha)	Diameter(cm)		Basal area (m ² /ha)
			Mean	Max.	
Ridge					
<i>Fagus crenata</i>	7	203	29.9	60.0	20.10
<i>Quercus mongolica</i> var. <i>grosseserrata</i>	2	58	40.9	43.5	7.65
<i>Ilex macropoda</i>	9	261	11.7	22.8	3.38
<i>Sorbus alnifolia</i>	5	145	13.4	22.8	2.33
<i>Lyonia ovalifolia</i>	2	58	10.0	13.5	0.51
<i>Sorbus americana</i>	2	58	10.1	13.2	0.51
<i>Acer micranthum</i>	3	87	5.7	7.0	0.23
<i>Cornus Kousa</i>	2	58	4.9	5.6	0.11
<i>Sorbus japonica</i>	1	29	61.0	61.0	8.47
<i>Acer Sieboldiana</i>	1	29	6.0	6.0	0.08
<i>Fraxinus Sieboldiana</i>	1	29	13.5	13.5	0.41
<i>Carpinus laxiflora</i>	1	29	5.5	5.5	0.07
Total	36	1044			43.85
Mean			17.1		
Bottom					
<i>Fagus crenata</i>	5	65	25.9	66.5	5.79
<i>Acer rufinerva</i>	5	65	37.9	40.6	9.43
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	7	91	5.3	7.0	7.35
<i>Cornus Kousa</i>	2	26	5.3	5.8	0.21
<i>Aesculus turbinata</i>	1	13	96.1	96.1	0.06
<i>Cornus controversa</i>	1	13	44.5	44.5	2.02
<i>Clethra barbinervis</i>	1	13	4.0	4.0	0.02
<i>Acer palmatum</i>	1	13	8.2	8.2	0.07
Total	23	299			24.95
Mean			22.6		

斜面上下部のプロットの土壌調査を1981年11月11日に行った。結果を表-2に示す。斜面上部プロットはA₀層の堆積が厚く、0.5-7.0cmとなっており、A₁層は4cm、A₂層は3cmとなっていた。A₀層にはL層の下にF・H層が形成されており、土壌型は乾性褐色森林土(B_B)で、堆積腐植はMor(mull-like mor)であった(Bal 1982)。一方、斜面下部プロットではA₀層は薄く、ほとんどL層のみから成り、部分的にF・H層がみられる所もあった。A₁層は5cm、A₂層は15cmとなっており、土壌型は適潤性褐色森林土(B_D)で、堆積腐植はmullであった。斜面上部プロットの土壌は残積土、下部プロットは崩積土とみられ、下部プロットでは石礫が多く、0-5cmの層位では土壌の容積の13.7%を占めていた。上部プロットの土壌は下部プロットの土壌に比べて透水性が悪く、最大容水量が低かった。

表-2 定期調査プロットの土壤の物理性

Table 2. The property of the top mineral soil.(0-5cm)

Site	Type of soil	Water percolation rate (ml/min.)	Bulk density (g/100cc)	Porosity (%)			Max. water holding capacity (%)		Min. Air capacity (%)	Moisture content of fresh soil (%)	
				Coarse	Fine	Total	Weight	Volume		Weight	Volume
Ridge	B _b	245	54	39	35	74	82	50	24	63	39
Bottom	B _b	389	40	35	38	73	173	59	14	130	34

2. 調査地の環境条件

調査期間中、土壤表面の最高最低温度と、土壤試料採取時の地下4cmの温度を積雪期を除いてほぼ毎月測定した(図-2)。土壤表面の温度は4月から5月にかけて40℃に達することもあったが、5月には最高温度は低下し、その後8月まで上昇した。春先の雪解けから樹木の葉が展開するまでの間は地表面に直射日光の入射があると考えられる。地中温度は8月に最も高くなった。斜面の上下部のプロット間には地温の差はほとんどなく、温度条件に大きな差はないと考えられる。

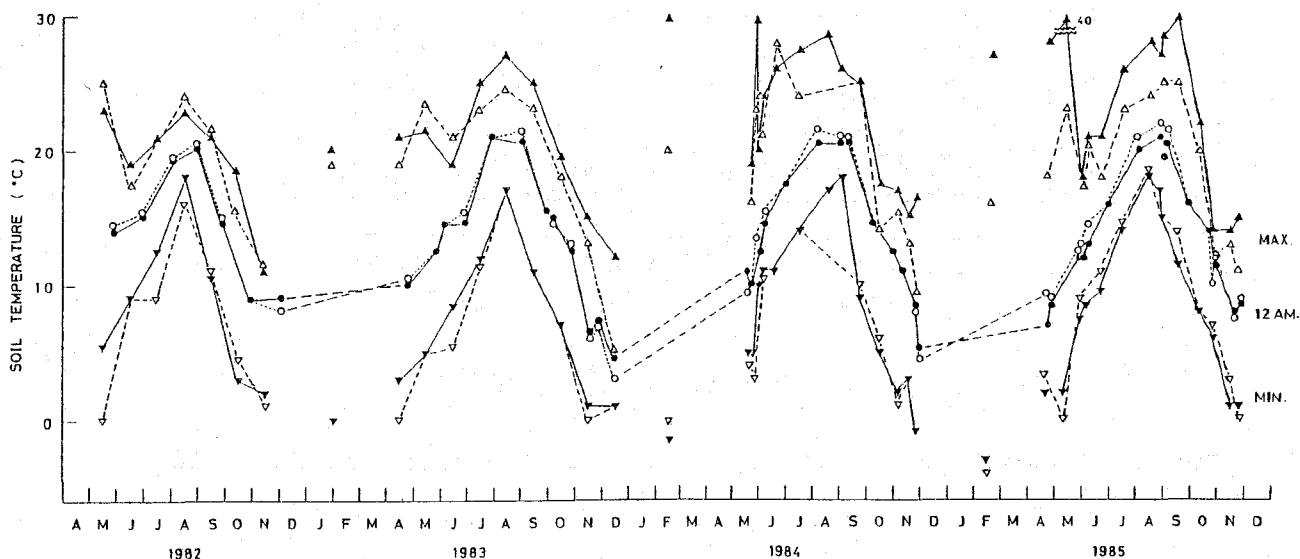


図-2 調査プロットの地表面の最高最低温度(1ヶ月間隔)と調査日の12時の4cmの地温の季節変化

Fig. 2. Seasonal changes in maximum and minimum temperature on the soil surface (one month interval) and soil temperature at 4 cm depth at 12 a.m. on soil sampling date.

リターフォールの測定は1984年と1985年に行った。プロット内に50x50cmの正方形のリタートラップを10個ずつ設置し、毎月一回回収して絶乾量を求めた(図-3)。林分構成種はすべて落葉広葉樹であったので、リターフォールは10月と11月に集中していた。年間の落葉量は上部プロットで2.9ton/ha(1984年)、2.3ton/ha(1985年)、下部プロットでは3.0ton/ha(1984年)、3.3ton/ha(1985年)となっており(表-3)、下部プロットでの落葉量の方が多かった。同一の尾根の南側

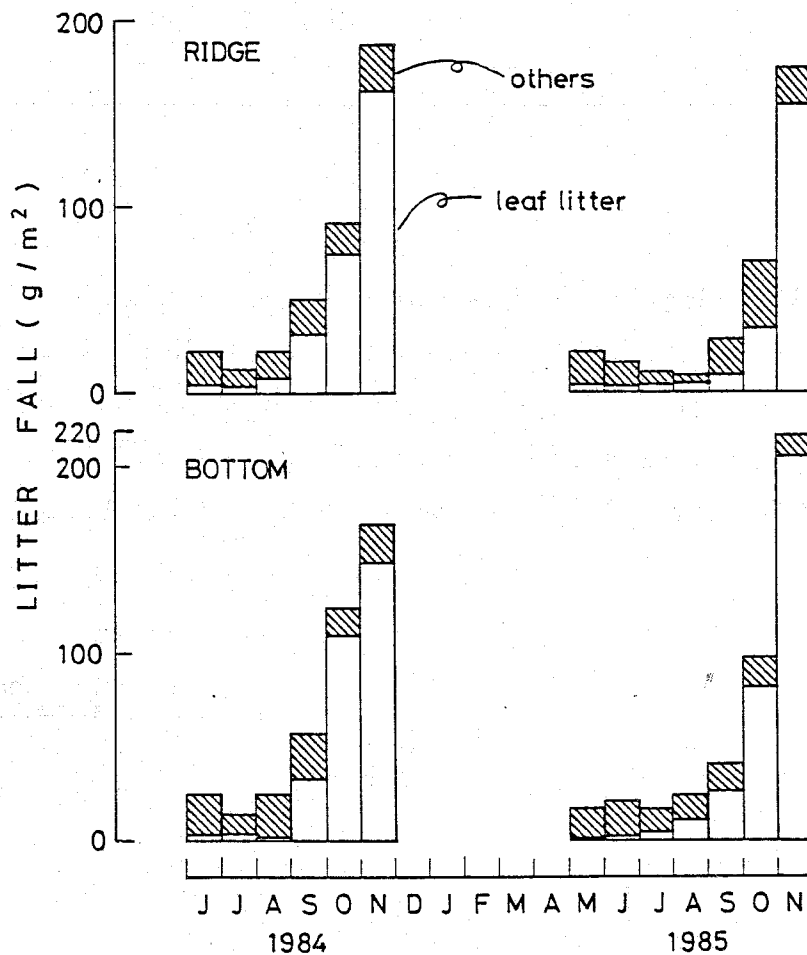


図-3 調査プロットでのリターフォール量の季節変化

Fig. 3. Seasonal changes in litter falls in the ridge and the bottom plot.

表-3 定期調査プロットにおける年間リターフォール量

Table 3. Annual litter fall in the plots. (g/m^2)

Site	1984 (Jun.-Nov.)				1985 (May.-Nov.)			
	Leaf total	(Fagus leaves)	Others	Total	Leaf total	(Fagus leaves)	Others	Total
Ridge	287.1	(104.0)	103.7	390.8	233.6	(75.4)	103.4	337.0
Bottom	301.6	(34.7)	106.1	407.7	331.8	(57.2)	106.1	437.9

で測定されたデータでは、4年間の平均落葉量が斜面上部で2.58ton/ha、下部で3.06ton/haとなっており（酒井、堤 1986）、本調査と同様下部プロットでの落葉量が多くなっていた。

土壌含水率をササラダニの採集に使った土壌を用いて求めた（図-4）。斜面上下のプロットではサンプルに含まれるA層の体積が異なるので、比較の為に水分条件を水分率（一定容積の土壌に含まれる水分の容積パーセント）で表現した。上部プロットでは40%前後、下部プロットでは50%前後の値を示し、下部プロットの方がやや湿潤であることを示した。また、特に乾燥する時期は調査期間中には認められなかった。

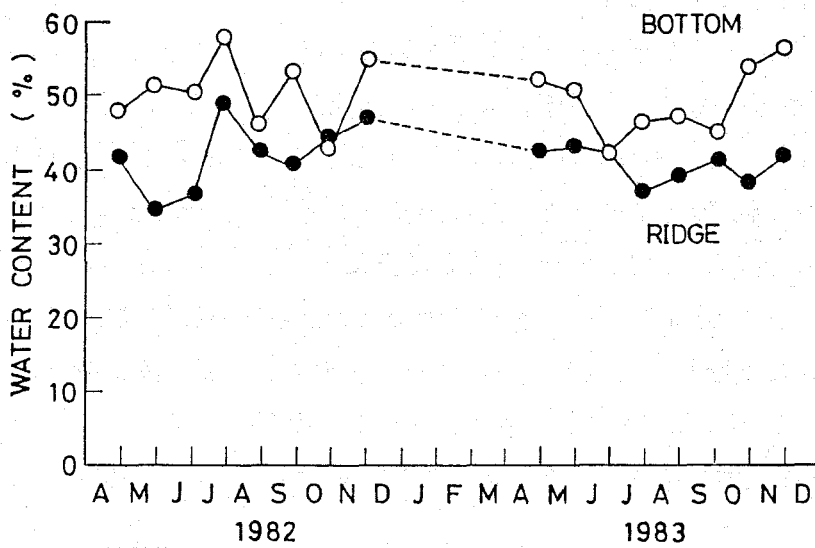


図-4 調査プロットでの土壌水分率の季節変化

Fig. 4. Seasonal changes in water contents of sample soils.

第二章 ササラダニ群集の斜面上での分布

山地斜面では斜面地形に応じて植生や土壌が変化しており、土壌動物群集の組成や構造にも違いがあると考えられる。ササラダニ群集が斜面の位置によってどのように変化するかを明らかにするために、斜面に沿ってトランセクト調査を行った。さらに、斜面の上部と下部に定期調査用のプロットを設け、ササラダニ群集の季節変化を調べた。

1. 調査方法

1-1. ササラダニ群集の斜面での分布調査

1982年4月26日に定期調査区のある斜面でトランセクト調査を行った (Kaneko & Takeda 1984)。次に述べる2つの定期調査プロットを結んで斜面に沿って10m間隔に1 X 1 mのプロットを3つ設け、斜面上部からM-1, M-2, M-3とし、それぞれで4点ずつサンプルを採取した。土壌試料は断面積25cm²の塩化ビニル製パイプを2cmの厚さに輪切りしたものを4つ重ね、採土器にセットして深さ8cmまでの土壌を採取した。この際にL層は採土器で押さえることによって厚さが変化するので、L層直下から8cmまでを採取し、0-2cm層にL層のリターを含めた。土壌試料は現地でナイフを用いて2cmずつの厚さのサブサンプルに切断し、それぞれをビニール袋に入れて研究室に持ち帰った。土壌試料は採取したその日のうちに、MacFadyen式のHigh-gradient抽出装置 (MacFadyen 1961, Takeda 1979) を用いて土壌中の小形節足動物を抽出した。抽出は108時間かけ、徐々に温度を上げ、最終的には45℃まで上げた。

抽出後の小形節足動物はメチルアルコール中に保存し、順次サブサンプルごとに集合プレパラートを作製し、光学顕微鏡を用いて、ササラダニ成虫の種ごとに個体数を算定した。固定液にはHoyer氏液 (ガムクロラル液) を用いた。幼若虫については種の同定が可能であった3種 (*Epilohmannoides esulcatus* Ohkubo, *Eohypochthonius magnus* Aoki, *Archoplophora villosa* Aoki) についてのみ齢期を査定し、その他の幼若虫は種に関係なくまとめて算定した。また、成虫は体内に卵をもつものの個体数と蔵卵数についても記録した。1982年4月30日には定期調査として斜面上下部のプロットで15点ずつ採取したので、それらをあわせて斜面でのササラダニの分布について解析した。

1-2. 野外個体群調査

調査地の斜面の上部に10x15m、下部に5x30mの方形区を設け、それぞれを15個のサブプロット (10m²) に分けた (図-5) (Kaneko 1985)。定期調査として1982年4月から1983年11月の2年間、積雪のみられた1982年12月から1983年3月までの間を除いて毎月一回、それぞれのサブプロットから1個ずつ計15個の土壌試料を採取した。

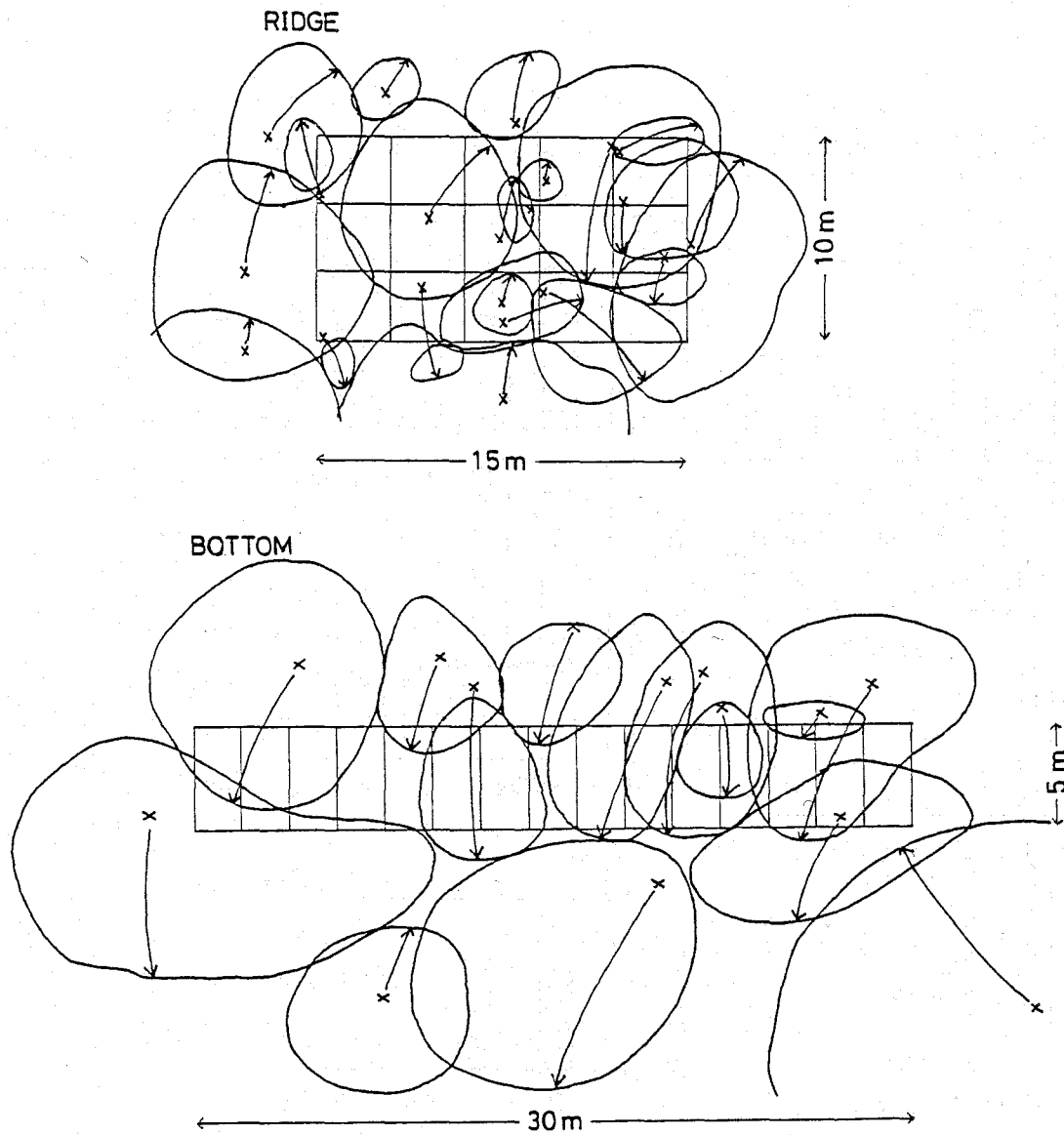


図-5 定期調査プロットとプロット周辺の樹冠投影図

Fig. 5. Sampling plots and their crown projection diagrams.

2. ササラダニ群集の斜面での分布

斜面上のそれぞれのプロットでの個体数密度を表-4に示す。密度は斜面上部プロットで最も高くM-1, M-2と斜面を下がるにつれて減少した。さらに下がると密度はやや高くなり、下部プロットでは上部プロットの約半分の密度となっていた。

表-4 斜面上のササラダニ個体数密度

Table 4. Mean population densities of oribatid mites in the study slope.

Plot	Density (per m ² with standard errors)
Ridge *	29,600±3,840
M-1 **	22,000±5,160
M-2 **	9,200±2,280
M-3 **	10,520± 380
Bottom *	14,400±1,640

* collected on 26 April 1982 (n=14)

** collected on 30 April 1982 (n= 4)

優占的な種と特徴的な分布を示した種についての斜面での分布を図-6に示す。

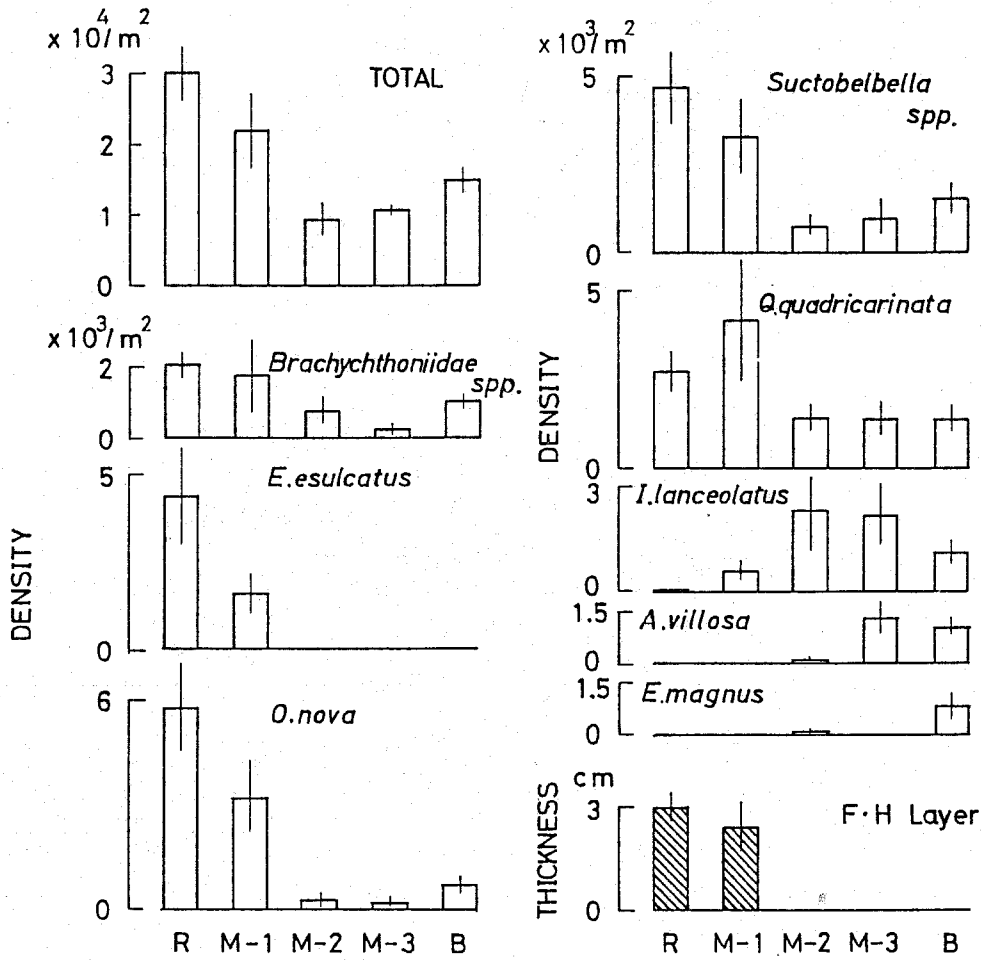


図-6 斜面上におけるササラダニ群集と主要な種の個体数分布、F・H層厚の変化

Fig. 6. Distribution of oribatid mites and thickness of F·H layer on the study slope.

Brachychthoniidae spp., *Suctobelbella* spp. は全個体の分布とよく似た分布を示していた。*Oppiella nova* は斜面上部で特に多いが、M-2, M-3では少なく、下部プロットでも上部プロットの1/5以下であった。また、*Epilohmannoides esulcatus* は上部プロットとM-1にしか出現せず、M-2から下部のプロットでは見られなかった。一方、*Archoplophora villosa* と *Eohypochthonius magnus* は上部プロットとM-1には出現せず、分布が斜面の下部に限られていた。*Quadropia quadricarinata* はM-1で最も多かったが、それよりも下部ではあまり密度の変化が見られなかった。*Ischeloribates lanceolatus* はM-2とM-3で最も密度が高く、特に上部プロットでは少なくなっていた。

土壤サンプル中の水分率を図-7に示す。水分率はM-2から下部プロットにかけて高く、M-1ではやや低くなっており、上部プロットでは特に4-6, 6-8cmの土壤下層での水分率が低くなっていた。水分条件の環境傾度は明瞭とは言えなかった。

このような分布はそれぞれの種の食性や環境条件への反応、種間関係を反映していると考えられる。土壌温度や湿度の条件は斜面の上下でありあまり差がないので、斜面上ではどこでもあまり差がないと考えられる。斜面上下の違いとして土壌有機物層 (A₀層) におけるF・H層の有無があげられる。図-6にF・H層の斜面上での分布を示したが、F・H層が明らかに見られるのはRidgeとM-1のプロットまでで、それよりも下のプロットではF・H層はほとんど見られなかった。F・H層とのあいだに明瞭な対応関係が見られるのは、*Epilohmannoides esulcatus*で、この種の分布は何らかの形でF・H層の発達と関係していることを示唆している。また、*O.nova*, *Suctobelbella* spp., *Q.quadricarinata*などの種もF・H層のあるところで密度が高くなっていた。

一方、*E.magnus*, *A.villosa*は逆にF・H層のないところに生息しており、*I.lanceolatus*もF・H層のないところで密度が高くなっていた。このように種の分布には土壌構造、特にF・H層の存在が大きく影響していることが示唆された。

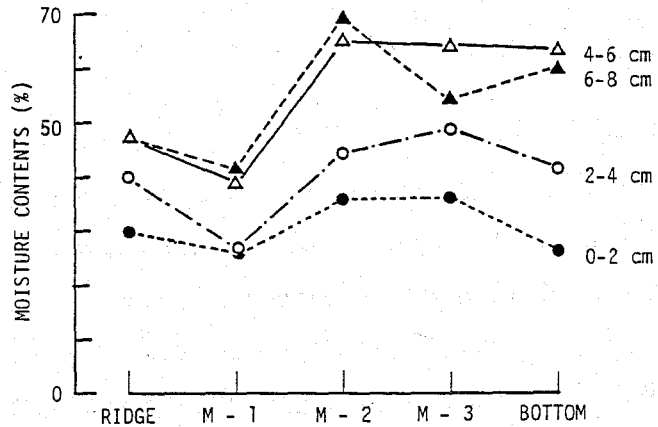


図-7 斜面に沿った土壌水分率の変化 (1982年4月)
Fig. 7. Changes in soil moisture contents along the study slope.

表-5 斜面上下部両プロットのササラダニ群集の個体数密度

Table 5. Annual mean densities (per m²) of oribatid mites in the ridge and the bottom plot.

Site	Year	Total	Adults	Juveniles	J/To*
Ridge	1982	52400±4520	37200±3400	15200±1480	0.29
	1983	57200±5440	43200±4320	14000±1400	0.24
Bottom	1982	26000±1880	17000±1320	9000±840	0.35
	1983	31000±1920	20480±1156	10520±1080	0.34

* Juveniles/Total individuals

2. 個体数と優占度の変化

斜面上下部両プロットでのササラダニ群集全体の個体数密度を表-5に示す。密度は上部プロットの方が下部プロットに比べて高く、約2倍の値を示した。1982年と1983年の平均値はいずれのプロットでもそれぞれほとんど差がなく、よく似た値を示した。全体のうち上部プロットでは29% (1982年)、24% (1983年) が幼若虫で、下部プロットでは上部プロットより幼若虫の割合がやや高く、35% (1982年) と34% (1983年) であった。

2年間のササラダニ群集全体の個体数の季節変化を図-8に示す。成虫数と成虫に幼若虫を加えた全体の個体数密度の変化はよく似ており、上部プロットでは1982年には8月に最も少なく、9月に急増して秋には密度が高くなっていた。1983年には8月まであまり明瞭な変化はなかったが9月には密度増加が見られ、11月まで安定していた。下部プロットでは1982年には月ごとに増減を繰り返していたが、11月には最も密度が高くなっていた。1983年には7月に最も密度が低く、秋にかけて増加していた。

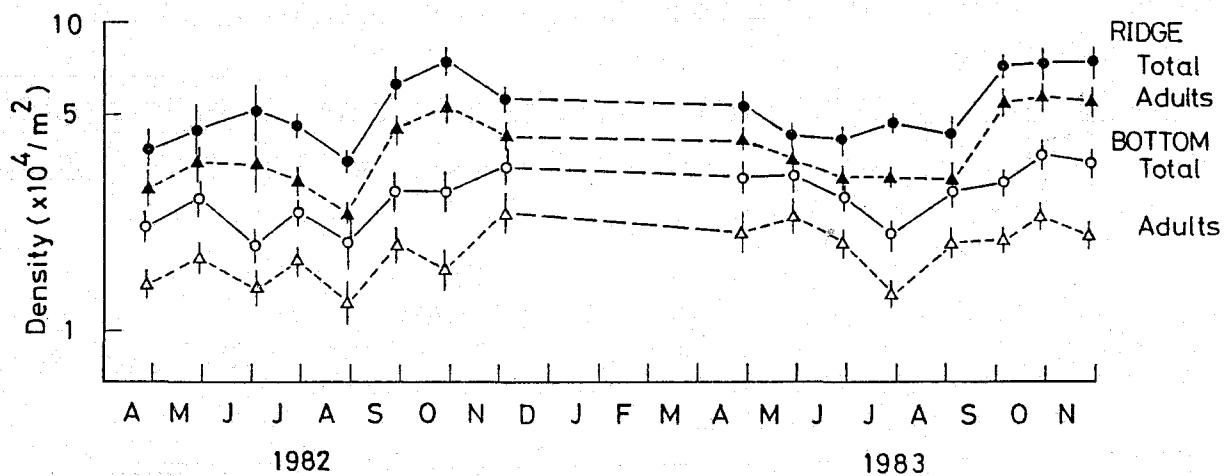


図-8 斜面上下部両プロットのササラダニ群集の個体数密度の季節変化 (縦線は平均値の標準誤差)

Fig. 8. Seasonal changes in abundance of oribatid mite community in the both plots. Vertical bar indicates standard error of mean.

斜面上下部両プロットの上位7種までの優占種の相対優占度の季節変化を図-9に示す。上部プロットでは *O.nova* がもっとも多く、*Suctobelbella* spp., *E.esulcatus*, *Tectocephus* spp., *Q.quadricarinata*, *Brachychytoniidae* spp., *Oppia* sp-As3の順となっていた。上部プロットではこの7種で全体の70-80%を占めていた。個々の種の相対優占度は季節変化が少なく安定していた。

下部プロットでは、*Suctobelbella* spp., *E.magnus*, *I.lanceolatus*, *Q.quadricarinata*, *A.villosa*, *Brachychytoniidae* spp., *Oppia* sp-As3の7種が上位の優占種であった。上部プロット

に比べると、この7種での相対優占度は低く、全体の50-60%を占めていた。*E. magnus*の優占度はやや変化が大きかったが、他の種の優占度は季節変化が少なく安定していた。

斜面上下部の両プロットで優占種の成虫は年間を通して出現しており、相対優占度は明瞭な季節変化を示さなかった。

他のブナ林の平均個体数密度のデータとしては、Luxton(1981a)がデンマークのブナ林で平均

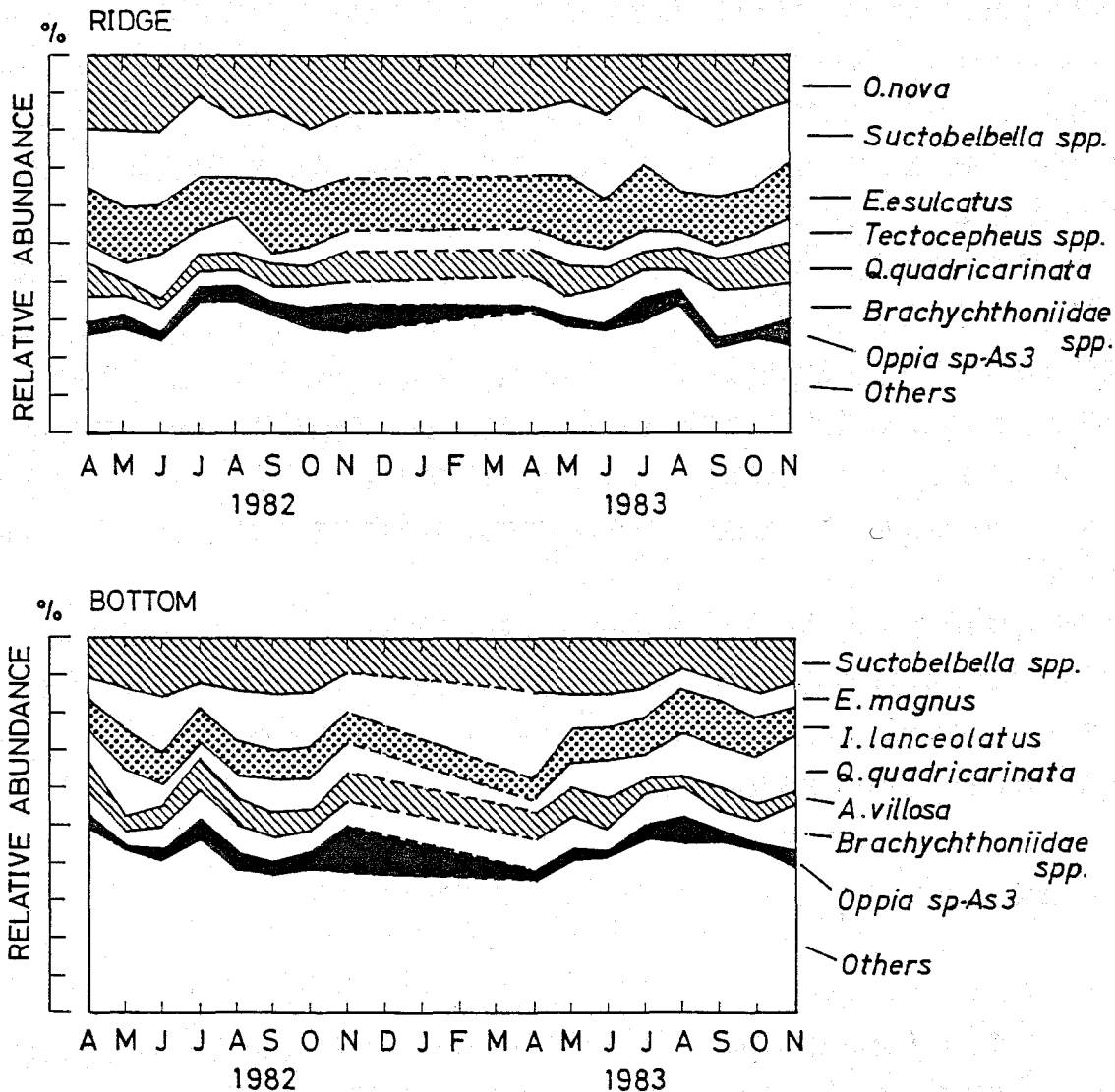


図-9 斜面上下部両プロットのササラダニ優占種7種の優占度の季節変化

Fig. 9. Seasonal changes in the relative abundance of seven dominant species in the both plots.

34512/m²、また芝ら(1978)が谷川岳で平均 34854/m²という値を得ている。Petersen & Luxton (1982)は、温帯広葉樹林でのササラダニ群集の個体数密度として、モルで100,000-300,000/m²、ムルで30,000-50,000/m²の範囲のデータが多いとしている。上部プロットの個体数密度の値はモルでの値と比較すると少ないが、下部プロットではムルでの密度の範囲の下限に含まれていた。

第三章 ササラダニの生活史と個体群動態

ササラダニは各種の土壤に生息し、森林土壤や草地土壤はもとより海岸の潮間帯 (Schulte 1976, Schuster 1979) や池の縁に沈んだ落葉の上 (Aoki 1964)、あるいはヒマラヤの高山帯 (Choudhuri & Pande 1979)、南極のコケ群落 (Block 1980, West 1982) まで広く分布している。おそらく、海洋や流水中を除く、あらゆる枯死有機物、デトリタスのあるところに出現するものと考えられる。このような分布の広さと、種数の多さ、あるいは有機物の分解との関連から分類学的、生態学的研究が数多くなされてきている。しかしながら、野外での生活史については明らかとなっている種が少ない。野外個体群の動態を調べる上で、それぞれの種の発育過程や速度、産卵数といった生活史に関する知見は重要である (Mitchell 1979)。

ササラダニの野外での生活史の研究が遅れていることの理由として、ササラダニの体サイズが小さいこと、土壤という隠れた環境中に生息していることが考えられる (Wallwork 1983) が、その他に、ササラダニの幼若虫は成虫と形態が異なり、分類記載が進んでいないので、正確に同定できる種が少ないこと。また、幼若虫は土壤試料からの抽出効率が悪く、野外個体群の齢構成の推定がしにくいこと。さらに成虫は、たとえば成虫となっても脱皮を繰り返し生長するトビムシと違って、成虫となつてからは脱皮せず、齢査定ができないので寿命が推定できないこと、といった問題点が考えられる。

この章では本調査地での優占種のうち、ササラダニの代表的な種である *Oppiella nova* (Oudemans) (ナミツブダニ) の生活史を実験室での飼育によって明らかにし、野外でのナミツブダニの動態を主として飼育データからの情報により明らかにする。次に、他の優占種数種について、野外個体群の齢構成等の解析から個体群動態を明らかにする。

1. *Oppiella nova* (Oudemans) (ナミツブダニ) の生活史と個体群動態

1-1. *O. nova* の実験室での飼育

O. nova の発育速度と産卵数を飼育条件下で求めた。飼育容器は内径1.5cmのガラス円筒に活性炭粉末と焼き石膏を体積比で1対1の割合で水に溶かし、混ぜ合わせたものを約1cmの厚さになるように円筒の底に固めたものである。表面に水分がにじみでない程度に湿らせ、エサとして水で湿らせたドライイーストを用いた。水分はスポイトで1-2日ごとに適宜補給し、エサは3-7日ごとに新たに補給した。

卵からの発育日数を調べるために成虫を25°Cの飼育容器の中に24時間入れて、再びとり除き、この間に産卵された卵からの発育を15, 20, 25°Cの3つの温度条件で観察した。また、産卵開始温度を求めるため、異なる温度条件で産卵を調べた。成虫として脱皮したばかりの個体を16, 18, 20, 25°Cの温度条件で30日間飼育し、成虫を取り除いた後、さらに10日間、25°Cの温度に置き、ふ化してくる幼虫数を調べた。卵は観察しにくい場所に産まれるため、ふ化してくる幼虫数で比較した。

1-2. 飼育条件下での発育速度

飼育容器内では成虫、幼若虫ともに水分を含んで柔らかくなったイーストをよく摂食した。脱皮はイースト粒の上や、他個体の脱皮殻の上などで休止（脱皮前休止期、Pre-ecdysial resting stage）し、後体部（hysterosoma）の後部が体軸方向に破れ、後退しながら脱皮した。

卵から幼虫がふ化するまでの日数と、成虫になるまでの日数を表-6に示す。発育に要した日数は温度が高いほど短く、発育速度は温度が高いほどはやくなった。25℃では産卵から23.4日で成虫となったが、15℃では59.5日を必要とした。

表-6 *O. nova* (ナミツブダニ) の発育期間と発育速度

Table 6. Duration of development and developmental rate of *Oppiella nova*.

Temp. (°C)	Egg-Larva			Egg-Adult		
	Days±S.E.	Rate	n	Days±S.E.	Rate	n
15	22.4±0.21	0.0446	39	59.5±0.80	0.0168	25
20	12.3±0.08	0.0813	80	34.1±0.24	0.0293	67
25	9.7±0.16	0.1031	39	23.4±0.25	0.0427	33

Rate=1/Days n= number of observed mites.

一般に、節足動物の発育速度は温度に比例するとされている（伊藤 1975）ので、温度と発育速度の関係を直線回帰した。（図-10）

卵から幼虫がふ化するまでの発育速度より、

$$R=0.00585T-0.0407 \quad (r^2=0.9788)$$

さらに卵から成虫までの発育速度より、

$$R=0.00259T-0.0222 \quad (r^2=0.9996)$$

という式が得られた。ここで、Rは発育速度（1/発育日数）、Tは飼育温度であり、いずれも回帰係数は0.1%レベルで有意（t-検定）であった。

これらの式より発育零点（the lower threshold temperature）を求めると卵で7.0℃、幼若虫で8.6℃となり、有効積算温量（thermal constant）はそれぞれ170.8度・日と386.3度・日となった（表-7）。

発育零点と有効積算温量はそれぞれの発育段階で異なる可能性があり、実際には発育段階ごとに求める必要があるが、卵から成虫までの発育速度は温度に対して相関が高いので、後で考える野外個体群の動態解析には、卵から成虫までの有効積算温量を用いて生活史の推定が可能であると考えられる。

*O. nova*の生殖様式は単為生殖と考えられている（Luxton 1981b, Oliver 1983）。そこで単為生殖を確認するために、20個体をそれぞれ20℃で個別に飼育した。それぞれの個体は成虫となった後、6-33日で産卵を開始し、すべての個体が単独で産卵することができた。また、精子包

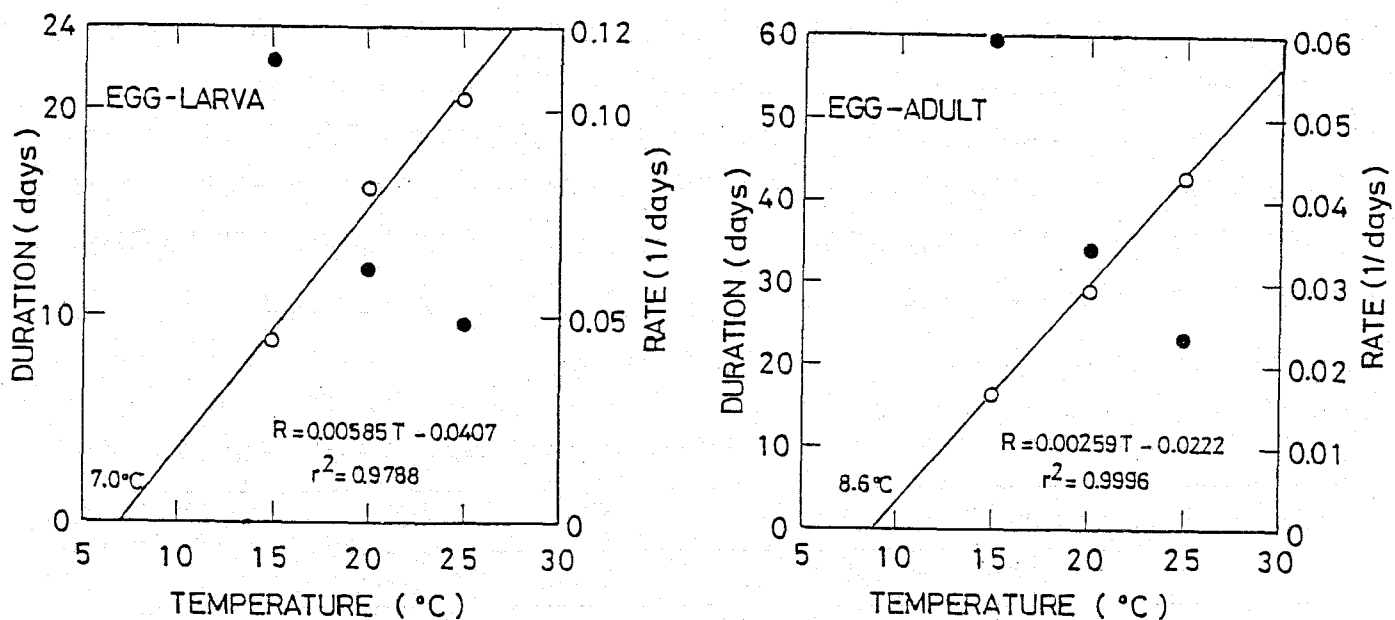


図-10 *O. nova* (ナミツブダニ) の飼育温度と発育日数、発育速度の関係。●：発育日数、○：発育速度
 Fig.10. Relationship between the incubation temperature and the developmental rate of *Oppiella nova*.

表-7 *O. nova* (ナミツブダニ) の発育零点と発育温量

Table 7. The lower threshold temperature and the thermal constant of *Oppiella nova*.

Parameter	Egg-Larva	Egg-Adult
t*	7.0	8.6
K**	170.8	386.3

*; the lower threshold temperature
 **; the thermal constant

$$\text{Days}(\text{temp.} - t) = K$$

(spermatophore) は飼育中観察されなかった。したがって、本種は雌産単為生殖 (thelytoky) を行っていると考えられる。卵は、エサとしたイースト上や、脱皮殻のすきま、あるいはガラスと石膏との境界のすきまなどによく産みつけられ、集中してみられた。成虫は一度に1卵しか生まないと考えられるので、それぞれの個体が産卵のための適所を探索して産卵するので、結果的に卵が集中すると考えられる。

表-8に各温度段階での産卵による幼虫出現数を示す。18°C以上では産卵が行われたが、16°Cでは行われなかった。したがって、*O. nova*では産卵のための最低温度が存在し、16°Cをこさないと産

表-8 4つの温度段階における30日間産卵による*O. nova* (ナミツブダニ) 幼虫のふ化数

Table 8. Number of larvae emerged after 30 days incubation of *Oppiella nova* at different temperatures.

Temperature (°C)	Number of reared adults	Number of emerged larvae	larvae/adults
16	24	0	0
18	18	48	2.7
20	9	27	3.0
25	9	177	19.7

卵しないということが明らかとなった。

1-3. 野外個体群の動態

第二章で示したように本種は斜面の上部にも下部にも出現し、上部プロットでは優占種となっていたが、下部プロットでは相対優占度は常に5%以下であった。上部プロットの平均個体数密度(±標準誤差)は、6455±755/m²(1982年)、6200±952/m²(1983年)であり、斜面下部では536±76/m²(1982年)、537±95/m²(1983年)であった。斜面上下部両プロットの個体数密度の季節変化を図-11に示す。斜面上部では1982年には個体数は4月から6月にかけて変化が少なく、7月に減少した。その後、10月まで増加を示し、11月にはやや減少した。1983年も4月から6月までは変化が少なく、7月に減少した。8月から9月にかけて増加したが、9月から11月にかけてははやや減少した。

斜面下部プロットでは1982年には上部プロットとよく似た個体数変化を示し、6-7月に減少した後、10月まで増加した。1983年には4月に密度が低かったが、5月には増加し、その後9月のはじめまで連続して減少した。10月のはじめに増加した後、11月末まで再び減少した。

蔵卵個体はほとんどが1卵のみを体内に保持しており、4月から8月末、もしくは9月初めまで見られ、9月末から11月末までは出現しなかった(図-12)。斜面上下部の両プロットで蔵卵個体の出現時期には違いがなく、最も多い時で40-50%の個体が蔵卵していた。

1-4. 野外での生活史の推定

実験室で得られた有効積算温量、発育零点、産卵開始温度と野外個体群の個体数変化、蔵卵パターンとから、野外での*O. nova*の生活史を推定してみる。野外での世代数は有効積算温量だけではなく、繁殖の開始、停止の時期によっても決まる。図-13に斜面上部での7.0°Cと8.6°C以上の有効積算温量を示す。8.6°C以上の有効積算温量は斜面上部では1982年には1279.8度・日、1983年には1392.2度・日であった。これらの値は発育温量のみを考えると1年に3世代が可能であることになる。しかし、蔵卵個体数の割合と産卵限界温度を考慮すると産卵開始は6月半ば頃であると考えられる。

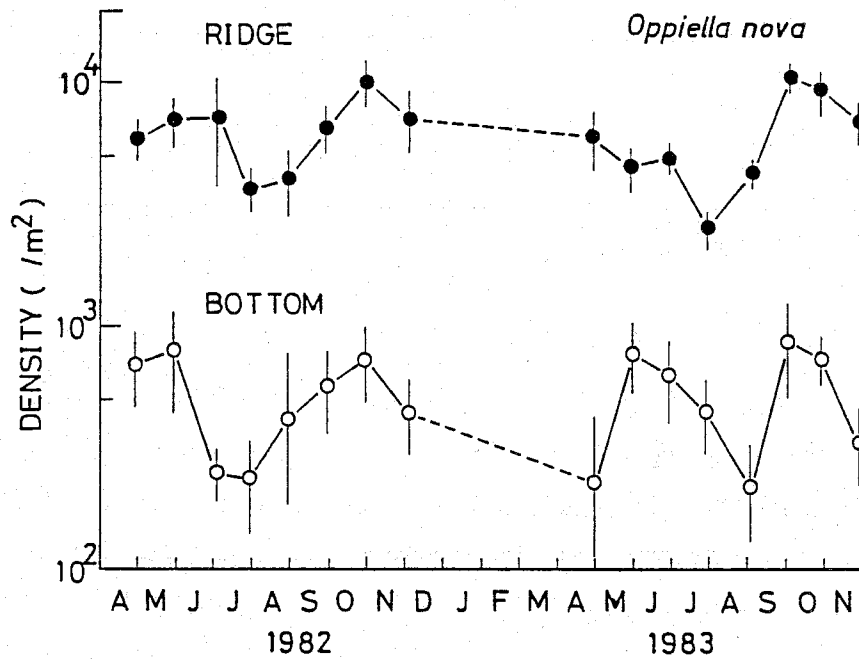


図-11 斜面上下部両プロットでの*O. nova* (ナミツブダニ) 成虫の個体数密度の季節変化 (縦線は平均値の標準誤差)

Fig.11. Seasonal changes in abundance of adult *Ophiella nova* in the ridge and the bottom plot. Vertical bar indicates standard error of mean.

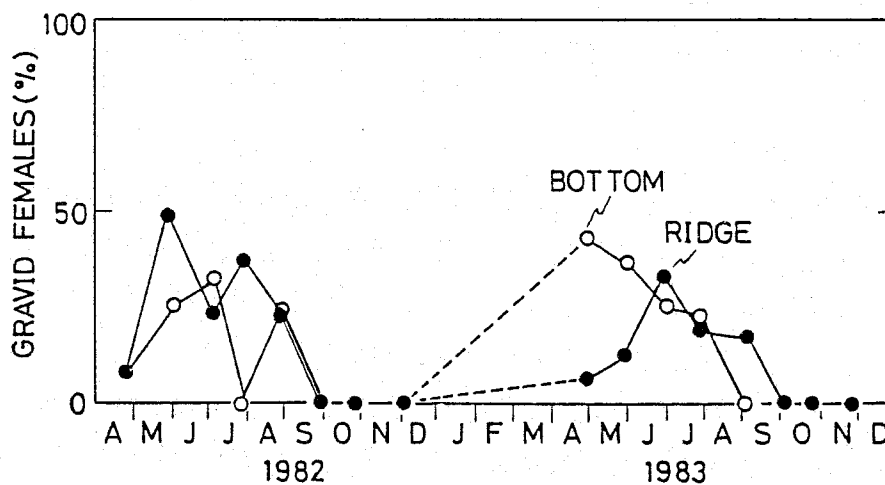


図-12 *O. nova* (ナミツブダニ) の蔽卵個体の割合の季節変化

Fig.12. Seasonal changes in the ratio of gravid females to adults of *Ophiella nova* in the ridge and the bottom plot.

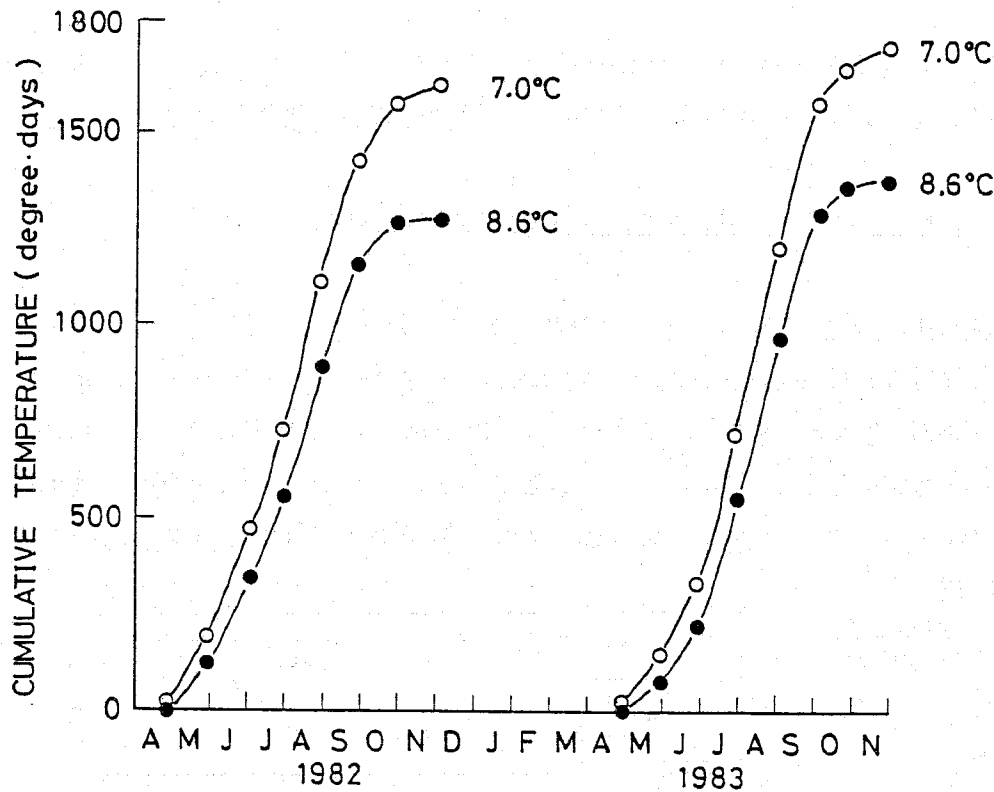


図-13 *O. nova* (ナミツブダニ) 発育のための有効積算温量 (斜面上部プロット)

Fig.13. Effective cumulative temperature for development of *Oppiella nova* in the ridge plot.

*O. nova*は実験室では16°C以上の温度で産卵しており、4-5月には野外の*O. nova*はすでに産卵しているが、土壌温度が16°C以下なのでこの頃はまだ産卵していないと考えられる。6月半ばに産卵された卵は約1ヶ月かかって成虫となると考えられ、飼育条件では成虫は20°Cでは成虫となってから6-33日を経過してから産卵を開始したので、新成虫の産卵開始は8月半ばであると推定される。野外での7月から8月にかけての成虫個体数の減少は繁殖期と一致しており、繁殖にともなう成虫死亡率の増加があるのかもしれない。9月の末には土壌温度は16°Cを下回るようになり、産卵個体も見られなくなるので、土壌温度の低下に伴って繁殖が終了するものと考えられる。9月から11月までの有効積算温量は383.7度・日(1982年)、408.7度・日(1983年)であったので、8月の末までに産卵された卵にとって温量は年内に成虫まで生長するのに十分である。したがって、ほとんどの個体は成虫越冬をしているものと考えられる。7月から11月にかけての成虫個体数の増加は、同じ年の繁殖による新生個体が成虫となるためであろう。9月以降は産卵個体が見られないので、8月末以降に新成虫となった個体はその年には繁殖に参加できない。したがって、調査地での1年間の世代数は2であると考えられる。

産卵個体は産卵が行われていないと推定した4月にも見られた。また、Luxton(1981b)は産卵個体は春に多かったが、冬にも見られたとしている。仮に、本調査地でもデータがない冬の期間に産卵がすでに行われていると仮定しても、成虫の出現は6月後半になると考えられる。これは土壌温度が低いために4月の終わりまでは卵はふ化しないと考えられるためである。したがって、これらの

個体は8月には産卵が可能であるが、次世代が成虫となるのは9月後半以降である。第二世代は年内に繁殖できないので、このような場合を考えても、世代数は年間2世代しか生じないと言える。

2. *Eohypochthonius magnus*と*Archoplophora villosa*の個体群動態

2-1. *Eohypochthonius magnus* Aoki (オオナガヒワダニ)の個体群動態

ササラダニは発育段階ごとに生殖孔内のgenital suckerの数が異なっている(Wallwork 1969, Balogh & Mahunka 1983)。*E. magnus*は下等ササラダニ(Macropylina, Oribatei inferiores)に属していて、幼若虫の形態は成虫とよく似ている。したがって、genital suckerの数を数えることにより齢構成を明らかにすることができる。genital sucker数によって分けた*E. magnus*のそれぞれの発育段階の個体の体長

頻度分布を図-14に示す。幼虫の体長は0.18-0.22mm、第一若虫(Protonymph)は0.24-0.27mm、第二若虫(Deutonymph)は0.28-0.32mm、第三若虫(Tritonymph)は0.34-0.37mmとなり、成虫は0.38-0.40mmであった。発育段階の進行につれて体長は増大しており、発育段階の間で体長が重なり合うことはなかった。本種の幼若虫の体色は顕微鏡下では薄いオレンジ色をしており、成虫では濃いオレンジ色をしていた。体長とgenital suckerの数とは対応しており、genital suckerの数で発育段階を区別するのは妥当であると言える。

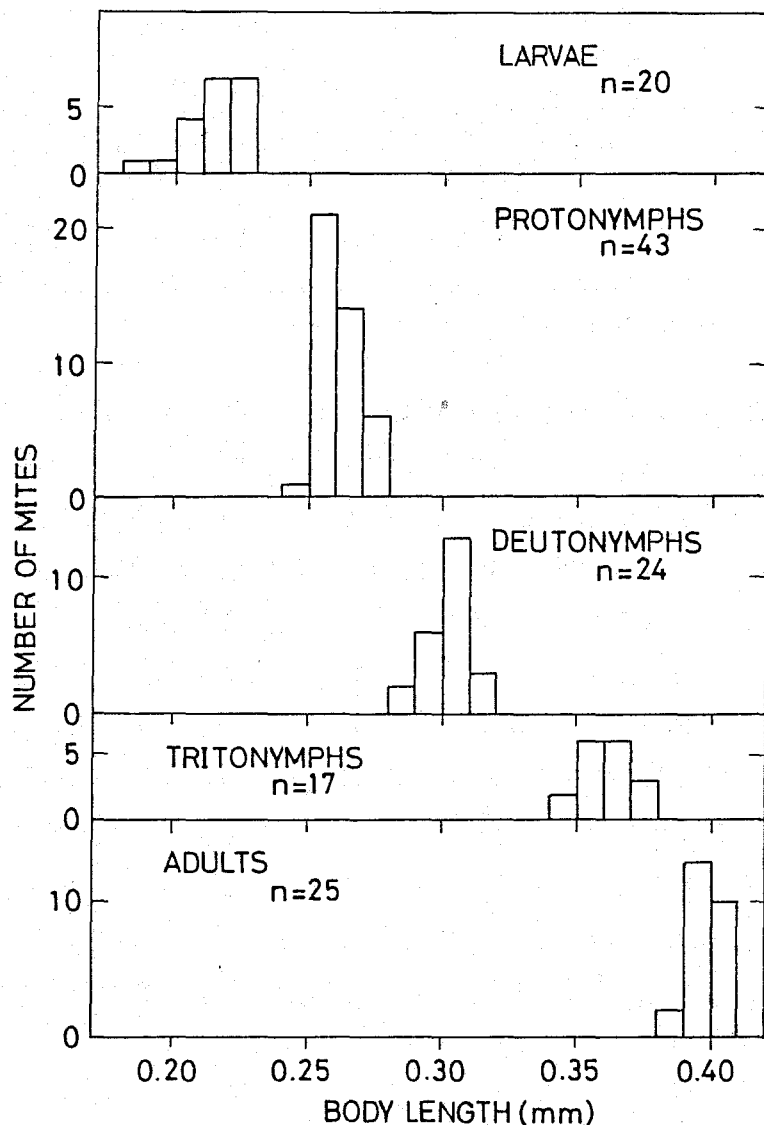


図-14 *E. magnus* (オオナガヒワダニ)の各齢個体の体長頻度分布

Fig. 14. Body length distribution of *Eohypochthonius magnus* in each developmental stage.

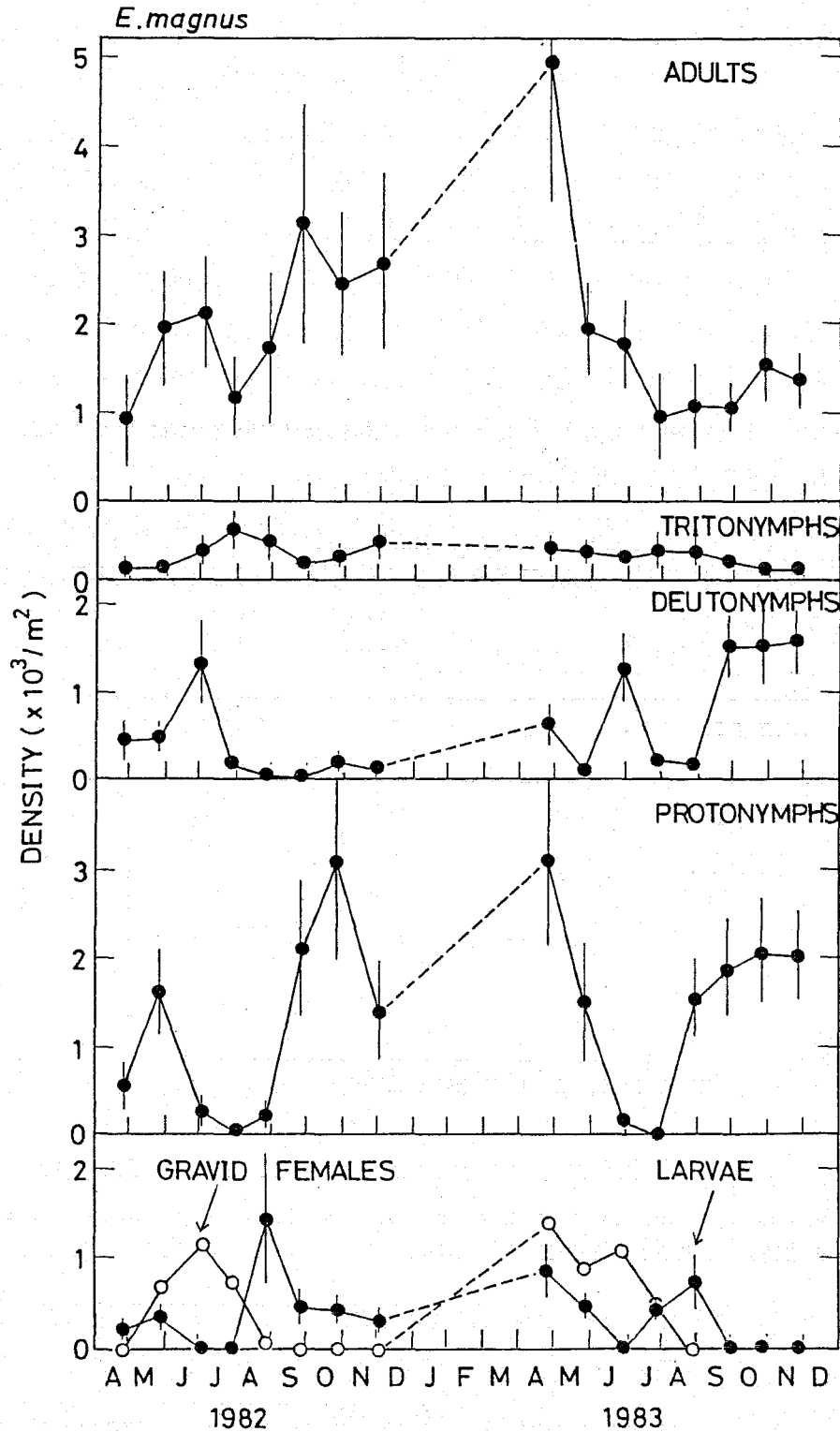


図-15 *E. magnus* (オオナガヒワダニ) の各齢個体の個体数密度の季節変化 (縦線は平均値の標準誤差)

Fig.15. Seasonal changes in abundance of *Eohypochthonius magnus* in each developmental stage.

Vertical bar indicates standard error of mean.

野外での各発育段階ごとの個体数の季節変化を図-15に示す。成虫の個体数密度は920/m²（1982年4月）から4900/m²（1983年4月）まで変化し、1982年の平均密度は2000/m²、1983年の平均密度は1840/m²であった。成虫の個体数は1982年4月から6月までは増加し、7月に減少した後、その年の9月まで増加した。翌年の4月には調査期間中で最も密度が高くなったが、5月には半減し、7月まで減少を続けた。4月を除くと個体数は1982年よりも1983年の方が安定していた。第三若虫は密度が低く、1982年の平均が320/m²、1983年の平均が280/m²であり、季節変化ははっきりしないが、1982年は7月、1983年は4月と7月に最も密度が高くなっていた。第二若虫は1982年には6月にピークがあるのみで、他の月には少なかった。1983年には同様に6月にピークがみられた後、7、8月に減少して、9月から11月にかけて6月のピーク時と同様の1500/m²の値を示した。第一若虫は夏に密度が低く、1982年は9月に、1983年は8月に密度が急増して、秋には高いレベルの密度を維持していた。幼虫は2年とも8月に密度が高く、その後減少していた。蔵卵個体は通常1卵のみを体内に保持しており、1982年は5月、1983年は4月から出現し、1982年、1983年ともに8月までの期間出現していた（図-16）。

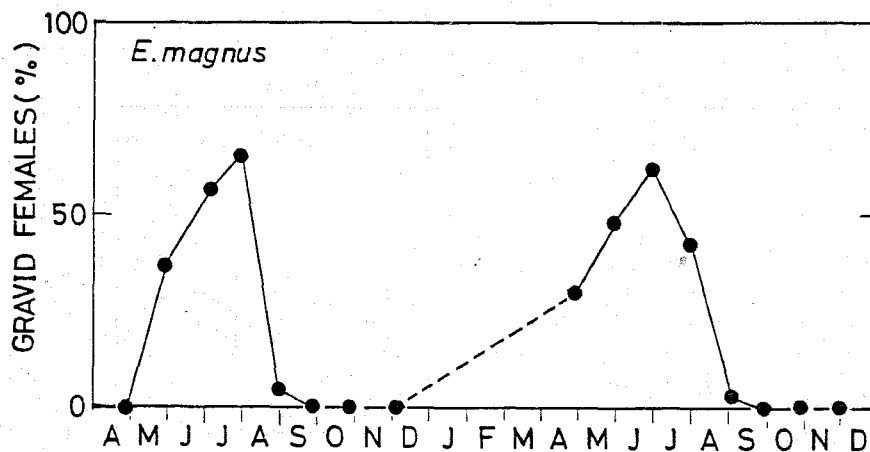


図-16 *E. magnus* (オオナガヒワダニ) の蔵卵個体の割合の季節変化

Fig. 16. Seasonal changes in the ratio of gravid females to adults of *Eohypochthonius magnus*.

これらの結果からオオナガヒワダニの齢構成の変化を求めた（図-17）。幼虫は7月から8月にかけて個体群に加入し約1ヶ月で第一若虫になると考えられる。幼虫の出現は1982年には8月の末、1983年には9月の初めであった。このことから1983年は1982年に比べて発育が約1ヶ月程度早いようで、10月初めには第二若虫が出現しており、第一若虫が全体の約40%を占めたのに対して第二若虫は全体の約30%前後を占めていた。一方、1982年には秋に第二若虫の増加はみられず、越冬した第一若虫は翌年の6月末に第二若虫、7月に第三若虫となり、さらに8月から9月にかけて成虫となったと推定される。1982年春の場合も第一若虫は7月初めに第二若虫となり、7月末に第三若虫、8月から9月にかけて成虫となったと考えられる。以上のことから本種は6月から7月にかけて産卵し、ふ化した新個体はその年のうちに第一若虫、もしくは第二若虫にまで生長し、越冬後、8月か

ら9月にかけて成虫となると考えられる。したがって、卵から成虫となるのに約14カ月かかると推定される。

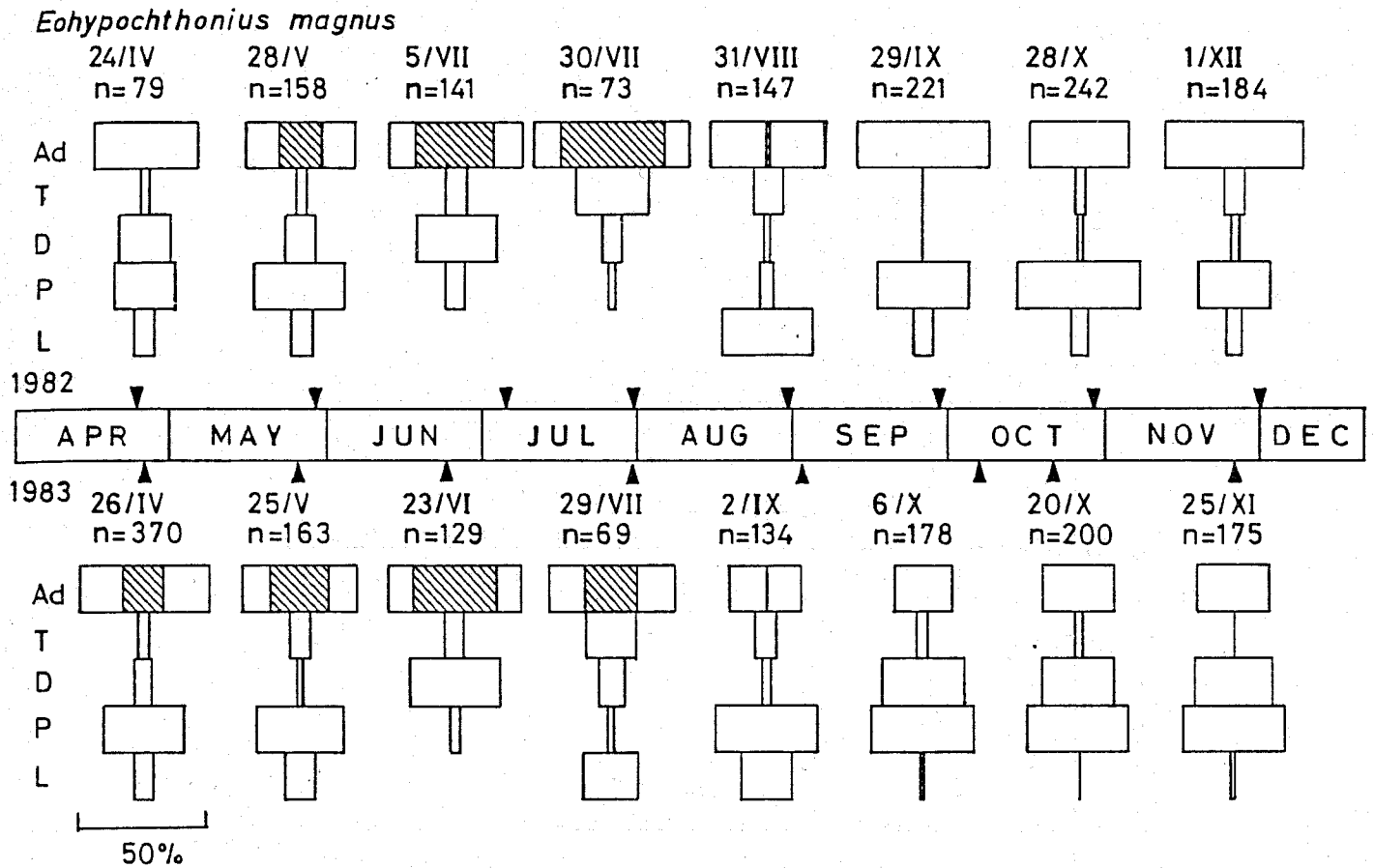


図-17 *E. magnus* (オオナガヒワダニ) の齢構成の季節変化 (斜線部は成虫のうち
の蔵卵個体、nは調査個体数、矢印は調査日を示す)

Fig.17. Seasonal changes in the age structure of *Eohypochthonius magnus*
: shaded bar represents gravid females, n is the number of
examined and arrow indicates the sampling date.

発育段階の変化をみると9月末から11月にかけてと、4月から5月末にかけては齢構成はほとんど変化しなかった。ササラダニの発育速度は0. novaの場合に示されたように温度に影響されており、秋や春先には土壌温度が低下するので発育が進行しないと考えられる。新成虫は8月から9月にかけて出現すると考えられるが、このときには蔵卵個体は見られない。したがって、新成虫は成虫となった年には産卵せず、翌年になってから繁殖に参加するものと考えられる。

蔵卵個体は6、7月に割合が高くなり約6割の個体が蔵卵していたが、オス個体はみられなかった。このため、本種も0. novaと同様、雌産単為生殖 (thelytoky) を行っているものと考えられる。

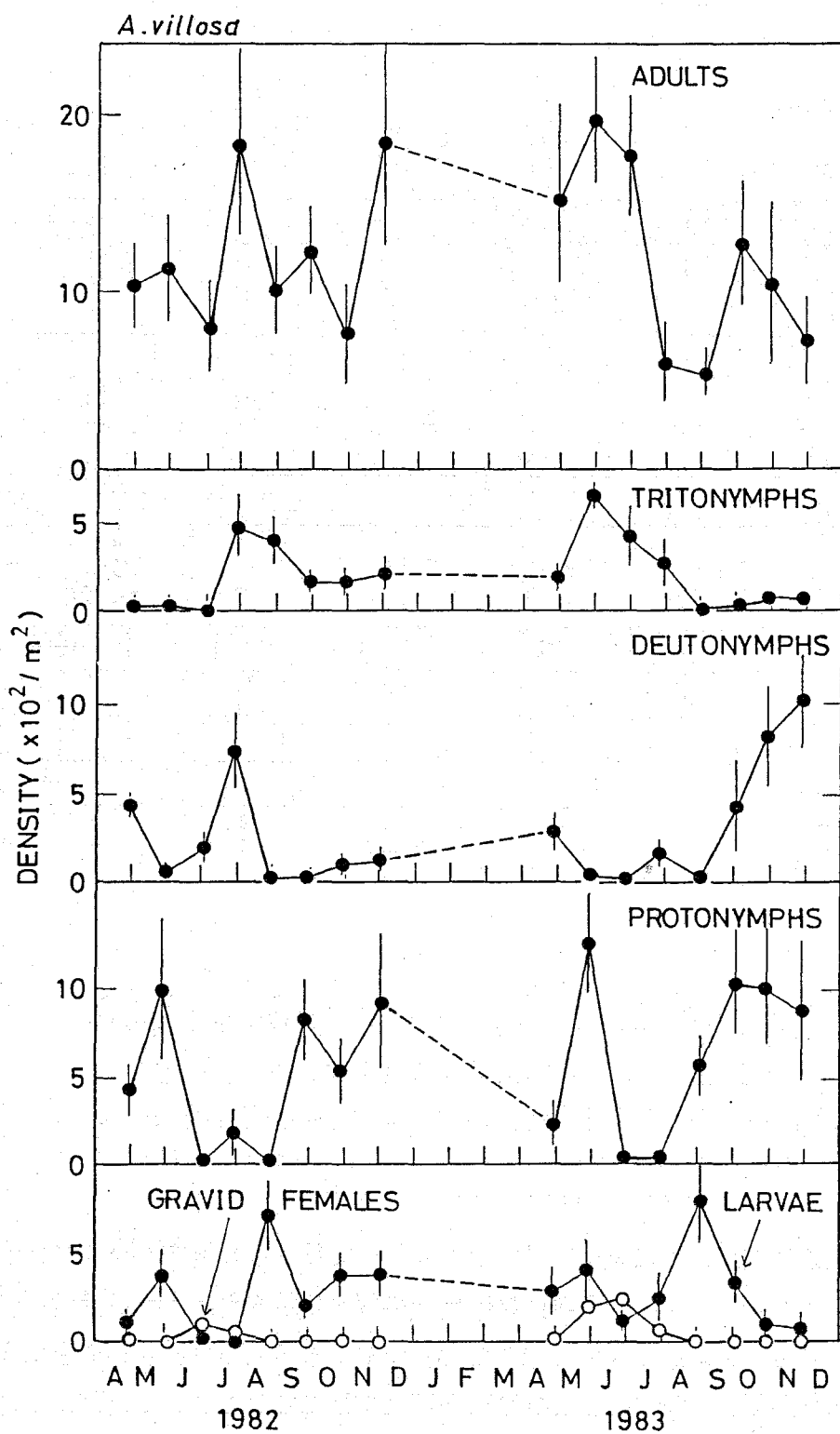


図-18 *A. villosa* (ゾウイレコダニ) の各齢個体の個体数密度の季節変化 (縦線は平均値の標準誤差)

Fig.18. Seasonal changes in abundance of *Archoplophora villosa* in each developmental stage.

Vertical bar indicates standard error of mean.

2-2. *Archoplophora villosa* Aoki (ゾウイレコダニ) の個体群動態

本種も *E. magnus* の場合と同様、genital suckerの数により齢査定を行うことができた。本種は前体部を折り曲げることができるので、体長は後体部の長さを測定した。後体部の長さは幼虫で0.13mm、第一若虫0.15mm、第二若虫0.17mm、第三若虫0.19mm、成虫0.20mmとなっていて、第三若虫と成虫は成虫の方が腹板 (Ventral plate) がよくふくらんでいるので容易に区別することができた。

図-18に各発育段階の個体数密度の季節変化を示す。成虫の平均密度は1982年、1983年ともに1200/m²であり、季節変化は大きかった。個体数の増加は1982年7月、11月、1983年9月に見られ、1982年8月、1983年7月に減少を示した。第三若虫は1982年は7月、1983年は5月にそれぞれ増加し、その後減少した。第二若虫は1982年7月にピークが見られ、1983年は8月から11月まで増加を続けた。第一若虫は6月から8月にかけて個体数が少なく、秋と春先に個体数が多くなっていた。幼虫は8月末に明らかなピークが見られ、6-7月には密度が低くなっていた。蔵卵個体は一卵のみを体内に保持しており、1982年には6、7月、1983年には5-7月の期間にのみ出現していた (図-19)。

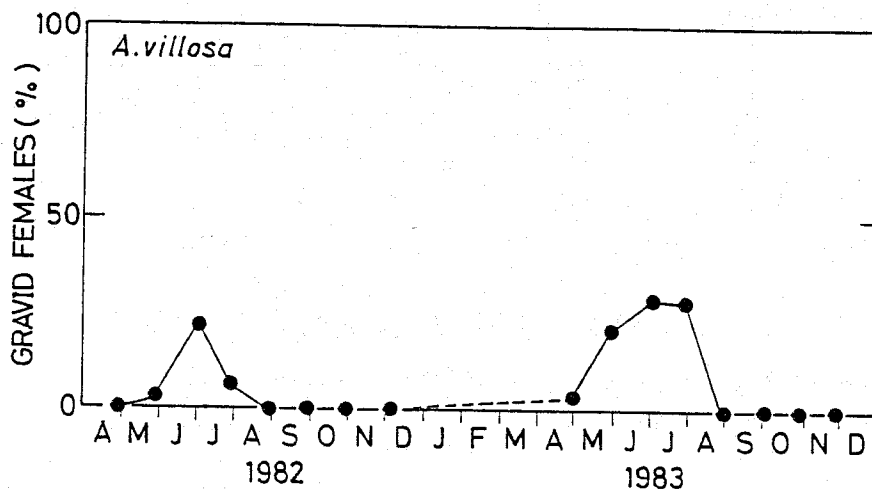


図-19 *A. villosa* (ゾウイレコダニ) の蔵卵個体の割合の季節変化

Fig. 19. Seasonal changes in the ratio of gravid females to adults of *Archoplophora villosa*.

A. villosa の齢構成の季節変化を図-20に示した。幼虫は7-8月にかけてふ化し、9月末には第一若虫となった。第一若虫は1983年の場合はその年の10月の初めには一部が第二若虫となった。1982年に加入した個体では、翌年春の齢構成の変化がやや不明瞭であるが、6月末には第三若虫となり、9月初めに成虫となったと考えられる。1982年春の齢構成の変化は、越冬した第一若虫が7月初めに第二若虫となり、7月末に第三若虫が出現し、9月末にかけて成虫となることを示している。したがって、本種の生活史は卵から成虫まで13-14カ月かかると考えられる。また、*E. magnus* と同様、新成虫の加入時には蔵卵個体がもはや見られないので、産卵するのは成虫となった年の翌年であると考えられる。本種も雄個体は見られず、thelytokyを行っているものと考えられる。

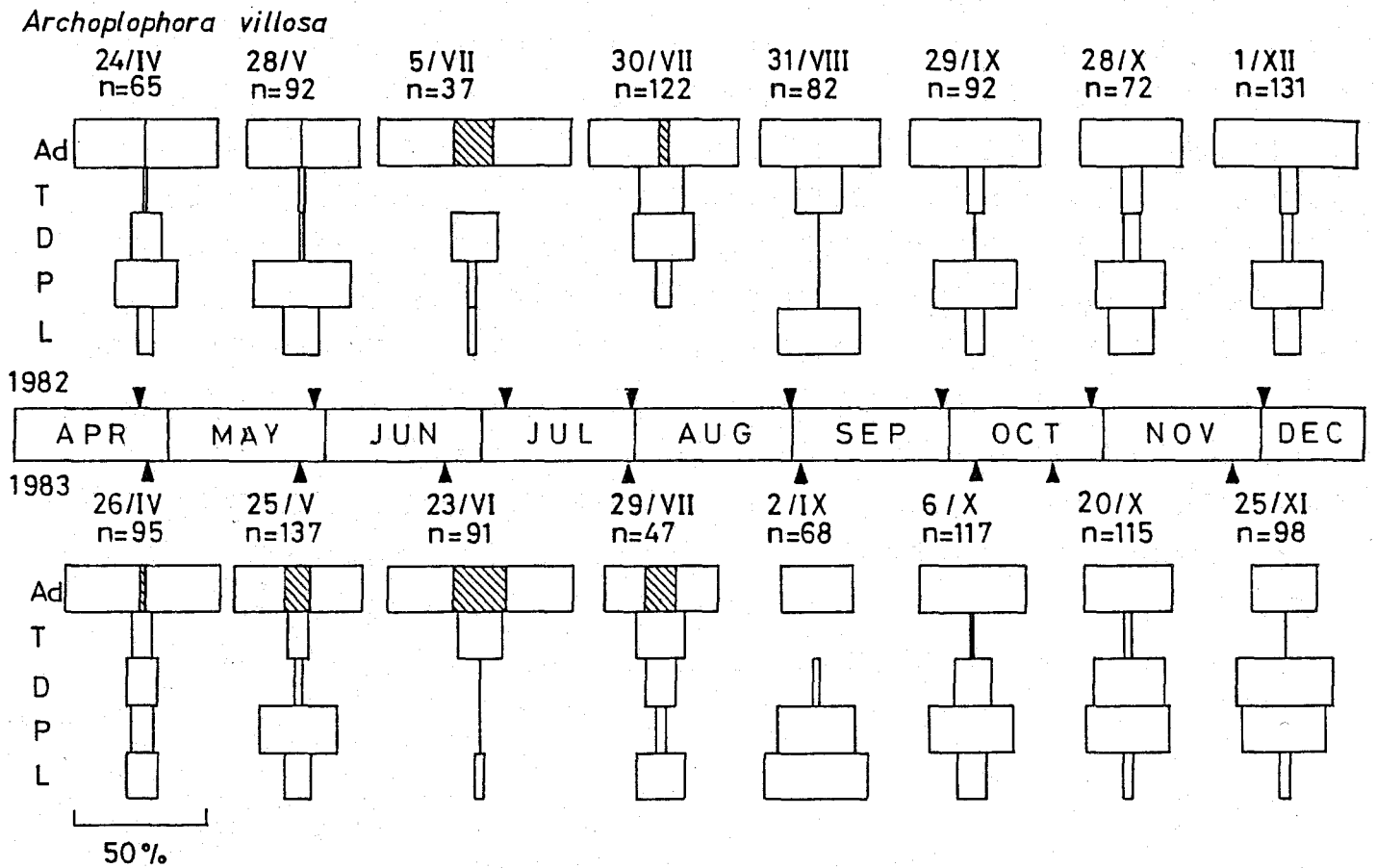


図-20 *A. villosa* (ゾウイレコダニ) の齡構成の季節変化。凡例は図-17参照。

Fig. 20. Seasonal changes in the age structure of *Archoplophora villosa*
 Symbols are same as in Fig. 17.

3. 優占種数種の個体群動態

本調査地での他の優占種については、飼育や野外での齡構成を調べるにより個体群動態を調べることが出来なかった。そこで、野外での成虫の個体数変化と蔵卵率の変化を用いて個体群動態について検討する。

3-1. *Ischeloribates lanceolatus* Aoki (ホソオトヒメダニ)

本種は高等ササラダニ (Euoribatida, higher Oribatei) のうち有翼団 (Poronota) に属し、成虫の体長は0.37mm前後であった。斜面の上下部ともに出現し、下部プロットでは優占種となっていたが、上部プロットでは優占度は低かった。

下部プロットでの成虫の個体数密度は季節変化が少なく、安定しており、年間の平均値は 1488

/m² (1982年)、1960/m² (1983年) であった (図-21)。

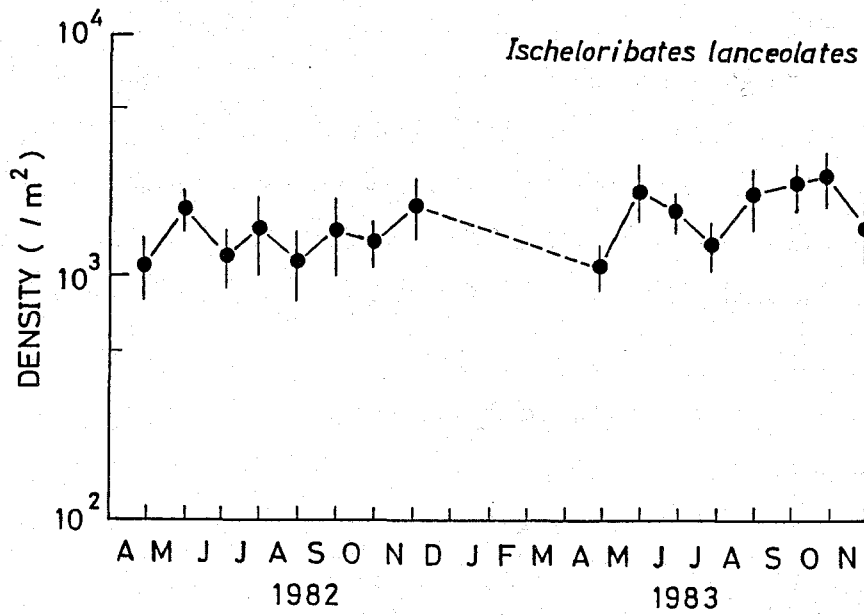


図-21 *I. lanceolatus* (ホソオトヒメダニ) の成虫個体数密度の季節変化
(縦線は平均値の標準誤差)

Fig.21. Seasonal changes in abundance of adult *Ischeloribates lanceolatus*.
Vertical bar indicates standard error of mean.

蔵卵個体は体内に3-5卵を蔵卵しており(図-22)、4月から8月にかけて出現していた。蔵卵率は高く、特に5-7月の3ヶ月は80%前後の個体が蔵卵していた。前述の3種の生活史から推定すると、本種は春から夏にかけて産卵するものと考えられる。

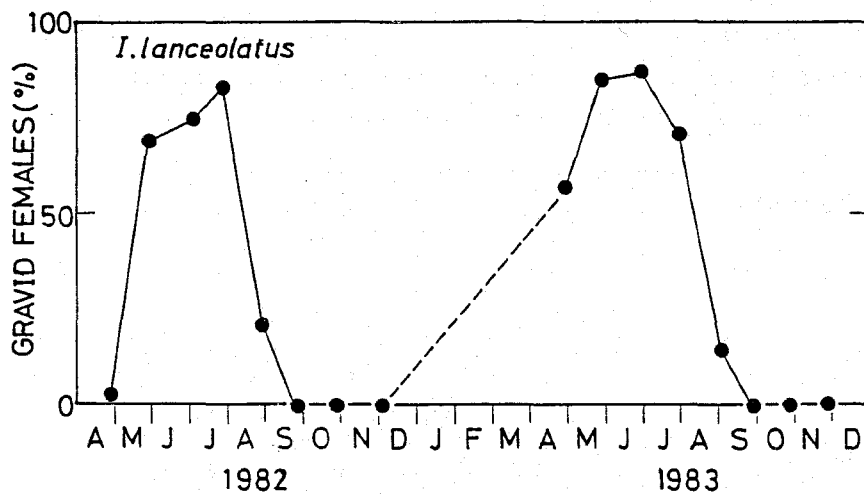


図-22 *I. lanceolatus* (ホソオトヒメダニ) の蔵卵個体の割合の季節変化

Fig.22. Seasonal changes in the ratio of gravid females to adults of *Ischeloribates lanceolatus*.

3-2. *Quadroppia quadricarinata* Michael (ヨスジツブダニ)

本種は斜面上下部でともに優占種となっているので、両プロットでの個体群動態について述べる。年間の平均個体数は上部プロットで2040/m² (1982年)、3360/m² (1983年)であり、下部プロットでは1320/m² (1982年)、1960/m² (1983年)となっていて、いずれも上部プロットの方が多く、しかも1983年の方が多くなっていた。図-23に斜面上下での成虫個体数密度の季節変化を示す。上部プロットでは6-7月にかけて密度が低く、その後高くなる傾向を示した。下部プロットでは1982年は上部プロットと同様、密度は夏期に低下し、秋には再び高くなっていた。1983年には7月に減少したほかは期間中増加を続けた。

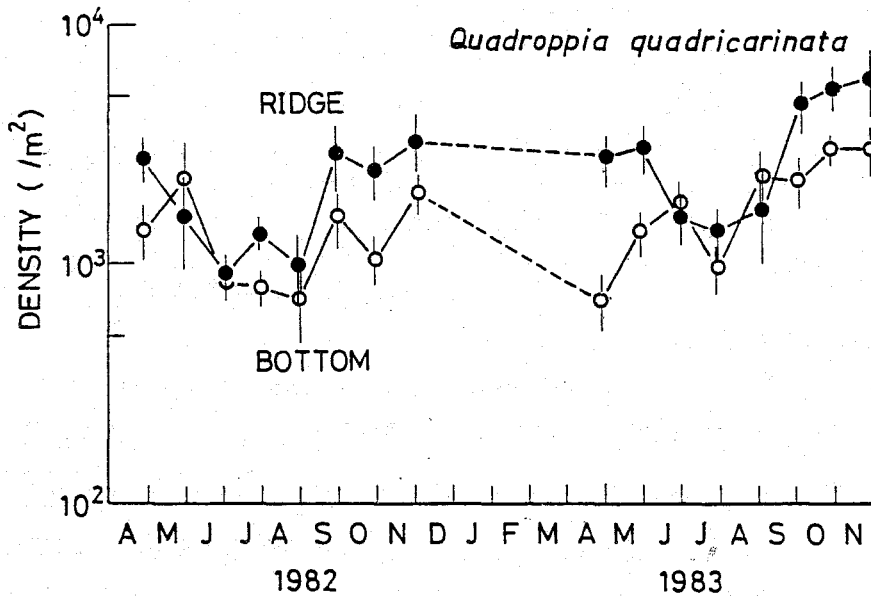


図-23 *Q. quadricarinata* (ヨスジツブダニ) の成虫個体数密度の季節変化 (縦線は平均値の標準誤差)

Fig. 23. Seasonal changes in abundance of adult *Quadroppia quadricarinata*. Vertical bar indicates standard error of mean.

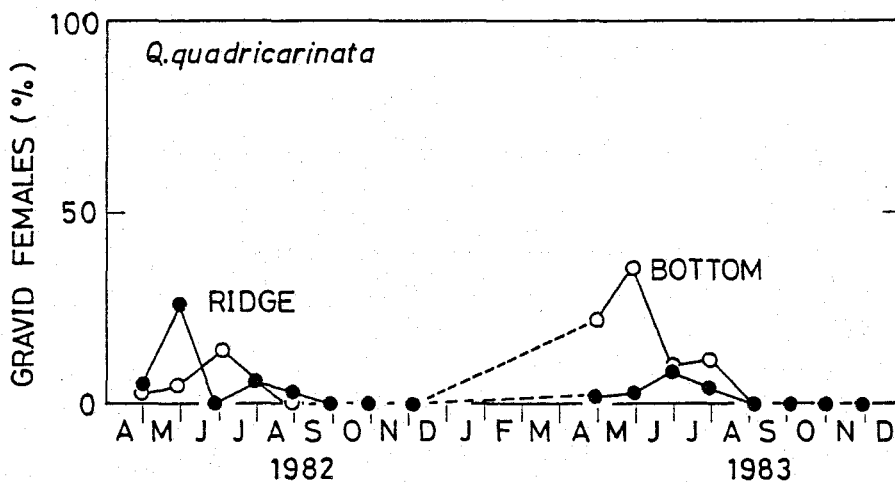


図-24 *Q. quadricarinata* (ヨスジツブダニ) の蔵卵個体の割合の季節変化

Fig. 24. Seasonal changes in the ratio of gravid females to adults of *Quadroppia quadricarinata*.

図-24に蔽卵率の季節変化を示す。蔽卵率は両プロットでともに低かったが、蔽卵期間は4-7月と一致していた。本種は小形であり、蔽卵数は1であった。本種は*O.nova*に分類学的にも近く、蔽卵の時期もよく似ているので、生活史も*O.nova*によく似ているものと思われる。したがって、本種は夏前に産まれた卵からその年のうちに成虫まで生長するので、秋に成虫個体数の増加が見られるものと考えられ、年1-2世代と推定される。

3-3. *Tectocephus* spp. (クワガタダニ属)

本属はこの調査地では*Tectocephus velatus* (Michael)と*T.elegans* Ohkuboの2種を含んでいた集合プレパラートによる同定では2種を正確に分けるのが困難であったので、まとめて取り扱ったが、ほとんどは*T.velatus*であり、*T.elegans*は稀であると思われた。

個体数密度の季節変化は1982年ははっきりしなかったが、1983年には斜面上下部とも夏に少なく秋に増加する傾向が見られた(図-25)。平均密度は上部プロットで2280/m²(1982年)、2080/m²(1983年)、下部プロットでは488/m²(1982年)、492/m²(1983年)となっており、いずれも上部プロットでの密度が高かった。

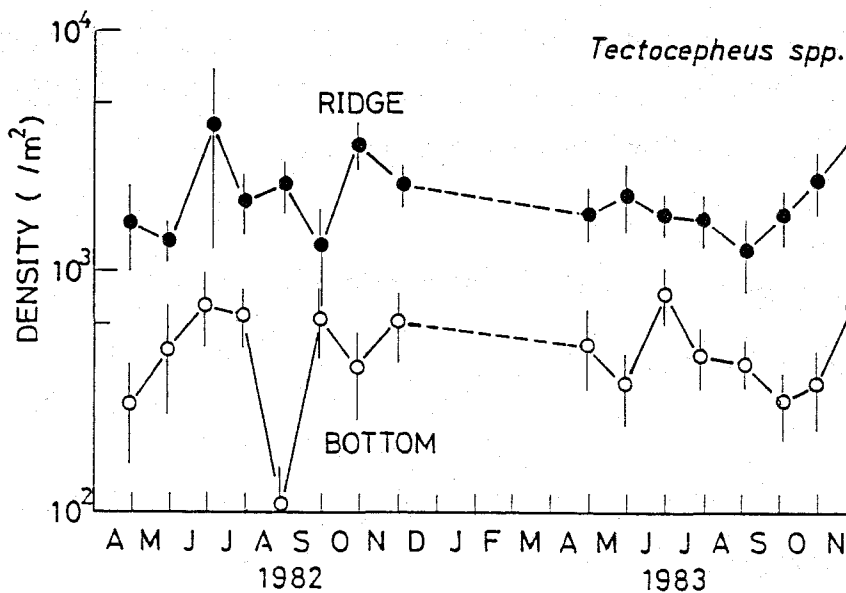


図-25 *Tectocephus* spp. (クワガタダニ属) の成虫個体数密度の季節変化 (縦線は平均値の標準誤差)

Fig.25. Seasonal changes in abundance of adult *Tectocephus* spp. in the ridge and the bottom plot. Vertical bar represents standard error of mean.

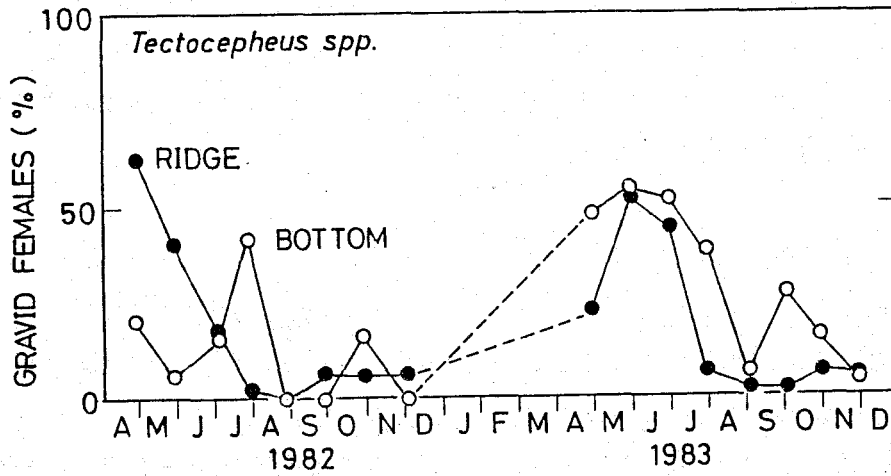


図-26 *Tectocephus* spp. (クワガタダニ属) の蔵卵個体の割合の季節変化
 Fig.26. Seasonal changes in the ratio of gravid females to adults of *Tectocephus* spp.

蔵卵個体はほぼ全調査期間を通じて出現し、8月に蔵卵率が低下し、その前後にそれぞれピークを持つ2山型の変化を示した(図-26)。秋の蔵卵率の上昇は、その年に産まれた個体が成虫となり繁殖に参加すると考えられ、1年に2世代が存在するものと考えられる。

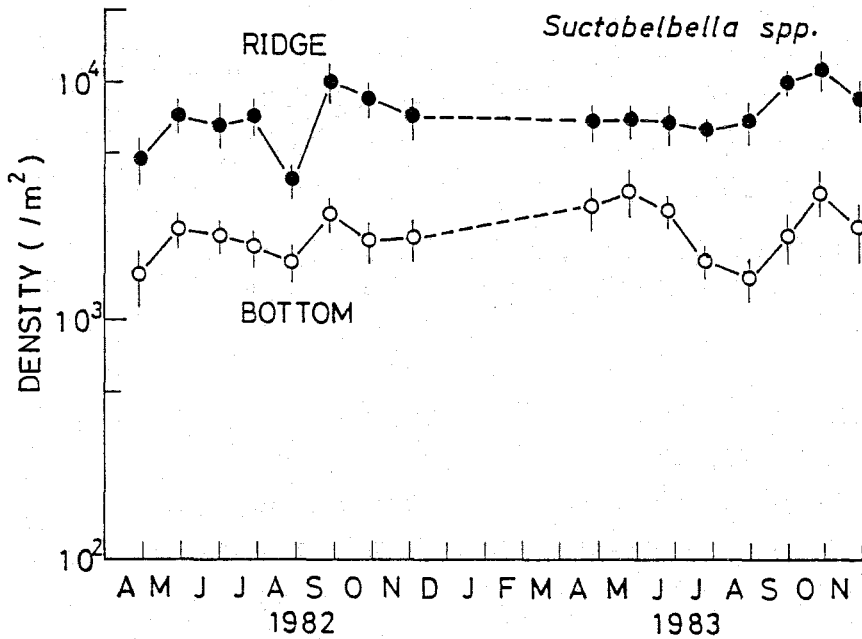


図-27 *Suctobelbella* spp. (マドダニ属) の成虫個体数密度の季節変化
 (縦線は平均値の標準誤差)
 Fig.27. Seasonal changes in abundance of adult *Suctobelbella* spp. in the ridge and the bottom plot. Vertical bar represents standard error of mean.

3-4. *Suctobelbella* spp. (マドダニ属)

Suctobelbella spp. は数種を含み、斜面上下部でともに優占種となっていた。年間の平均密度は上部プロットで6920/m² (1982年)、8240/m² (1983年)、下部プロットでは2160/m² (1982年)、22720/m² (1983年)となっていた。両プロットとも成虫の個体数変化は少なく、夏に減少し、秋に増加する傾向が見られた(図-27)。数種をまとめているため生活史等の推定は困難である。イギリスの例ではLuxton(1981d)は*Suctobelba* spp. が夏に個体数密度が低く、春と秋に高く、年1-2世代を持つとしている。

3-5. *Brachychthoniidae* spp. (ダマヒワダニ科)

Brachychthoniidae spp. は本調査地のササラダニの中で最も小型の種を含むグループであり、体長は0.13-0.18mmであった。やはり数種を含んでおり、幼若虫の同定は出来なかった。平均密度は1982年には上部プロットで1920/m²、下部プロットで1084/m²と差が小さかったが、1983年には上部プロットで9-11月にかけて密度が高かったために年間の平均密度も高くなり、4000/m²となっていた。一方、下部プロットでは1600/m²であり上部プロットとは個体数密度に大きな違いが見られた(図-28)。

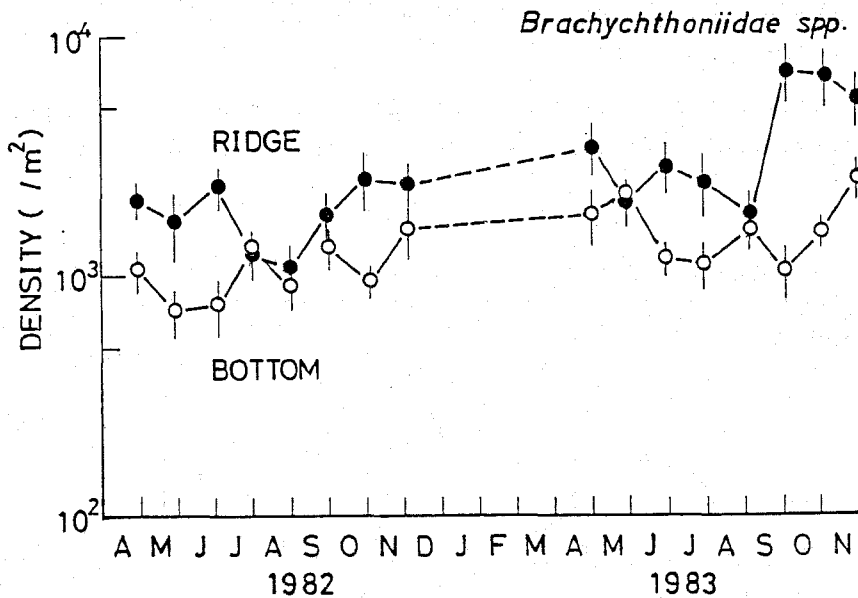


図-28 *Brachychthoniidae* spp. (ダマヒワダニ科) の成虫個体数密度の季節変化(縦線は平均値の標準誤差)

Fig.28. Seasonal changes in abundance of adult *Brachychthoniidae* spp. in the ridge and the bottom plot. Vertical bar represents standard error of mean.

3-6. *Epilohmannoides esulcatus* Ohkubo (ヒメイブリダニ)

本種は第2章でみたようにF・H層のある斜面上部に分布が限られており、上部プロットでは優占種となっていた。成虫の個体数密度はきわめて安定しており、1982年は平均 5400/m²、1983年は

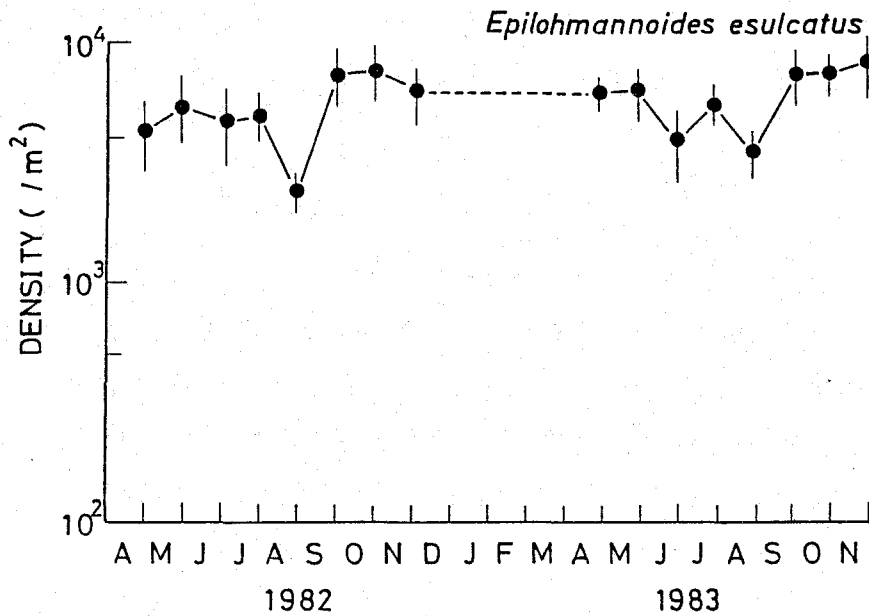


図-29 *E. esulcatus* (ヒメイブリダニ) の成虫個体数密度の季節変化 (縦線は平均値の標準誤差)

Fig.29. Seasonal changes in abundance of adult *Epilohmannoides esulcatus* in the ridge plot. Vertical bar represents standard error mean.

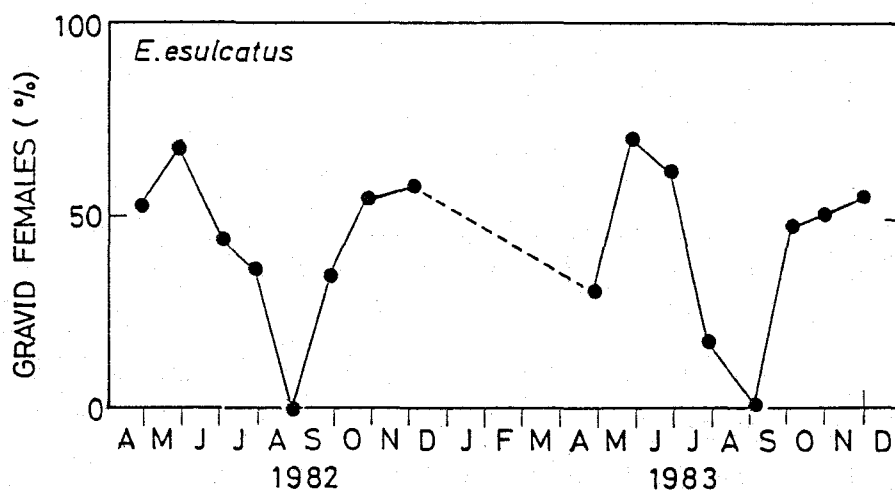


図-30 *E. esulcatus* (ヒメイブリダニ) の蔵卵個体の割合の季節変化

Fig.30. Seasonal changes in the ratio of gravid females to adults of *Epilohmannoides esulcatus*.

6120/m²であり、夏期にやや減少する傾向がみられた（図-29）。また、蔵卵個体は通常一卵のみを蔵卵しており、他の月には常に見られ、今までに見た他の優占種とは異なったパターンを示した（図-30）。オス個体は確認できなかったので、おそらく単為生殖種であると考えられる。

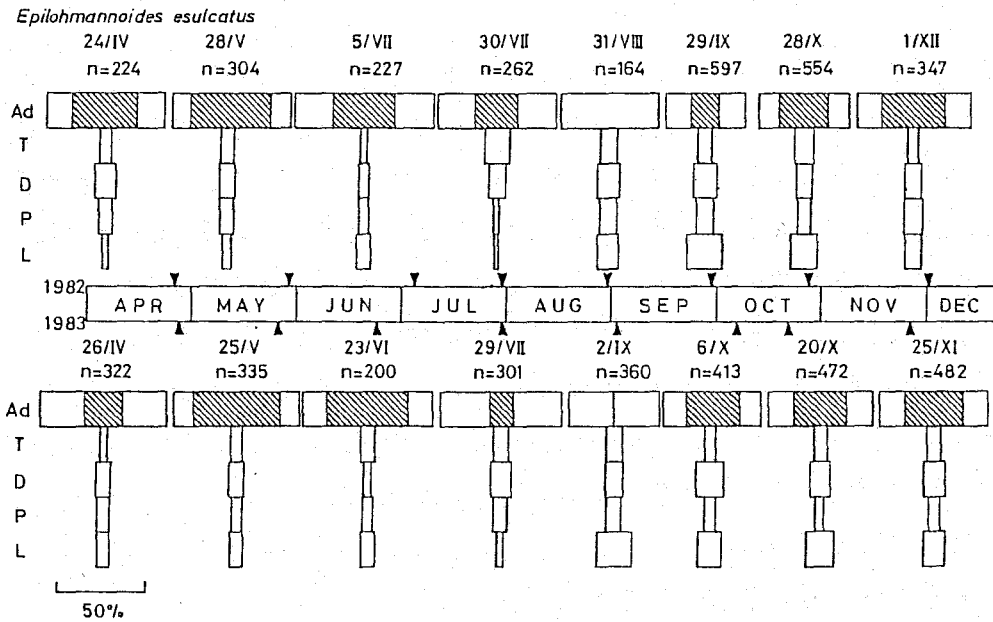


図-31 *E. esulcatus* (ヒメイブリダニ) の齢構成の季節変化。凡例は図-17参照。

Fig. 31. Seasonal changes in the age structure of *Epilohmannoides esulcatus*. Symbols are same as in Fig. 17.

本種は齢構成の季節変化は少なく（図-31）、蔵卵個体の季節変化と考え合わせると、通年にわたって新生個体の加入があるものと考えられるが、腐植層に穿孔して生活する性質を持っているので、特に幼若虫の抽出効率が成虫に比べて低いと思われ、齢構成による生活史の解析は困難であると思われる。

4. ササラダニの生活史

本調査地でのササラダニ群集構成種の生活史について、その特徴を発育、生殖、個体群動態等の点について考察する。

4-1. 発育

*Q.nova*については飼育することができたので、他の実験室での飼育例と比較した。発育速度は温度やエサなどの条件により変化するが、エサについては飼育例によって異なるので、20℃と25℃での飼育例のみを表-9にまとめた(Luxton 1981b, Shereef 1972, 1976)。発育速度は温度が高いほどはやく、体サイズが大きいほど遅くなる傾向があるとされている(Lebrun 1970, Luxton 1981b)。*Q.nova*はササラダニのなかでは小形の種であり、表-9からササラダニのなかでも発育のはやいグループに入ることがわかる。ササラダニは系統的に3つの主要なグループに分けられており、Macropylinaはより下等であり、Gymnonota、Poronotaの2者のほうがより高等であると考えられている。表-9から下等ササラダニ(Macropylina)の方が高等ササラダニ(Gymnonota, Poronota)に比べ発育が遅い傾向があることがわかる。*E.magnus*と*A.villosa*はいずれも下等ササラダニに入る種であり、相対的に発育速度は遅いことが予想される。本調査地で成虫となるのに一年以上かかるという発育の遅さは両種の系統的な位置によるものとも言えよう。

近縁な種間では発育速度が似ているとすると、優占種の中では*Q.nova*の他にGymnonotaで体が小さい*Q.quadricarinata*, *Suctobelbella* spp., *Oppia* sp-As3などは発育がはやく、Macropylinaの*E.magnus*, *A.villosa*, *E.esulcatus*と*Tectocephus* spp.などは遅いグループに入り、それらの中間としてPoronotaの*I.lanceolatus*が入ると考えられる。Brachychthoniidae spp.は下等ササラダニに属するが、体サイズが小さいので他のMacropylinaに比べ、発育がはやいかもしい。

4-2. 生殖

ササラダニの性比については、Grandjean(1941)が(1)メスのみか、あるいはほとんどメスだけ、(2)オス：メス=1：1、(3)両者の中間で性比が地理的に変動するという3つの場合に分けている。本調査地では*E.esulcatus*, *Q.nova*, *E.magnus*はメスのみから成っており、thelytokyと考えられた。*I.lanceolatus*はわずかにオス個体がみられたが、ほとんどメスであった。これら4種のうち*E.magnus*は表層に多いが、L層性というわけではなく、あとの3種は地中性と呼べる種であった。地表性の種に比べて地中性の種で単為生殖が多いことはすでにトビムシの場合に知られており(Pertersen 1980)、ササラダニの場合にも同様のことがみられるのかもしれない。

ササラダニは成熟卵を一回にまとめて産むとされている(Luxton 1981b)。したがって、蔵卵数が一回の産卵数に相当すると考えられる。図-32に斜面上下部の両プロットでの各種の各月の平均蔵卵数のうち、それぞれの最大値の頻度分布を示した。上部プロットでは1-17卵、下部プロットでは1-11卵までの幅があったが、1-4卵までの種がほとんどであった。上部プロットの方が頻

表-9 恒温条件下における各種のササラダニの発育日数（括弧内は卵から成虫までの日数）

Table 9. Duration of developmental period for oribatid mites under constant temperature.

Figures in parenthesis are days from egg to adult.

20°C				
Days	40	80	120	140
Macropylina				<i>Placynothrus peltifer</i> (-150)
				<i>Nothrus palustris</i> (262.5)
				<i>Stegnacarus magnus</i> (400)
Gymnonota	<i>Oppiella nova</i> (34.1)	<i>Oppia nitens</i> (45.2)	<i>Damaeus borens</i> (-120)	<i>Hermannia scabra</i> (184)
	<i>Oppia concolor</i> (33)	<i>Belba kingi</i> (63-76)		
		<i>Damaeus clavipes</i> (76-84)		
		<i>Metabelba motana</i> (-65)		
		<i>Eremobeiba nervosa</i> (65-79)		
Poronota		<i>Galumna nervosa</i> (63)	<i>Ceratozetes gracilis</i> (119-149)	
		<i>Neoribates gracilis</i> (49-53)		
25°C				
Days	30	60	100	
Macropylina			<i>Palaeacarus kaminskii</i> (91)	<i>Camisia spinifer</i> (125.6)
				<i>Hypochothonius rufulus</i> (122)
				<i>Nothrus silvestris</i> (152.5)
Gymnonota	<i>Oppia stricta</i> (♂11, ♀16)		<i>Damaeus clavipes</i> (64.0)	<i>Nanhermannia nana</i> (111.3)
	<i>Multioppia wilsonii</i> (♂18, ♀21)		<i>Spatiodamaeus subverticillipes</i> (♂62, ♀75)	<i>Damaeus onustus</i> (130.3)
	<i>Oppia nodosa</i> (20-22)		<i>Eremobelba geographica</i> (♂56, ♀74)	<i>Tectocephus spp.</i> (102)
	<i>Oppia concolor</i> (21)		<i>Belba meridionalis</i> (♂46, ♀61)	
	<i>Oppiella nova</i> (23.4)			
Poronota	<i>Scheloribates parabilis</i> (14-24)	<i>Ceratozetes jeweli</i> (53)		<i>Protoribates lophotricus</i> (-150)
	<i>Ceratozetes cisalpinus</i> (32)		<i>Scheloribates laevigatus</i> (64)	
	<i>Minunthozetes semirufus</i> (38)		<i>Allogalumna longiplumus</i> (65.8)	
	<i>Galumna nervosa</i> (47.1)		<i>Galumna longipluma</i> (60.9)	
	<i>Galumna parva</i> (33-41)			
	<i>Pergalumna omniphous</i> (42)			
	<i>Rostrozetes flaves</i> (35-45)			

度のレンジが広く、1983年に5-6卵の種が多いことを除くと、上下部両プロットでの頻度分布はよく似ていた。これらのデータから、ササラダニが一度に産卵する産卵数はきわめて少ないということが言える。

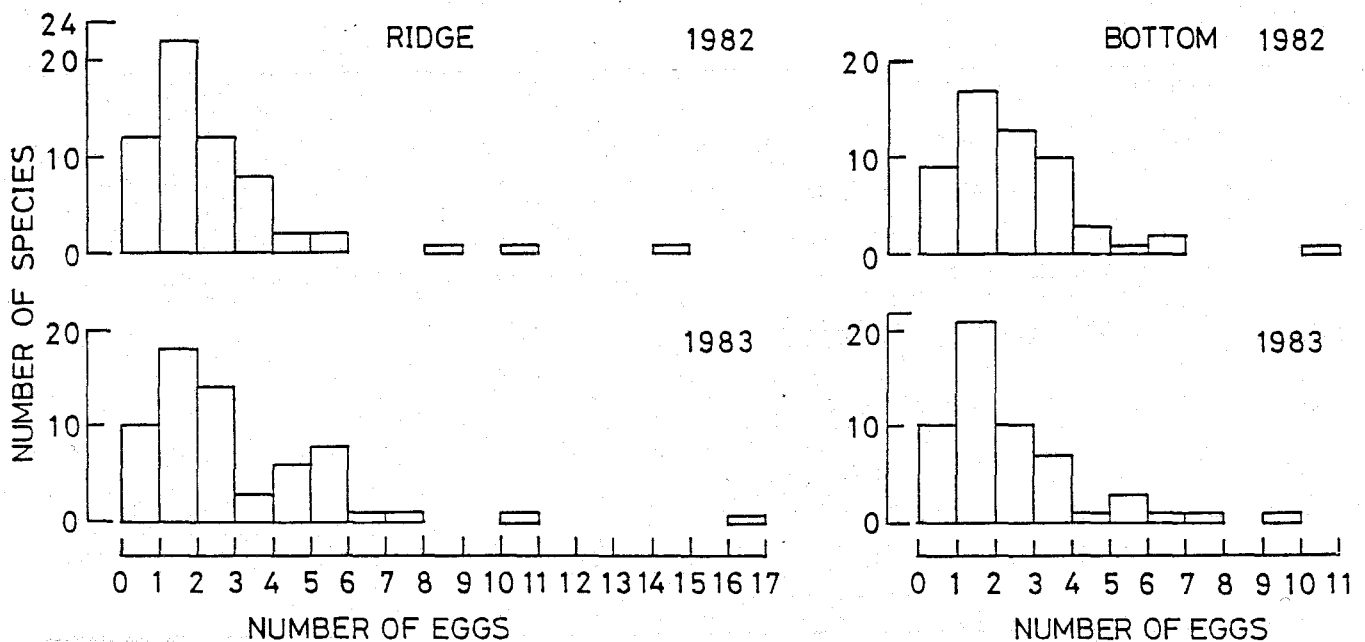


図-32 斜面上下部両プロットの群集構成種の平均産卵数の頻度分布

Fig.32. Frequency distribution of mean number of eggs per gravid females in the ridge and the bottom plot^a.

*Q.nova*は25℃、60日間で連続して88卵産卵したのを観察した。実験室のように温度と食物が十分な所では連続して産卵することが多く、*Platynothrus peletier*で250卵 (Grandjean 1950)、*Belba* spp.で40-70卵 (Pauly 1956)、*Nothrus biciliatus*で6-36卵 (Saichuae et al. 1978)などの記録がある。一回の産卵数の少なさを補うためには繁殖期間中に繰り返して産卵することが必要となる。特に産卵数が1-2卵のように極端に少ない*Q.nova*, *Q.quadricarinata*, *E.magnus*, *A.villosa*, *E.esulcatus*といった種は一つの繁殖期間中に産卵を繰り返しているものと考えられる。

野外個体群で産卵している個体が見られる時期は繁殖期にほぼ等しいと考えることができる。斜面上下での産卵個体が見られた種数の季節変化を図-33に示す。産卵種数は春から夏にかけて多く、9-10月に最も少なくなっていた。優占種のほとんどは図-33と同じく、春から夏にかけて産卵していたが、*E.esulcatus*は8月に産卵率が低下した、他の月には連続して産卵個体が見られた。

産卵個体が出現するきっかけとしてHarding(1973)は春先の土壌表層の温度上昇を挙げており、Mitchell(1977a)は土壌湿度の低下と温度の上昇を挙げている。本調査地では土壌水分率の季節変化が少なく、調査期間中には特に土壌が乾燥する時期は認められなかったため、土壌温度の上昇が産卵個体出現のきっかけとなっている種が多いのではないかと考えられる。

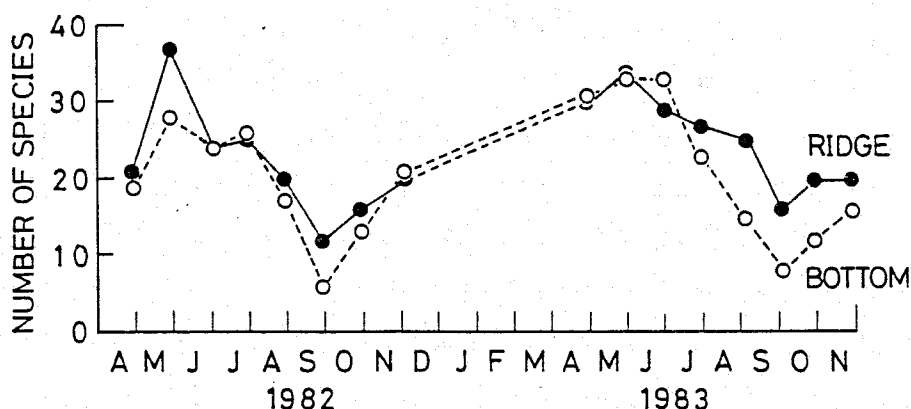


図-33 斜面上下部両プロットの蔵卵個体がみられる種数の季節変化

Fig.33. Seasonal changes in the number of species those gravid females observed.

4-3. 野外個体群の動態

斜面上下部で同一の種で特に生活史が異なる種はないようであった。斜面上下部では土壤の温度条件に差がなく、乾燥などの環境変化もなかったことがその理由と考えられる。本調査地でのササラダニの個体群動態の特徴として年間の世代数の少なさを挙げることができる。生長がはやいグループに属していた *Q.nova* でも2世代、*E.magnus*、*A.villosa* は1世代のみであった。

デンマークのブナ林土壤で Luxton(1981b) は *Q.nova* は年間1世代であり、6月から8月にかけて産卵し、夏には成虫個体数の減少が見られるとした。また、イギリスの石炭鉱滓の表層では *Q.nova* の個体数は秋に最大となった (Luxton 1982)。Reeves(1969) は北アメリカの広葉樹林で *Q.nova* の幼虫が7月から9月にかけて出現したことを観察している。このことは産卵が6月から8月にかけて行われたことを示唆している。実験室の25°Cの恒温条件では年間6-7世代が観察されている (Woodring and Cook 1962)。Lebrun(1965) はベルギーの広葉樹林土壤で成虫個体数の変動から年に3-5世代をもつと推定したが、蔵卵率の変化を調査していないため、個体数の変動と世代数を単純に結び付けるには無理があるといえよう。

Luxton(1981d) は、成虫の個体数変動と蔵卵個体数の変化より、*Q.quadricarinata* は年3世代を持つと推定しているが、幼若虫については不明であり、成虫個体数のばらつきも大きくなっていった。Luxtonのデータでは成虫数は夏に少なく、秋に増加が見られ、6-7月に蔵卵個体のピークが見られるので、本調査地の場合と同様、年1-2世代のみしか成立していないのかもしれない。

Schuster(1986) はスイスの広葉樹林では *T.velatus* が年2世代であることを示した。本調査地での場合と同様、*T.velatus* では繁殖のピークが1年に2つある例は多く (Haaløv 1969, Murphy & Jelil 1964, Harding 1969, Thomas 1979)、Luxton(1981d) は本種が降雨をきっかけとして産卵する、機会的 (opportunistic) な種であるとしている。

野外での生活史を年齢構成から明らかにした例は比較的少ない。Thomas(1979) はイギリスのカンブ

リアの落葉広葉樹林で *Hermannia giba* が4月から6月にかけて産卵し、卵は8-9月に幼虫となり、その年の冬には第一若虫となって越冬すること、そして、次の年の8月には第二若虫となり、第三若虫となって越冬したのち、翌年の春から夏にかけて成虫となるという生活史を明らかにした。また、*Platynothrus peltifer* は夏に幼虫がみられ、次の年には成虫となり産卵に参加するようになるとしている。同じ *P. peltifer* は、Hartenstein(1962e)によると卵から成虫まで5カ月かかり、Harding(1973)によるとスコットランドでは8月に幼虫が出現し、次の年の9月には成虫となり、一部の個体はすぐに産卵を始めるが残りは越冬後に産卵するとしている。また、Jalil(1965)は *Hermannia scabra* が20℃で飼育すると185日かかって卵から成虫となり、野外では9月に産卵個体が最も多く、秋に産まれた個体は翌年の9月に第三若虫となり、12月までに成虫となる年一世代の生活史を持つことを示した。さらにMitchell(1977a)によると、カナダのポプラ林土壌で優占する *Ceratozetes kananaskis* は、夏に産まれた卵がその年のうちに幼虫となり、一部は第一若虫となる。翌春第二若虫となった個体は晩夏に第三若虫となり、3年目の夏にようやく成虫が出現する。しかし、成虫はその年には繁殖に参加せず、翌夏に産卵するので卵から性成熟までまる3年かかるということになる。

これらの研究例はいずれも温帯落葉広葉樹林でのものであり、土壌の温度条件は本調査地の場合と大きく異ならないと考えられる。これらの結果は本調査地での結果と共通していて、野外では年間の世代数が少ないことを示している。その他にLuxton(1981b, d)の明らかにした *Damaeus clavipes*, *Belba corynopus*, *Achipteria coleoptrata*, *Ceratozetes gracilis*, *Hypochothonius rufulus* はいずれも6-8月にかけて産卵し、ほぼ1年かけて成虫となりその次の年に産卵する年1世代の生活史を持っており、*E. magnus* や *A. villosa* とよく似ていた。また、*O. nova* は年1世代、*Tectocephus velatus* は6月と11月に成虫個体数のピークを持つ年2世代であったとしている(Luxton 1981d)。このような世代数の少なさの理由として、*E. magnus*, *A. villosa* にみられたような発育速度の遅さと、繁殖期が春から夏にかけてなので、成虫となった時にはすでにその年の繁殖期を過ぎていて、翌年にようやく繁殖に参加するという種が多いことが考えられる。

4-4. 個体群の安定性

上下部両プロットでの優占種の個体数変動の程度を変動係数(C.V.)で示した(表-10)。対数変換を行って求めたC.V.値は上部プロットでは2.4-9.7%、下部プロットでは2.5-16.2%であった。群集全体では上部プロットで2.4%(1982年)、2.8%(1983年)、下部プロットでは同様に2.1%と1.8%となっており、それぞれの種個体群より安定していた。Usher(1979)はスコットマツ林での1年間の個体数変動データより群集全体のC.V.が2.5%、優占種5種のC.V.が6.1-11.2%という値を示している。群集全体のC.V.は本調査地の場合とほぼ同じであったが、優占種のC.V.は全般に本調査地の個体群の方が低い値を示していた。個体数の安定性には生活史の長さ、急激な個体数変動をひきおこすような厳しい環境条件の変化が生じないことが寄与していると考えられる。

表-10 斜面上下部両プロットの優占種の平均個体数密度と年度別の密度の変動係数

Table 10. The mean abundance (per m²) and coefficient of variation (C.V.) of total and some dominant oribatid mites.

Species	1982		1983	
	MEAN ± S.E.	C.V.*	MEAN ± S.E.	C.V.*
Ridge				
Adults	37320 ± 3400	2.4	43200 ± 4320	2.8
Juveniles	15200 ± 1480	2.9	14400 ± 1400	3.3
Brachchthoniidae spp.	1920 ± 196	4.2	4000 ± 772	6.7
<i>Epilohmannoides esulcatus</i>	5400 ± 604	4.3	6120 ± 592	3.6
<i>Tectocephus</i> spp.	2280 ± 356	5.5	2080 ± 292	4.5
<i>Oppiella nova</i>	6455 ± 755	3.9	6200 ± 952	5.1
<i>Oppia</i> sp-As3	1640 ± 364	8.5	1480 ± 400	9.7
<i>Quadroppia quadricarinata</i>	2040 ± 328	6.8	3360 ± 636	7.2
<i>Suctobelbella</i> spp.	6920 ± 688	3.5	8240 ± 672	2.4
Bottom				
Adults	17000 ± 1320	2.1	20480 ± 1156	1.8
Juveniles	8880 ± 840	3.1	10520 ± 1080	9.9
<i>Archoplophora villosa</i>	1200 ± 148	4.7	1200 ± 192	7.1
<i>Eohypochthonius magnus</i>	2000 ± 260	5.5	1840 ± 460	7.2
Brachychthoniidae spp.	1084 ± 108	4.0	1600 ± 192	11.4
<i>Oppia</i> sp-As3	840 ± 324	16.2	680 ± 124	7.0
<i>Quadroppia quadricarinata</i>	1320 ± 204	6.1	1960 ± 308	7.1
<i>Suctobelbella</i> spp.	2160 ± 140	2.5	2720 ± 272	10.8
<i>Ischeioribates lanceolatus</i>	1488 ± 116	3.0	1960 ± 196	4.1

* C.V. values have been calculated after transformation of the data by $\ln(x+1)$, and no back-transformation has been carried out.

優占種間の個体数変動の同調性についてKendallのconcordance係数(w) (Siegel 1956) を計算したところ、上部プロットで0.500 (1982年)、0.708 (1983年)、下部プロットで0.535 (1982年)、0.356 (1983年) であり、下部の1983年は5%レベルで、その他は1%レベルで有意であった。したがって、本調査地では上下部いずれのプロットでもともに優占種は有意に同調的な個体数変動を示していた。同調的な変動を示したにもかかわらず、個体群より群集全体のC.V.が低くなった理由としては、季節変化が同調的であったにもかかわらず、ピークとなる月が種間でずれていることと、構成種の個体数変動幅そのものが小さいことが考えられる。

このような個体数変動の同調性は蔵卵のパターンにみられたように、生活史が温度依存的で、春から夏にかけての高温期を発育に利用している種が多いためと言える。

4-5. その他の生活史特性

ササラダニの幼若虫は体表のクチクラが薄い種が多く、成虫と比べると捕食者に対する防御が発達していないと考えられる。捕食に対抗する手段として2通りのやり方がみられる。一つは*O. nova*

で示されたように比較的急速に生長して危険な若齢期を短縮することである。小形の種は発育速度がはやい傾向がみられたので、幼若虫の期間を短縮して捕食の危険を少なくしているといえる。

O.novaをはじめとして多くのササラダニは体に比して大形の卵を産む。一回の産卵数が少ないことは大形の卵を生産することを可能にしているし、大形の卵からふ化する方が小形の卵からふ化するよりも発育期間が短くなると考えられる。成虫が小形であることと大形の卵を産むことにより、発育期間を短くしているのかもしれない。

・他方、E.esulcatusのように腐植層中に穿孔することにより捕食者との接触を避けている種もあると考えられる。このような穿孔性は他にも、Steganacarus diaphanum (Hartenstein 1962g)、Steganacarus magnus (Webb 1977)、Adoristes ovatus (Goubirère et al. 1985)でも示されており、S.magnusはマツ球果の鱗片に、A.ovatusはモミの針葉中に穿孔している。これらの基質の内部に生活するというハビタット利用は捕食者を避けるためには有効であると考えられている (Anderson 1971)。また、E.esulcatusのように腐植層中に穿孔する種では、F・H層の分布が種の分布を決めており、このことが斜面での本種の分布に影響していたと言える。

第4章 ササラダニ群集の構造と動態

第2章で明らかにしたように、ササラダニ群集は多くの種から構成されていた。生物群集の群集構造は、群集を構成する種数とそれぞれの種の相対優占度 (Relative abundance) とによって表現される (木元 1976)。生活史のところでも述べたように、ササラダニ幼若虫の抽出効率 は成虫に比べ低く、また種の同定も困難であるので、群集構造の比較には成虫のみのデータを用いることにする。群集構造の比較に成虫のみを用いるのは、成虫がそれぞれの種の繁殖個体であるという点で妥当であると考えられる。群集生態学においては生活史のすべての面において、他種や環境との関係を明らかにする必要があるが、現時点でササラダニ群集において生活史のすべての面を評価することは困難である。ここでは、繁殖に参加する成虫からなる群集という観点で見ていきたい。本章では斜面上下部という環境の異なる2つのプロットでのササラダニ群集の数的構造を明らかにした上で、群集構造を種の分布、食性といった特性を評価することにより詳しく解析する。さらに、リターバッグを用いた野外実験によって、群集構造とリターの分解過程との関係を明らかにする。

1. 群集構造の比較

定期調査のデータからササラダニ群集の群集構造の季節変化を明らかにし、斜面上の位置による群集構造の違いを比較する。

1-1. 群集の多様性

群集の多様性は、種数や多様度の指数などによって表現される。図-34に各月の出現種数 S 、多様度 H' 、均衡度 J' を示した。2年間のサンプリングによって得られたササラダニの種数は斜面上部プロットで100種、下部プロットで101種であった。各月の出現種数は上部プロットでは50-67種、1982年の平均が55.8種、1983年が57.4種となっており、下部プロットでは44-60種が出現し、各月の平均出現種数は平均49.9種 (1982年) と51.0種 (1983年) となっていた。種数の季節変化は少なく、毎月のサンプルに出現する種数は安定していた。出現種数の平均値は上部プロットの方がやや高く、 t -検定によると1982年はプロット間で有意な差は認められなかった ($t=1.93$ $P>0.05$) が、1983年には上部プロットの方が有意に種数が多くなっていた ($t=2.97$ $p<0.05$)。

群集の多様度指数はShanon-Wienerの多様度 H' を用いた (木元 1976)。多様度 H' は、

$$H' = -\sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$$

で求められ、 P_i は種 i の相対密度、 S は群集の総種数である。

また、群集の均衡度 J' は、Pielouの J' (Pielou 1966, 木元 1976) とも呼ばれるもので、

$$J' = H' / \log_2 S$$

で求められる。

H' は群集が複雑であるほど大きくなり、J' は種間の個体数の分布が均一であるほど大きくなる。すべての種の個体数 (P_i) が等しいとき、すなわち $P = N/S$ のときに $J' = 1$ となり最大となる。多様度、均衡度ともに下部プロットの方が上部プロットに比べて高くなっていた。上部プロットでは8月に多様度、均衡度とも高い値を示していたが、それ以外には両プロットとも明瞭な季節変化は見られなかった。

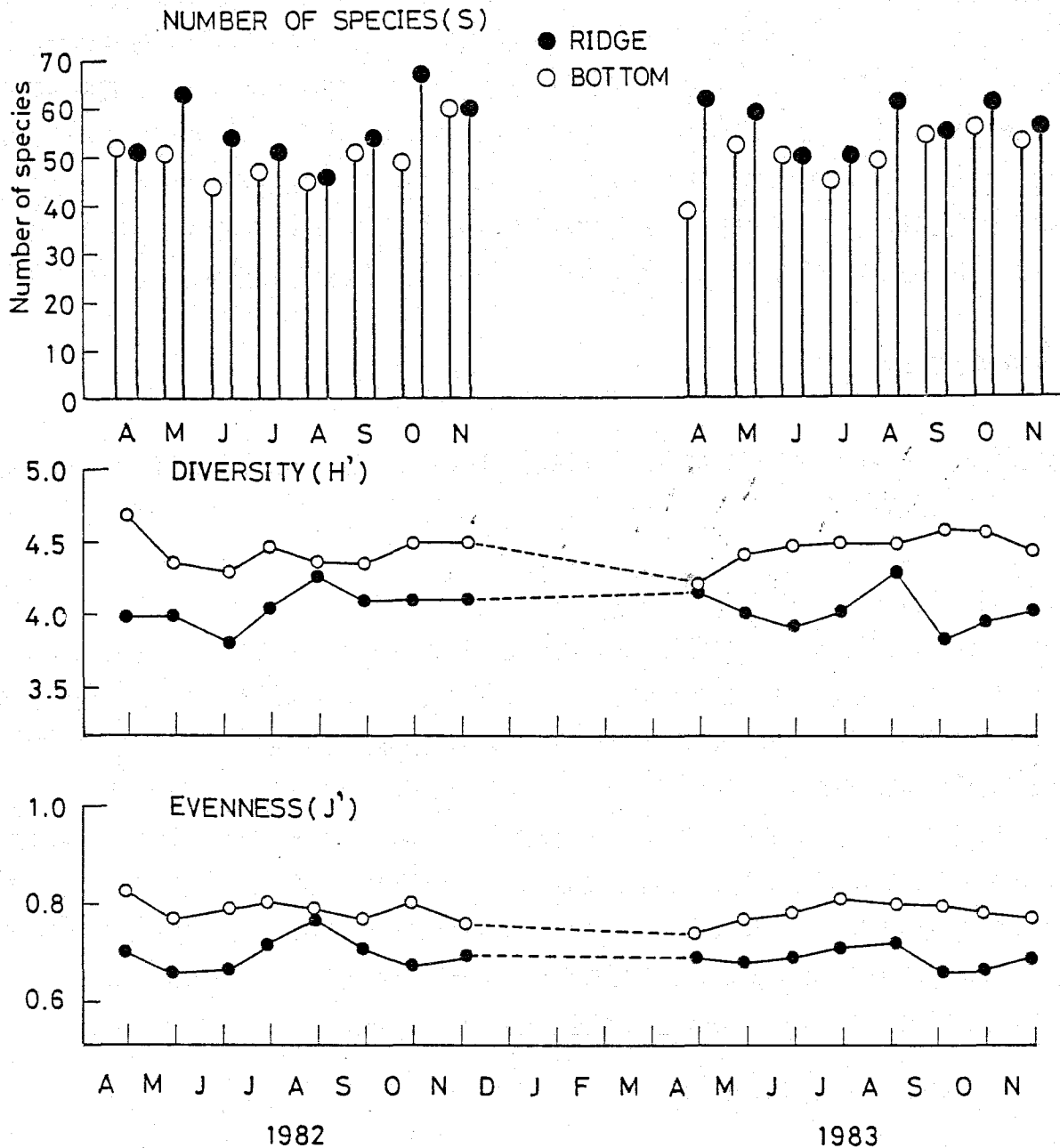


図-34 斜面上下部両プロットのササラダニ群集の種数、多様度H'、均衡度J'の季節変化

Fig.34. Seasonal changes in the number of species (S), diversity (H'), evenness (J') of oribatid mite communities in the ridge and the bottom plot.

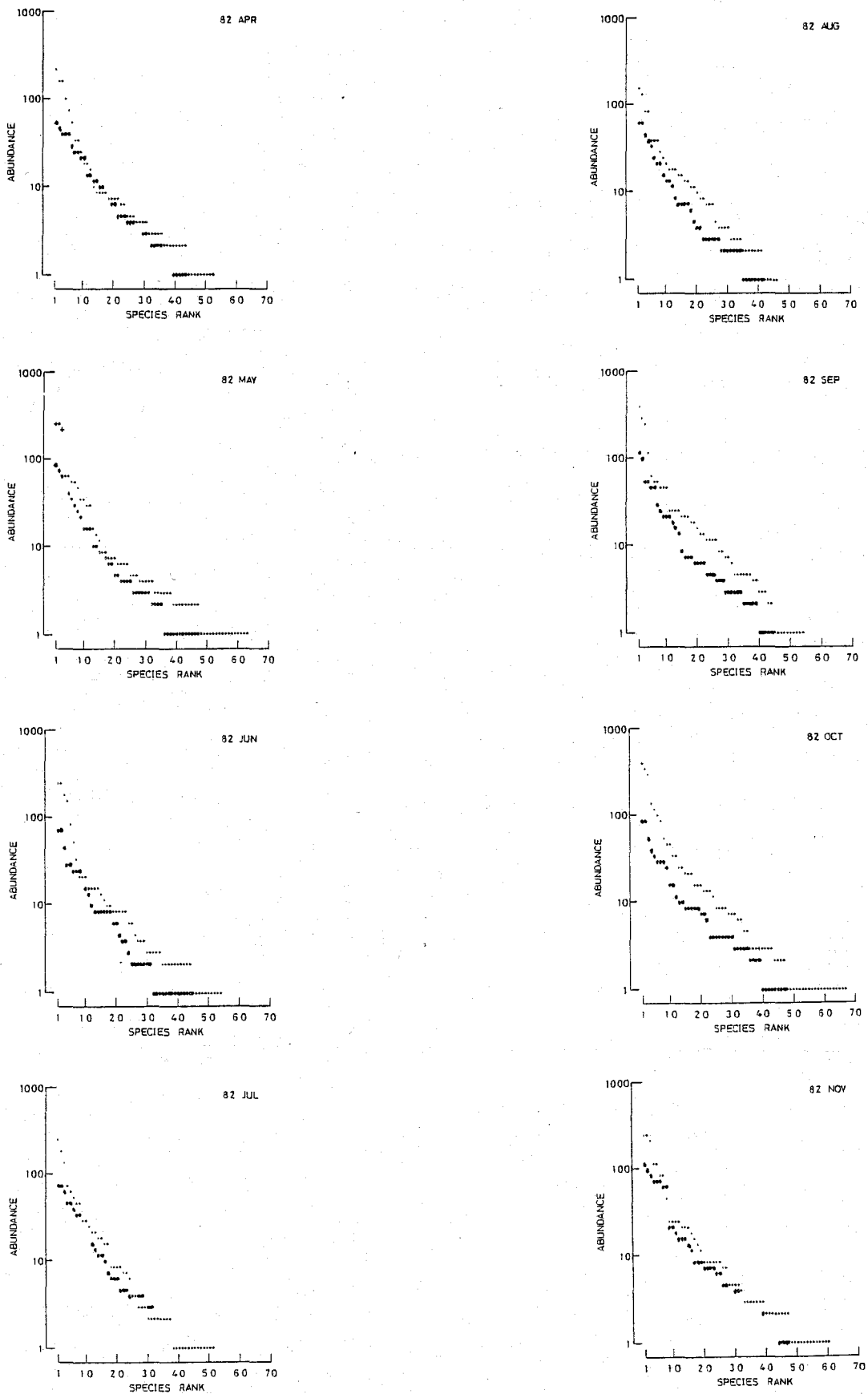


図-35 a 斜面上下部プロットのササラダニ群集の種-順位関係 (1982年)

Fig.35 a. Species-rank relationships of the oribatid mite communities in the ridge and the bottom plot in 1982.

+ : ridge plot

● : bottom plot

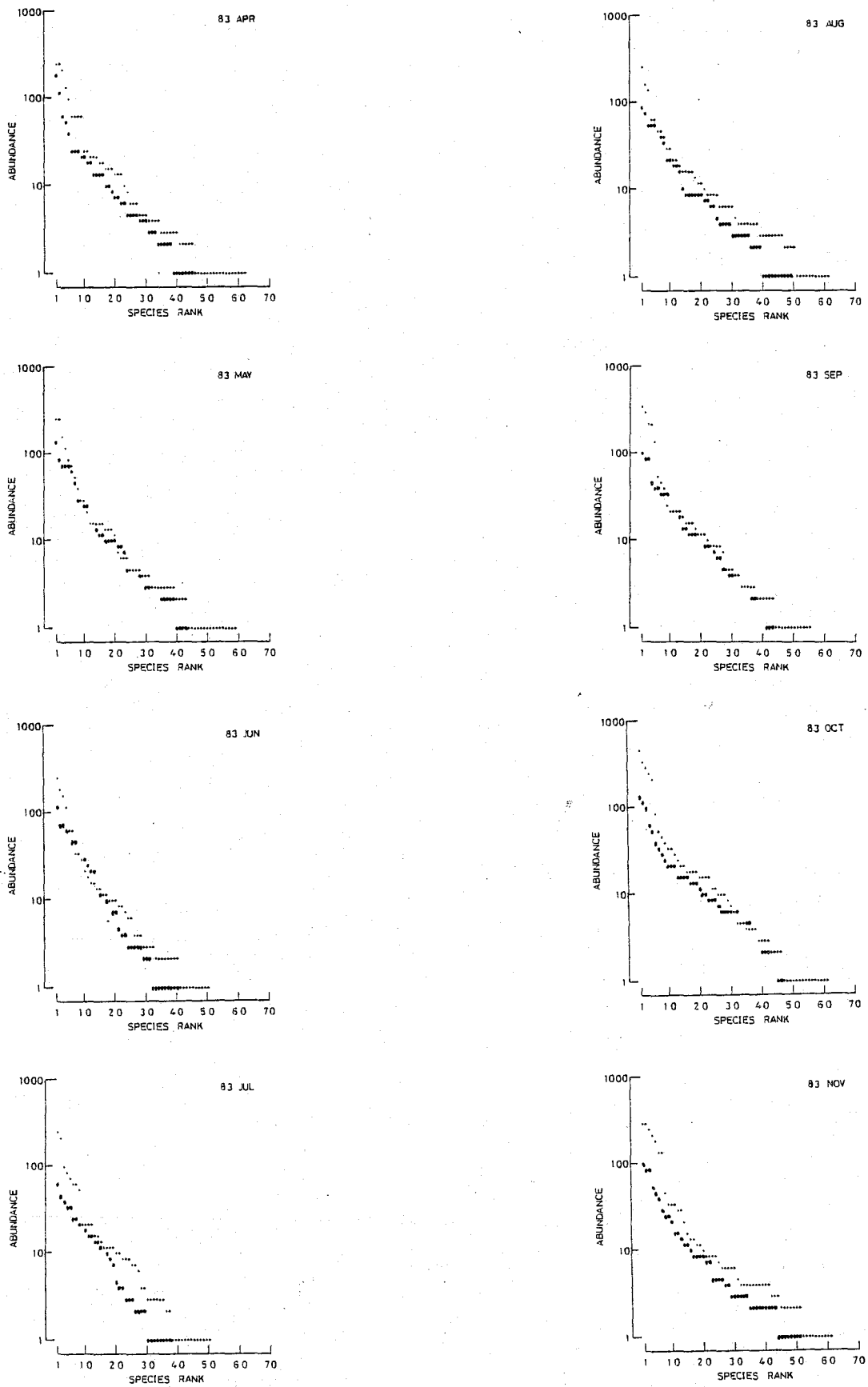


図-35b 斜面上下部プロットのササラダニ群集の種-順位関係(1983年)

Fig.35 b. Species-rank relationship of the oribatid mite communities in the ridge and the bottom plot in 1983.

群集構造の違いは種-順位関係によっても表現することができる。図-35 a, b に各月の種-順位関係を示す。これは、各月に採集された種を個体数の多い順に並べたものである。上部プロットは下部プロットに比べて、優占種の個体数が多く、グラフの左で点が上に上がっていた。毎月の出現種数は両プロットであまり差なかったが、上部プロットでは優占種の個体数が特に多く、一部の種に個体数が偏っていることが均衡度を下部プロットに比べて低くしていると言えよう。また、種数に大きな差がないため、均衡度の違いが多様度に影響して、上部プロットの多様度を低くしていると言える。

群集の構成種数はサンプルサイズに影響を受けるので他のデータと比較しにくい。ブナ林の例では、Luxton(1981a)は断面積10cm²のコアを28個、12か月採取して66種のササラダニを得ている。また、芝ら(1978)は1回に300cm²の土壌を一年に4回採取して79種得ている。さらに青木・原田(1981)は土壌と林床有機物を一定量集める拾い取り法(Gleaning)で一度に42-49種を得ている。これらの値は本調査地での結果と比べてやや低いと言えよう。

1-2. 群集構造の類似性

斜面上下部の2つのプロットの群集構造の間には上に述べたような違いがあるが、以下のような方法によっても群集構造を比較することができる。まず、構成種は両プロットを合わせて2年間で118種が出現し、うち83種が両プロットに共通していた。斜面上の分布のところで見たように、種によって分布は斜面上部、あるいは下部に限られていたり、両方に出現したりしていた。種の個体数で重みづけをして2つの群集の類似度を比較する指数として森下のC_λがある(Morisita 1959)。C_λは、

$$C_{\lambda} = \frac{2 \sum n_{1i} n_{2i}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 \cdot N_2}$$

ここで、

$$\lambda_1 = \frac{\sum n_{1i} (n_{1i} - 1)}{N_1 (N_1 - 1)} \quad \lambda_2 = \frac{\sum n_{2i} (n_{2i} - 1)}{N_2 (N_2 - 1)}$$

Sは総種数、N₁とN₂はそれぞれ1番目と2番目の群集から採集された総個体数、n_{1i}とn_{2i}は1番目と2番目の群集から採集されたi種の個体数である。C_λは両群集がまったく同じときには1となり、共通種が少なくなると小さくなる。両プロット間の類似度は0.43から0.68の値をとり、安定していた(表-11)。このことは、個体数で重みづけをしたプロット間の群集の類似度は季節に関係なく一定であったことを示している。

同じ指数を群集の季節変化の表現に使うことができる。表-12 a, bにそれぞれのプロット内での月間の類似度指数を示す。斜面上部プロットでは0.89から0.99の値をとり、下部プロットでは0.71から0.99の値をとっており、それぞれのプロットでの類似度はプロット間よりも高かった。したがって、2つの群集はその構成種と構成比に季節変化が少なく、それぞれ安定していると言える。

表-11 斜面上部プロットと下部プロットの群集間の類似度指数の季節変化

Table 11. Seasonal changes in the Morisita's index between the ridge and the bottom plot.

Year	Month							
	APR.	MAY	JUN.	JUL.	AUG.	SEP.	OCT.	NOV.
1982	0.566	0.516	0.495	0.517	0.523	0.542	0.526	0.506
1983	0.427	0.575	0.598	0.586	0.483	0.563	0.574	0.676

表-12a ササラダニ群集の各月のサンプル間の類似度 (斜面上部プロット)

Table 12 a. Simirality values between monthly samples in the ridge plot.

Month	1982										1983				
	APR.	MAY	JUN.	JUL.	AUG.	SEP.	OCT.	NOV.	APR.	MAY	JUN.	JUL.	AUG.	SEP.	OCT.
1982															
MAY	0.976														
JUN.	0.951	0.960													
JUL.	0.919	0.956	0.937												
AUG.	0.943	0.934	0.958	0.918											
SEP.	0.955	0.939	0.930	0.983	0.916										
OCT.	0.978	0.982	0.967	0.937	0.958	0.958									
NOV.	0.962	0.970	0.941	0.950	0.945	0.969	0.988								
1983															
APR.	0.973	0.965	0.941	0.952	0.932	0.972	0.960	0.972							
MAY	0.959	0.959	0.930	0.974	0.911	0.986	0.947	0.965	0.983						
JUN.	0.963	0.973	0.965	0.968	0.935	0.975	0.982	0.952	0.971	0.968					
JUL.	0.897	0.922	0.899	0.982	0.884	0.963	0.917	0.947	0.947	0.964	0.944				
AUG.	0.939	0.968	0.932	0.977	0.934	0.987	0.947	0.961	0.963	0.966	0.984	0.954			
SEP.	0.979	0.961	0.937	0.909	0.909	0.977	0.953	0.958	0.968	0.940	0.975	0.906	0.959		
OCT.	0.969	0.950	0.930	0.932	0.910	0.958	0.936	0.954	0.977	0.963	0.917	0.929	0.965	0.992	
NOV.	0.962	0.920	0.905	0.922	0.910	0.937	0.942	0.976	0.958	0.961	0.941	0.947	0.933	0.952	0.962

表-12b ササラダニ群集の各月のサンプル間の類似度 (斜面下部プロット)

Table 12 b. Simirality values between monthly samples in the bottom plot.

Month	1982										1983				
	APR.	MAY	JUN.	JUL.	AUG.	SEP.	OCT.	NOV.	APR.	MAY	JUN.	JUL.	AUG.	SEP.	OCT.
1982															
MAY	0.894														
JUN.	0.822	0.924													
JUL.	0.903	0.855	0.906												
AUG.	0.894	0.924	0.977	0.943											
SEP.	0.852	0.941	0.987	0.883	0.949										
OCT.	0.849	0.936	0.967	0.869	0.947	0.985									
NOV.	0.813	0.809	0.830	0.864	0.853	0.864	0.889								
1983															
APR.	0.713	0.814	0.924	0.769	0.920	0.949	0.924	0.783							
MAY	0.884	0.940	0.934	0.933	0.959	0.933	0.944	0.832	0.835						
JUN.	0.906	0.964	0.955	0.945	0.953	0.950	0.921	0.823	0.807	0.970					
JUL.	0.930	0.922	0.933	0.962	0.939	0.907	0.918	0.840	0.775	0.960	0.961				
AUG.	0.863	0.881	0.794	0.842	0.843	0.806	0.846	0.847	0.647	0.873	0.873	0.914			
SEP.	0.937	0.958	0.858	0.906	0.911	0.870	0.886	0.829	0.693	0.930	0.952	0.958	0.952		
OCT.	0.911	0.972	0.893	0.868	0.918	0.904	0.908	0.807	0.743	0.938	0.950	0.948	0.926	0.987	
NOV.	0.904	0.887	0.831	0.849	0.869	0.866	0.857	0.869	0.730	0.875	0.886	0.916	0.929	0.899	0.941

2. ササラダニの分布様式

2-1. 調査方法

定期調査では採取した土壌を地表から厚さ2cmごとにサンプルを分けていたので、物理的に2cmごとの垂直分布についての情報を得ることができる。しかし、土壌中のL層、F・H層やあるいはA層の厚さは変異が大きく一定しておらず、サンプルごとの土壌層位の厚さは当然異なっていると考えられる。そこで、土壌内のササラダニの垂直分布を土壌構造との関連で見るために、1985年10月23日にそれぞれの定期調査プロットで土壌を層位別に採取した。採取にあたっては土壌サンブラーを用いて深さ8cmまでの土壌を15点ずつ採取した。現地で斜面上部プロットの土壌についてはL層と、F・H層を2つに区分してその上層をF-1層、下層をF-2層とし、さらにA層の合計4つに分けた。下部プロットの土壌についてはL層と、A層を2つに区分して上層をA-1層、下層をA-2層として合計3つに分けた。F・H層とA層に関してはそれぞれを細分するのに明瞭な基準を設けることができなかつたので、サンプルをそれぞれ2等分した。それぞれのサンプルで層位の厚さは異なっていた。それぞれのサンプルは層位別に抽出装置にかけ、得られたササラダニの種ごとの個体数を記録し、成虫についてはマイクロメーターで体長を測定した。さらに定期調査のデータを2cmごとの層別に取り扱うことにより、垂直分布の季節変化について検討した。また、定期調査のそれぞれのサンプルをもとにして調査はプロット内の水平分布を表すものとして解析した。

2-2. 垂直分布

斜面上下部の両プロットでの土壌の層位別のササラダニの個体数と種数を表-13に示す。両プロットにおいて個体数、種数ともにL層直下の層で最も多く、特に種数は斜面上部プロットのF-1層で

表-13 土壌層別のササラダニの個体数と種数の垂直分布

Table 13. Vertical distribution of oribatid mites.

Site	Layer	Abundance	Number of species
Ridge	L	50	25
	F-1	850	45
	F-2	683	36
	A	167	23
	Total	1750	61
Bottom	L	107	33
	A-1	446	50
	A-2	168	27
	Total	721	56

全体の74%、下部プロットのA-1層で89%が出現した。上部プロットのF-1層とF-2層ではリターの分解の進行段階が違ふと考えられ、このような落葉の分解段階の違いが生息場所や食物の違いとして2つの層での個体数や種数の違いをもたらしていると考えられる。また、下部プロットでもA-1とA-2層とでは個体数、種数に著しい違いがあった。これは深さにともなう有機物の混入割合や孔隙率などの違いによるものと考えられる。ササラダニは土壌の表層に集中して生息しているといえるので、F・H層の分布や、表層土の性質がササラダニの分布に大きく影響していることがわかる。また、これは腐植層のような基質に穿孔するタイプの種にも基質の分布や量といったかたちで影響するであろう。

優占種の垂直分布についてみると(図-36)、斜面上部プロットでは*O.nova*はF-1層に集中しており、*E.esulcatus*、*Suctobelbella* spp.はF-1層よりもF-2層に集中していた。*Tectocepheus* spp.はF-1層に多く、L層にも他の優占種に比べて多くの個体が出現した。*Brachychthoniidae* spp.と*Q.quadricarinata*はF-1、F-2層にほとんどの個体が出現していた。*Oppia* sp-As3はF-2層で最も多く、またA層にも多く出現していた。優占種の他に特徴的な分布を示す種についてみると、*Nanhermannia nana*はF-1層にほとんどの個体が集中していて、L、A層では出現しなかった。一方、深い層で個体数が増える種もあり、*Cultoribula lata*はF-2層に多く、*Dometrina* sp.は上層のL、F-1層にはまったく出現せず、F-2、A層に出現し、最下層のA層で最も多くなっていた。

斜面下部プロットでも同様に種ごとの分布深度の違いが見られた。*A.villosa*はA-1層で最も多かったが、A-2層にも全体の分布に比べると多くの個体がみられた。*I.lanceolatus*と*Suctobelbella*

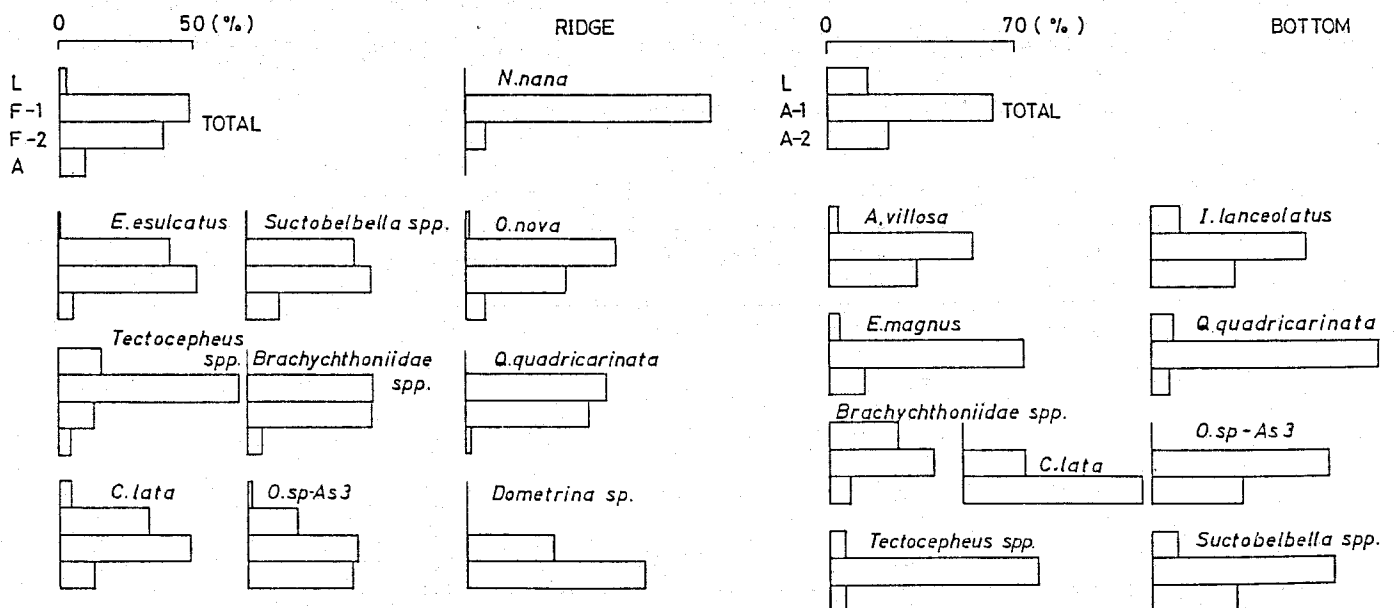


図-36 ササラダニ優占種の土壌層位に対応した垂直分布

Fig.36. Vertical distribution of some dominant species of oribatid mites in the ridge and the bottom plot.

spp.は群集全体の分布によく似た分布を示した。*E. magnus*と*Q. quadricarinata*はA-1層への集中度が高かった。*Brachychthoniidae* spp.は全層に出現していたが、優占種のなかでは最もL層に分布が偏っていた。*Oppia* sp-As3はL層にはほとんど見られなかった。*C. lata*は斜面上部と同様、分布が深く、A-2層で最も多くなっており、*Tectocephus* spp.はA-1層に集中していた。

斜面上下部の両プロットで共通して出現する種のうち、*Suctobelbella* spp., *Tectocephus* spp *Oppia* sp-As3, *C. lata*はそれぞれ両プロットでよく似た垂直分布を示していた。

2-3. 層位による体長の頻度分布の変化

体長の頻度分布を図-37に示す。体長は0.13mmから1.28mmまでの範囲であった。斜面上部プロットでは0.25-0.30mmの個体が最も多く、この階級をピークとしてそれより大きな個体も小さな個体も少なくなっていた。下部プロットでは、0.35-0.40mmの個体がもっとも多く、さらに0.15-0.20mmもしくは0.20-0.25mmの個体も多く、2山型の分布を示した。

上部プロットでの各層の体長の平均値はL層で最も大きく、土壌の下の層位ほど小さくなり、A層で最も小さかった。これはL層では小形の種の個体数が少ないのに対し、F-1, F-2層では0.60mm以下の小形の種の個体数が多くなり、さらにA層では0.60mm以上の個体がほとんど出現しなかったためである。下部プロットでも同様にL層で平均体長が最も大きく、A-2層で最も小さくなっていた。これも上部プロットと同様に下層になるにつれて大形の個体が出現しなくなることが、平均体長を小さくしていたと考えられる。

ササラダニが土壌中の孔隙を生息場所として利用しているとすると、それぞれの種の体長、あるいは体幅は利用可能な孔隙の大きさによって制限される要因となると考えられる (Holt 1981)。すなわち、大きな孔隙は小形の種から大形の種まで各種の大きさの個体によって利用することが可能であるが、小さな孔隙になると大形の種が利用できず、小形種のみが利用できる。このような空間利用の制約は土壌中の生息場所の多様さをもたらし、同じ餌資源を利用する多種の共存を土壌中のミクロハビタットを分けることにより可能にすると考えられる。斜面上下部の両プロットでともに深い層ほど大形種は減少していたが、さらに下部プロットでは0.25-0.35mmの大きさの個体数がそれよりも小さい個体や大きい個体よりも少なくなっており、この点で上部プロットの体長分布と異なっていた。このことは、生息場所を規定する土壌構造が両プロットで異なることを示唆している。

一方、ササラダニのなかにはすでに述べてきたように*E. esulcatusa*やPhthiracaridaeの仲間のようには有機物に穿孔して生息している種もみられる (Hartenstein 1962f, Webb 1977, Goubier et al. 1985)。また、多くの種の幼若虫は抽出効率が悪いことから、幼若虫の時期に穿孔性であるものが多いと考えられるが、このような利用方法は孔隙利用とは別の形で共存種の種数を増大させることができると考えられ、これらの種にとっては穿孔することのできる基質の存在様式が分布に影響すると考えられる。

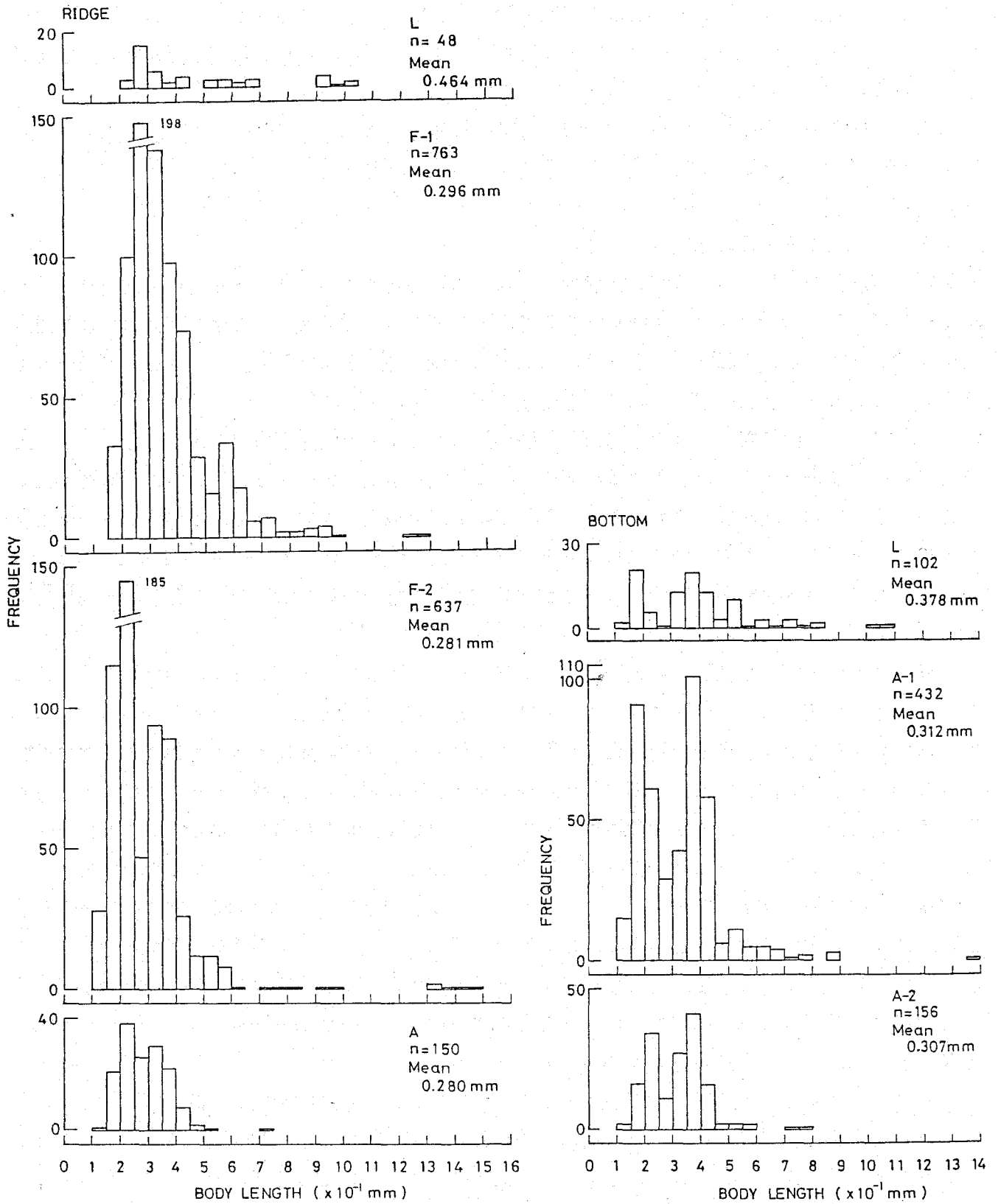


図-37 土壤層位ごとのササラダニ成虫の体長頻度分布

Fig.37. Body length distribution of adult oribatid mites from different soil profiles in the ridge and the bottom plot.

2-4. 平均生息深度

定期調査によって得られたデータを用いて優占種の平均生息深度 (Mean depth) を求めた。平均生息深度は、

$$MD = \frac{n_1 + n_2 \times 3 + n_3 \times 5 + n_4 \times 7}{4} \quad \text{--- (1)}$$

ここで、 n_1 は0-2cm層の個体数、 n_2 は2-4cm層の個体数、 n_3 は4-6cm層の個体数、 n_4 は6-8cm層の個体数である (Usher 1970)。

図-38に斜面上下部の両プロットの優占種の平均生息深度の季節変化を示す。上部プロットでは1983年8月のサンプルで *Tectocephus* spp., *E. esulcatus*, *Q. quadricarinata*などの深度が深かったが、1983年9月から11月にかけてすべての種で徐々に深度が増していたのを除いて、その他の月では明瞭な季節変化は認められなかった。一方、下部プロットでは月間の変動が上部プロットに比べてやや大きかったが、9月から11月にかけてどの種でも生息深度が増す傾向が見られた。

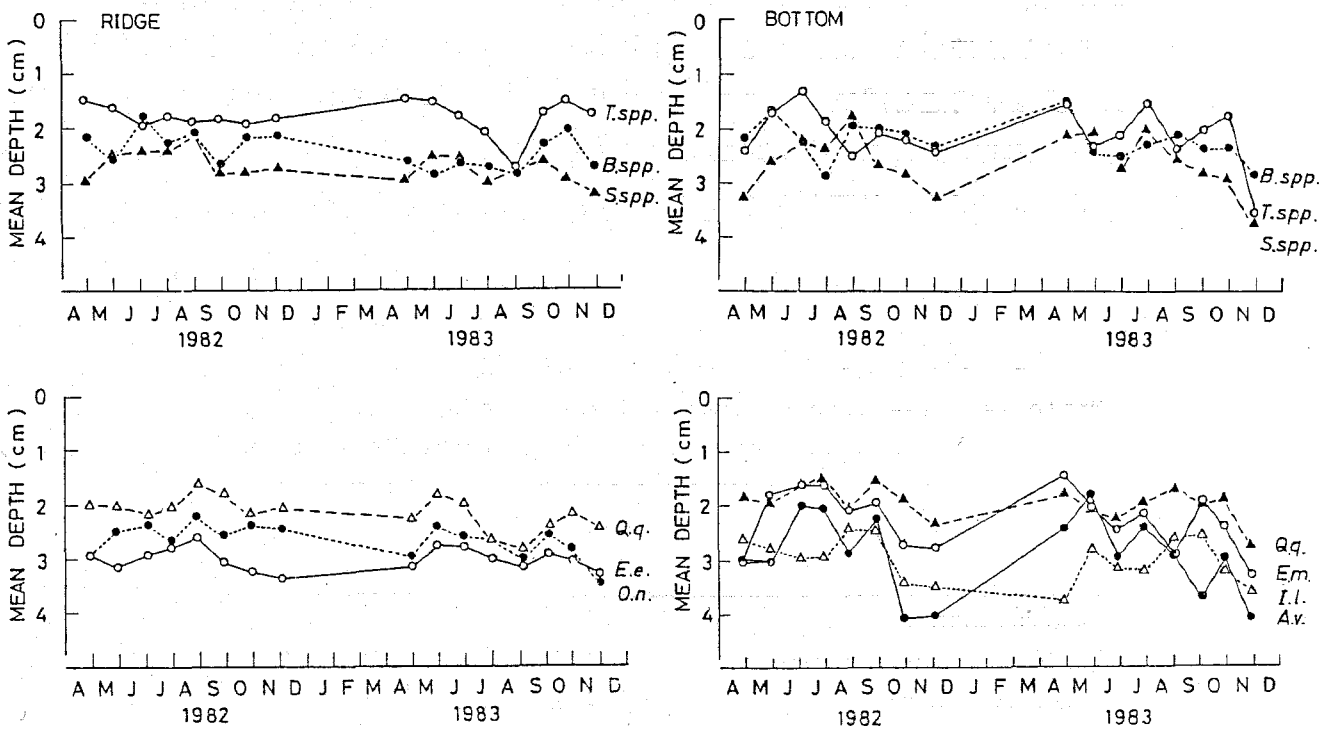


図-38 平均生息深度の季節変化

Fig.38. Seasonal changes in the mean depth values of some dominant species in the ridge and the bottom plot.

T.spp.: *Tectocephus* spp., *B.spp.*: *Brachychthoniidae* spp., *S.spp.*: *Suctobelbella* spp.
Q.q.: *Quadropia quadricarinata*, *E.e.*: *Epilohmannoides esulcatus*, *O.n.*: *Oppiella nova*
E.m.: *Eohypochthonius magnus*, *I.l.*: *Ischeloribates lanceolatus*, *A.v.*: *Archopliphora villosa*.

2-5. 水平分布

土壌動物では多くの種が集中分布をすることが知られている (Berthet & Gerad 1965, Fujikawa 1975, Usher 1975a, 1976)。ササラダニの水平分布を解析するために、定期調査のサンプルを用いて平均こみあい度 (Lloyd 1967) を月ごとに求め、平均こみあい度回帰 (Iwao 1968) を行った。

平均こみあい度は、

$$\bar{x}^* = \frac{\sum x_i (x_i - 1)}{\sum x_i} \quad \text{--- (2)}$$

ここで、 i はサンプル数、 x_i はサンプル i 中の個体数である。

平均こみあい度は平均値 \bar{x} との間に直線関係があり、直線回帰を用いて種の分布様式を知ることができる (Iwao 1968)。

$$\bar{x}^* = \alpha + \beta \bar{x} \quad \text{--- (3)}$$

式 (3) の関係を優占種について求めた (図-39 a, b)。多くの種では切片 α は 0 に近く、また傾き β は 1 より大きな値を示していたので、それぞれの種は個体単位の集中分布をしていると言える。しかし、斜面上部プロットでの *Tectocepheus* spp. と下部プロットでの *Oppia* sp-As3 のように α が大きな負の値を示した種もあった。(2) 式は平均値の小さい時の値のばらつきに影響されやすく、平均こみあい度は平均値と同様ばらつきを持つ値なので、原点を通る直線回帰を行った (スネデカー・コクラン 1967)。このときの直線の傾きを β として同じように表-14 に示した。集中度は斜面上部の *Oppia* sp-As3 や、斜面上部の *Tectocepheus* spp.、斜面下部の *E. magnus* で大きくなっていた。

表-14 ササラダニ優占種の密度-集合度指数

Table 14. The density-contagiousness index of the mean crowding regression of some dominant species.

Species	Beta value	
	Ridge	Bottom
<i>Brachychthoniidae</i> spp.	1.61	1.21
<i>Epilohmannoides esulcatus</i>	1.88	-
<i>Tectocepheus</i> spp.	2.22	-
<i>Oppiella nova</i>	1.78	-
<i>Oppia</i> sp-As3	2.19	3.41
<i>Quadroppia quadricarinata</i>	1.90	1.58
<i>Suctobelbella</i> spp.	1.37	1.37
<i>Archoplophora villosa</i>	-	1.87
<i>Eohypochthonius magnus</i>	-	2.67
<i>Ischeloribates lanceolatus</i>	-	1.84

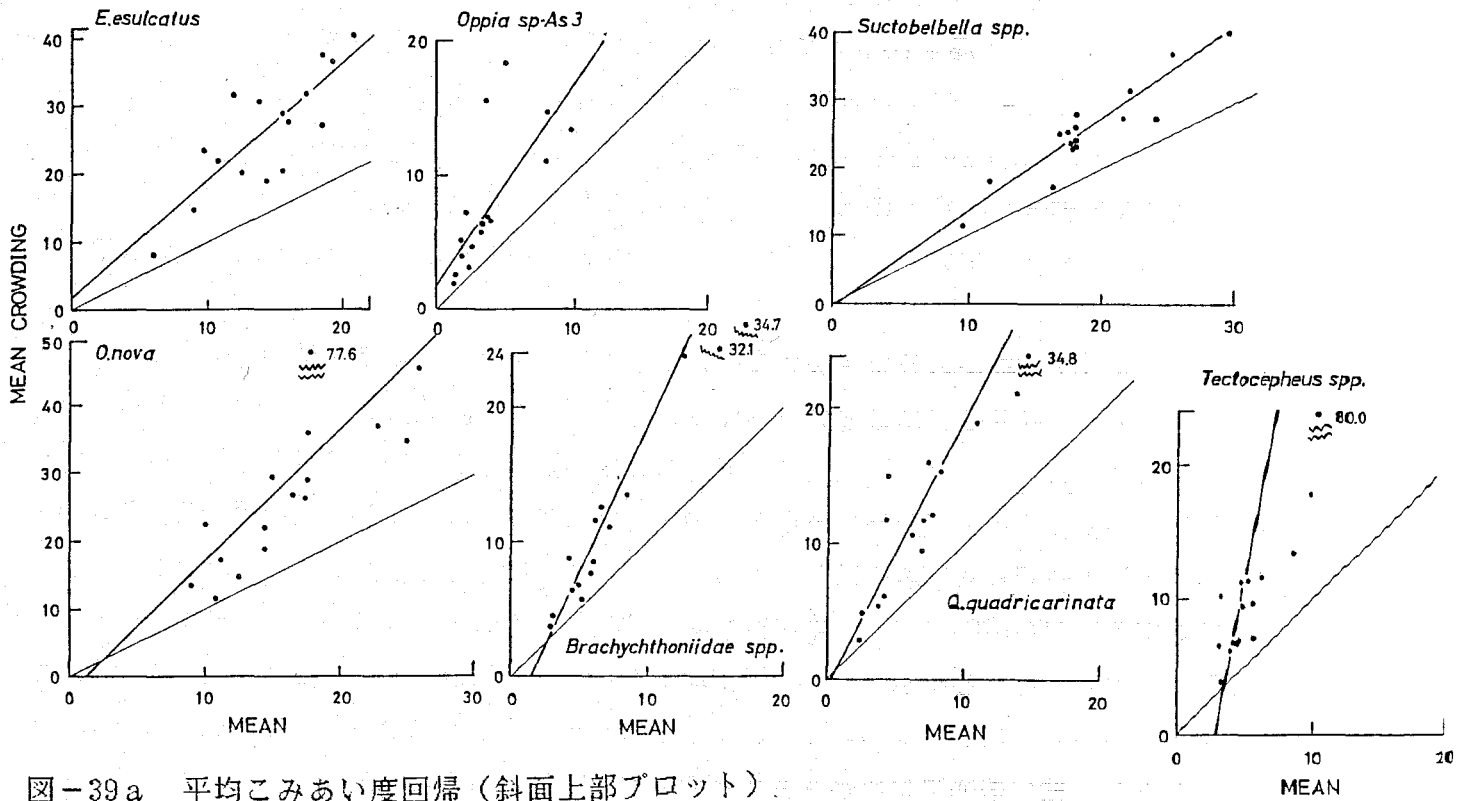


図-39a 平均こみあい度回帰 (斜面上部プロット)

Fig.39 a. Regression of the mean crowding for some dominant species of oribatid mites in the ridge plot.

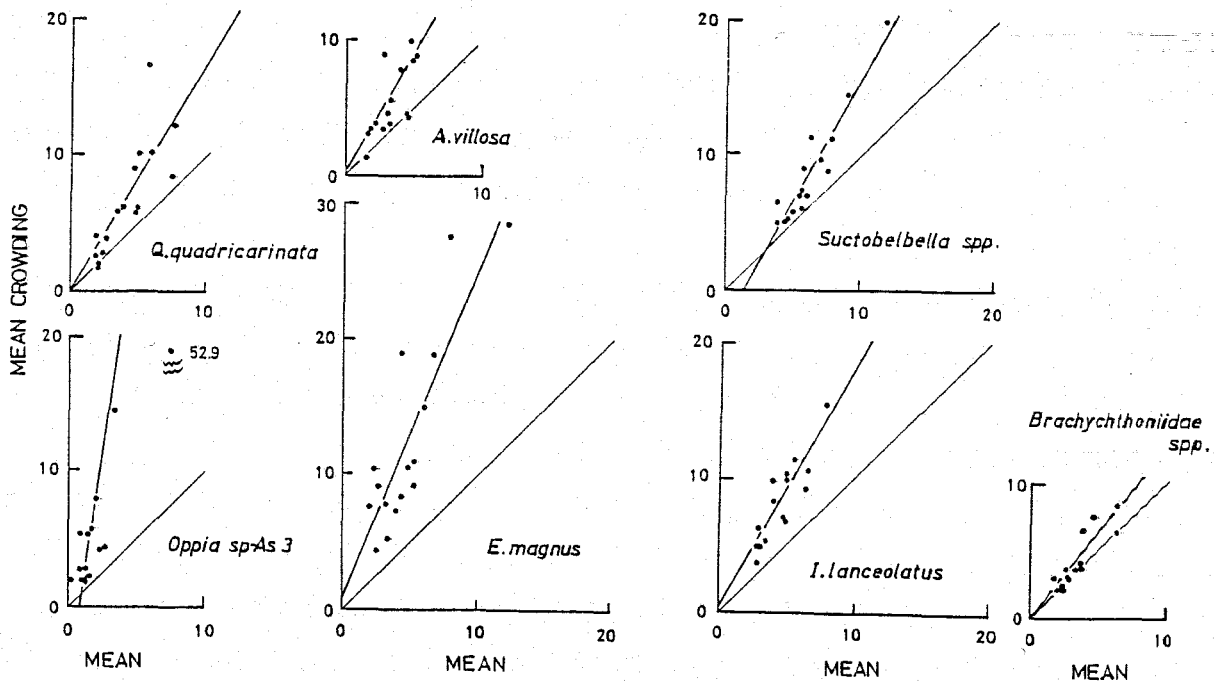


図-39b 平均こみあい度回帰 (斜面下部プロット)

Fig.39 b. Regression of the mean crowding for some dominant species of oribatid mites in the bottom plot.

2-6. ササラダニの土壌中での分布

本調査ではA層を含めて深さ8cmまでの土壌をサンプリングした。最下層の6-8cm層には、斜面上下部面プロットでともに成虫全体の2-9%の個体が出現していた。Usher(1975b)はスコットランドのマツ林で3cmまでに95%の個体が出現していたとしており、Luxton(1981c)はデンマークのブナ林で15cmの深さまで調査し、6-15cmに生息するササラダニは3-4%にすぎないとしている。したがって、本調査でも土壌中のササラダニ群集のほとんどの個体をとらえることができたと考えられる。

土壌中でのササラダニ群集の分布を決めるものとしては、水分、温度等の環境条件や食物の分布といった外的要因と、ササラダニの種のもつ体長、体形、食性、生活史などの特性や、さらに他種の影響などが考えられる。これらは相互に関連しあって実際の分布を決めていると言える。

環境条件は季節変化するので分布の季節変化の要因となる。Usher(1975b)は冬期の低温と乾燥がササラダニを土壌の表層から下層へ移動させるとした。季節的な移動は種によって異なることが示されている。Mitchell(1978)はF・H層に生息する種はL層性の種よりも移動が大きく、冬期に土壌のより下層へ移動することを示した。本調査地でも10-11月にかけてそれぞれの種で平均生息深度が深くなるのがみられたが、この時期は特に土壌の乾燥がみられなかったので、低温の影響が考えられる。しかし、他の季節には比較的变化が少なく安定していたことから、他の研究例に比べて特に移動を引き起こすような環境条件の変化はなかったものと考えられる。

斜面上部プロットではF・H層の厚さをコアごとに記録したので、F・H層厚と各優占種の個体数との関係について、Spearmanの順位相関係数を求めた(表-15)。各月の相関係数はばらつきが大きかったが、分布深度が深かったE. esulcatus, O. nova, Suctobelbella spp.といった種は正の相関を示すことが多く、分布深度が浅かったTectocepheus spp.は負の相関を示すことが多かった。Mitchell(1978)はF・H層性種は有機物層厚と有意な正の相関を示すのに対して、L層性種は負もしくは、無相関であったとしており、分布深度の深いF・H層性種にとってはF・H層厚が厚いほどハビタット量が増えるが、分布深度の浅いL層性種ではF・H層ではなくL層の量を評価する必要がある。

斜面上部プロットの群集全体の個体数と種数について、同様にF・H層厚との順位相関係数を求めた(表-16)。個体数は有意な相関が認められた月が多かったが、種数の場合は殆ど有意な相関関係は認められなかった。上部プロットではF・H層厚の増大が生息場所の量の増大をもたらしており、質的な変化をもたらしていないと考えることができる。

土壌中では孔隙を様々な種が利用していると考えられる。孔隙利用には体形や体長が制限要因となる。本調査地では、下層ほど大形種がみられなくなっており、Pande & Belthet(1975)は土壌切片での観察から、大形種は上層に限られるが小形種は下層とともに上層にもみられるとした。図-40にササラダニの体長と生息深度の関係を平均体長と平均生息深度の2年間の平均値との関係で示した。体長と深度の間には明瞭な関係は認められなかったが、体長の似た種間では深度が異なる傾向がみられた。体長の似た種間では、利用できる土壌中の孔隙の大きさは似ているであろう。したが

表-15 斜面上部プロットでのF・H層厚と優占種の個体数の順位相関係数

Table 15. Spearman rank correlation between the thickness of F-H layers and abundance of oribatid mites in the ridge plot.

Species	Month 1982								1983							
	APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT	NOV	APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT	NOV
Brachychthoniidae	.120	.227	.528*	-.257	-.242	.115	.227	.231	.214	-.042	.080	.005	.231	.312	-.205	.025
SPP. <i>E. esulcatus</i>	.751**	.684**	.860**	.548*	-.393	.667**	.706**	.679**	.364	.732**	.800**	.488	.592*	.901**	.750**	.805**
<i>Tectocephus</i> spp.	-.545	.119	-.099	-.124	-.112	-.625*	-.037	-.348	-.159	.099	.392	-.088	-.268	-.278	-.586*	.222
<i>O. nova</i>	.423	.494	.344	.173	.707*	-.201	.194	-.314	.167	.054	-.081	-.013	.278	-.203	.594*	.137
<i>Oppia</i> sp-As3	.281	.433	-.080	-.026	-.242	.118	-.114	-.244	.422	-.328	.114	.094	.327	.223	.568*	.436
<i>Q. quadricarinata</i>	-.088	-.038	-.064	.335	.289	-.152	.469	-.273	.250	-.275	-.058	.359	-.037	.560	-.306	.241
<i>Suctobelbella</i> spp.	.611*	.301	.770**	.678**	.413	.707**	.846**	.446	.609*	.297	.739**	.523*	.118	.786**	.646**	.676**

* significant at 5% level

** significant at 1% level

表-16 斜面上部プロットでのF・H層厚と群集全体の個体数、種数との関係

Table 16. Spearman rank correlation between the thickness of F-H layers and abundance and number of species of oribatid mites in the ridge plot.

Year		Month							
		APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT	NOV
1982	Abundance	0.580*	0.568*	0.770**	0.635*	0.317	0.490	0.564*	0.333
	Species	0.368	0.114	0.701**	0.098	0.432	0.516*	0.479	0.401
1983	Abundance	0.708*	0.372	0.510	0.636*	0.341	0.630*	0.754**	0.623*
	Species	0.202	0.369	0.229	0.451	0.043	-0.228	0.380	0.793**

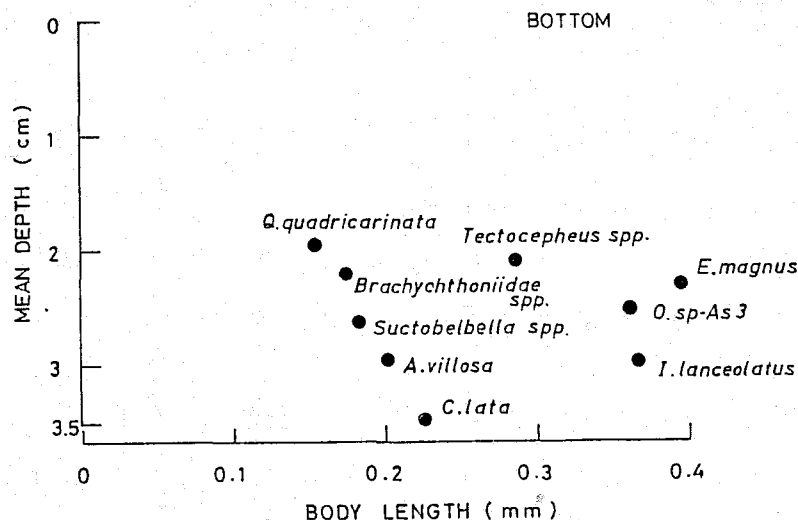
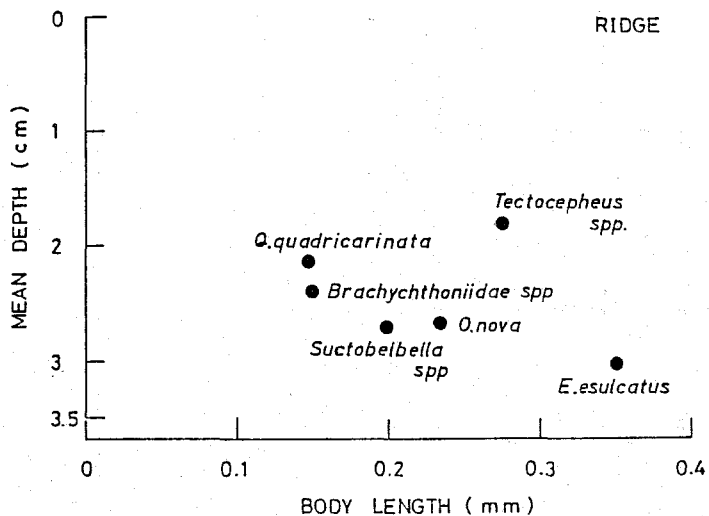


図-40 ササラダニ優占種の体長と平均生息深度との関係

Fig.40. Relationship between body length and the mean depth value of some dominant species.

って、利用する層位を体長の似た種間で分けることは、多種の共存にとっては有効であると言える。Anderson(1978b)は実験的に他種を除去した土壤にマイクロハビタットが似ていると考えられる2種のササラダニを入れて分布を調べた。2種間には分布を避ける傾向がみられ、マイクロハビタットの利用が同じである種間ではすみわけが行われていることを明らかにした。

垂直方向では下層ほど大形種の分布が制限されるので、種数の減少がみられた。一方、下層まで分布している種の平均体長は層位が下がるほど減少したが、それでも体長にはかなりの幅がみられた。図-36に示したように優占種間の垂直分布のオーバーラップは大きく、同じ層位に多数の種が生息していた。したがって、同じ層位に生息する種間では体長の違いが利用する孔隙の違いとなっていることが考えられる。このことが図-40に示した結果をもたらしていた。生息深度の季節変化は種間の違いが少なく、種間関係には変化がなかったものと考えられる。

これらのことから、ササラダニ群集における多種の共存機構として、土壤中の孔隙利用の分割という空間利用の方法があると考えられる。

3. ササラダニの食性

ササラダニの食性はおおまかには腐植食性とされているが、腐植にはさまざまなものが含まれており、分解者としての評価のためには詳細な食性の解析が必要である。また、ササラダニは形態が多様であり、口器の形状も種によって異なる。そこで、群集構成種の胃内容物と口器の形状との関係を検討することによりササラダニの食性を明らかにする。

3-1. 調査方法

斜面上下部の各プロット内で1984年11月22日と1985年9月27日に採集したササラダニを乳酸につけて処理した後、一頭ずつスライドグラスにのせ、カバーグラスをかぶせてその上から力を加えてつぶし、前胃に入っていた胃内容物を400倍の顕微鏡下で観察した。胃内容物は高等植物の遺体、カビ孢子、カビ菌糸、その他に分け、構成割合を顕微鏡視野での面積割合を用いて十分の一単位で記録した。ササラダニの体長をササラダニをつぶす前に測り、つぶした後に口器内の鉗角 (Chelicera) の大きさを側面からそれぞれマイクロメーターを用いて測定した。鉗角の測定方法を図-41に示した。鉗角は一对で背面側が可動部 (digitus mobilis) となっており、この部分を動かして食物をはさんだり、ひきちぎったりして食べているものと考えられる。

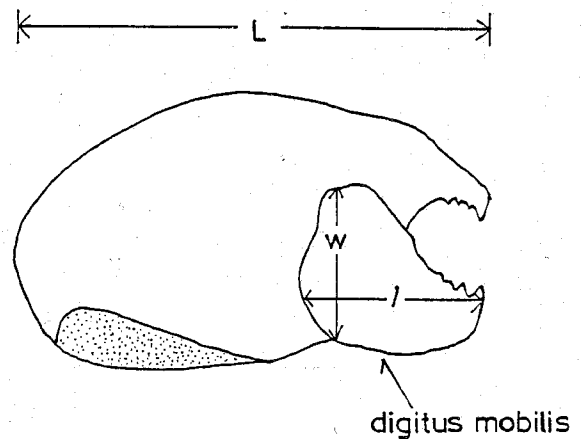


図-41 ササラダニの鉗角の形状の測定方法

Fig.41. Measurement of cheliceral shape.

3-2. 食性と鉗角の形状との関係

斜面上下部の両プロットをあわせて224個体について検鏡し、上部プロットでは23種、下部プロットで31種、計47種について鉗角の測定と胃内容物の検討を行うことができた。食性のタイプとしては、植物遺体のみを食べているもの、植物遺体とともに孢子、菌糸を食べているもの、孢子や菌糸のみを食べているものなどがみられた。また、内容物が不定形の植物遺体や菌糸体が起源とみられる細片のみを含んでいる種もあった。さらに、多数の個体を検鏡しても内容物がまったく検出されない種もあった。

これらの結果よりササラダニの食性を次の四つのタイプに分けた。

- 1) Macrophytophages : 高等植物の遺体のみを食べている種
- 2) Microphytophages : カビなどの微生物食である種
- 3) Panphytophages : 植物遺体と微生物の両方を食べる種

表-17 斜面上下部両プロットの群集構成種の体長、鋏角の形状と胃内容分析

Table 17. Chelicera size and gut contents of oribatid mites in the ridge and the bottom plot.

Species	Size (μm)				Gut contents					Feeding type	*	
	Body length	L.	l.	w.	ll.p.m.	Hyphae	Spores	Part.	Unident.			
<i>Palaeacarus hystricinus japonicus</i> Aoki	B	425	113	38	15		20		80		frag.	1/2
	R	470	60	23	10		100				micro.	3/3
<i>Archoplophora villosa</i> Aoki	B	230	80	25	11		30		70		frag.	2/3
<i>Atropacarus striculus</i> (Koch)	B	393	161	55	36	100	+				macro.	3/4
	R	600	164	62	45	100	+				macro.	5/5
<i>Phthiracarus sp-A</i>	R	310	150	50	40	100	+				macro.	1/1
<i>Euphthiracarus foveolatus</i> Aoki	B	810	270	108	60	80	20				pan.	2/2
<i>Metaphthiracarus bacillatus</i> Aoki	B	930	225	85	55	100					macro.	1/1
<i>Microtritia minima</i> (Berlese)	R	290	126	46	29	100					macro.	1/4
<i>Rhysotrititia arudua</i> (Koch)	B	430	158	58	43	100					macro.	4/6
	R	435	157	59	41	76	24				pan.	4/5
<i>Eohypochthonius magnus</i> Aoki	B	410	83	25	9		35		65		frag.	2/4
<i>Epilohmannoides esulcatus</i> Ohkubo	R	417	122	42	31	100					macro.	5/5
<i>Nothrus biciliatus</i> Koch	B	810	163	60	38	100					macro.	2/3
<i>Nothrus silvestris</i> Nicolet	R	-	160	60	40	100	+				macro.	1/1
<i>Heminothrus minor</i> Aoki	R	585	118	35	23		55		45		frag.	2/2
<i>Malaconothrus japonicus</i> Aoki	B	500	80	30	25	100					macro.	1/1
<i>Malaconothrus pygmaeus</i> Aoki	B	430	79	30	20	100					macro.	1/5
	R	380	80	35	20						-	0/1
<i>Cyrthermannia parallela</i> Aoki	B	533	113	37	25	100					macro.	1/3
<i>Hermannella punctulata</i> Berlese	B	600	200	60	40						-	1/1
	R	510	150	43	33	100					macro.	2/3
<i>Damaeidae sp-As6</i>	B	428	89	26	15		30	20		50	micro.	1/4
	R	-	79	21	13		100				micro.	1/4
<i>Damaeidae sp-As7</i>	B	565	147	49	26		72	22	2	4	micro.	5/6
<i>Damaeidae sp-As8</i>	B	677	143	43	15		10	90			micro.	1/6
	R	750	165	45	25		100				micro.	1/1
<i>Eremobelba japonicus</i> Aoki	B	742	148	38	19		60	15	13	12	micro.	4/6
<i>Heterobelba stellifera</i> Okayama	B	418	91	25	14						-	0/4
	R	430	88	25	11		100				micro.	1/2
<i>Eremaeus tenuisetiger</i> Aoki	R	710	138	38	23		50	50			pan.	3/4
<i>Liacarus acutidense</i> Aoki	R	1128	263	78	56		63	37			pan.	3/4

Species	Size (m)				Gut contents					Feeding type	*	
	Body length	L.	l.	w.	H.p.m.	Hyphae	Spores	Part.	Unident.			
<i>Cultroribula lata</i> Aoki	B	250	58	15	7		43		54	3	frag.	3/4
	R	-	45	10	5		100				micro.	1/1
<i>Cultroribula tridentata</i> Aoki	B	-	100	30	15		10	90			micro.	1/1
<i>Ceratoppia bipilis</i> (Hermann)	B	850	180	60	35		100				micro.	1/1
<i>Ceratoppia sp-B</i>	B	510	130	35	20		42	58			pan.	4/5
Metrioppiidae sp.	B	555	114	39	14		68	28		4	micro.	5/7
	R	600	120	40	15		100				micro.	1/1
<i>Carabodes rimosus rimosus</i> Aoki	B	600	160	40	30	100	+				macro.	1/1
	R	617	145	40	28	40	60				pan.	2/3
<i>Tectocephus spp.</i>	B	318	80	25	15		30		70		frag.	1/6
	R	-	80	25	18						-	0/3
<i>Dolichereinaeus elongatus</i> Aoki	B	545	113	35	20	100					macro.	2/2
<i>Fissicephus clavatus</i> (Aoki)	B	700	163	53	35	90	10				pan.	1/2
<i>Operculoppia restata</i> (Aoki)	B	480	150	25	15		100				micro.	1/1
<i>Oppia arcualis</i> (Aoki)	B	490	85	20	10		50		50		frag.	1/1
<i>Oppia sp-3</i>	R	290	58	15	10		100				micro.	2/2
<i>Oppia sp-As3</i>	B	380	73	18	10		100				micro.	4/4
	R	420	80	23	10		50		50		frag.	1/3
<i>Oppia sp-As6</i>	R	280	70	15	10		100				micro.	1/1
<i>Oppia sp-As8</i>	R	423	88	22	13		30		70		frag.	1/3
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans)	R	270	60	15	10		54	38		8	micro.	6/6
<i>Schelorbates sp-B</i>	R	500	120	30	18		50	50			micro.	1/2
<i>Protorbates lophotricus</i> (Berlese)	R	534	154	47	36	90	10				pan.	4/5
<i>Ischelorbates lanceolatus</i> Aoki	B	384	111	33	26	99	1				macro.	8/8
<i>Protorbates sp-As3</i>	B	485	133	40	33	100					macro.	1/2
<i>Eupelopes sp.</i>	B	617	203	23	7			100			micro.	2/3
	R	600	200	20	10			50		50	micro.	1/1
<i>Neorbates roubali</i> (Berlese)	B	410	150	30	20				100		micro.	1/1
	R	500	145	40	25			100			micro.	2/2
<i>Pergalumna intermedia</i> Aoki	B	475	159	49	30	90	10				pan.	4/4

L. = length of chelicera
 l. = length of chelicera mobilis
 w. = width of chelicera mobilis
 H.p.m. = Higher plant matter
 Hyphae = fungal hyphae
 Spores = fungal spores
 Part. = finely particulate matter
 Unident. = unidentified
 macro. = macrophytophages
 micro. = microphytophages

pan. = panphytophages
 frag. = fragment feeders

* Individuals with gut contents/total number of examined

4) Fragment feeders : すでに細片(10 μ m程度)となった植物体や微生物を食べる種
 結果を表-17に示す。斜面上部プロットでは5種がMacrophytophages、10種がMicrophytophages、
 5種がPanphytophages、3種がFragment feedersとなっていた。下部プロットでは11種がMacro-
 phytophages、10種がMicrophytophages、4種がPanphytophages、そして6種がFragment feedersと
 なっていた。

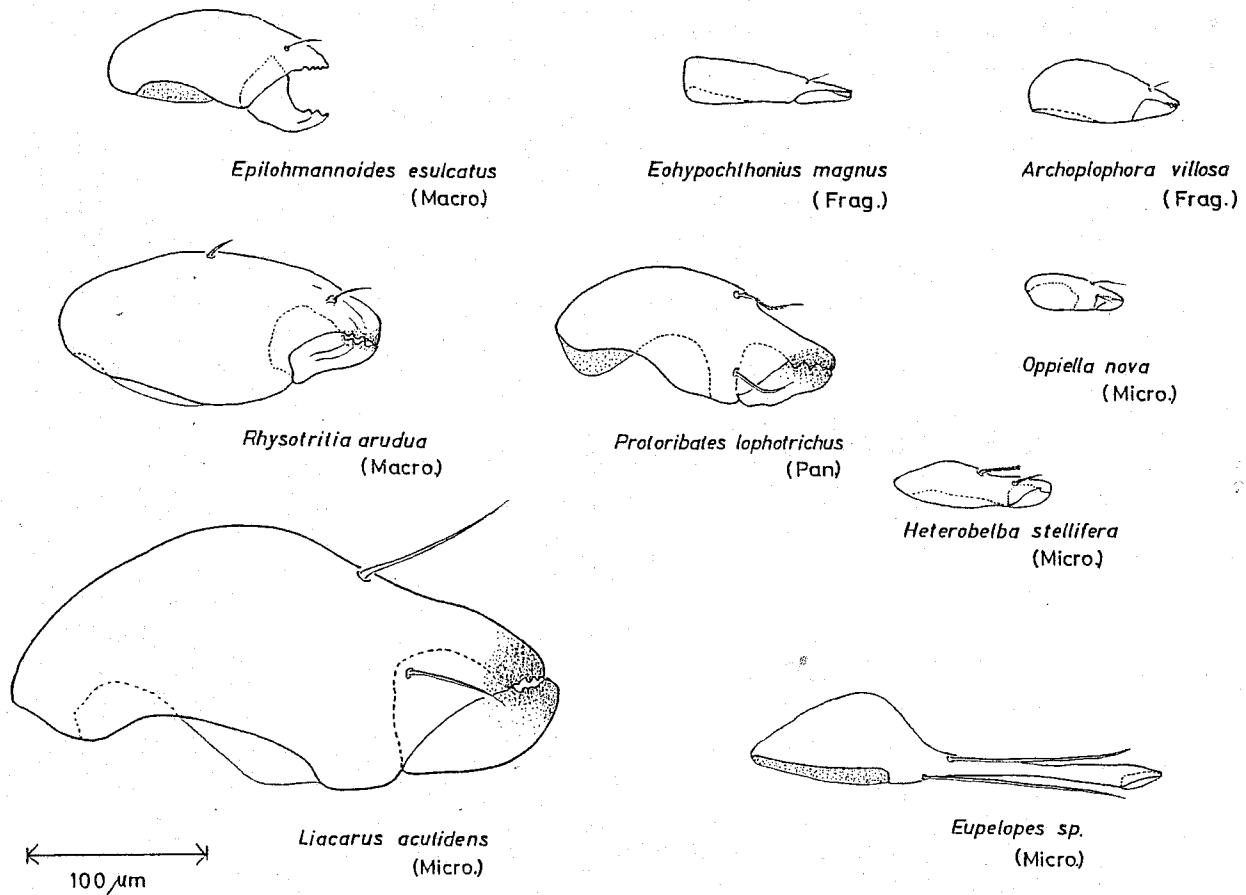


図-42 ササラダニの鋏角の形状

Fig.42. Shape of chelicera of some oribatid mites.

口器のサイズと食性との関係を見た。代表的な口器の形状を図-42に示す。MacrophytophagesとPanphytophagesの鋏角は肉厚で頑丈な形態をしており、MicrophytophagesとFragment feedersの鋏角は細長い形態をしていた。

ササラダニの体長と鋏角の長さ(L)との関係を図-43に示す。鋏角の長さは体長の20-30%で、Phthiracarid miteでは後体部長を体長としたので比はやや大きい値を示していた。食性による違いは特にみられず、口器の大きさはおよそ体長に比例していた。次に鋏角の長さ(1)との関係を図-44に示す。Eupelopes sp.を除いて、値は比較的狭い範囲にまとまっており、斜面上部プロットで1はLの25-40%、下部プロットでは20-40%であり、食性による違いは認め

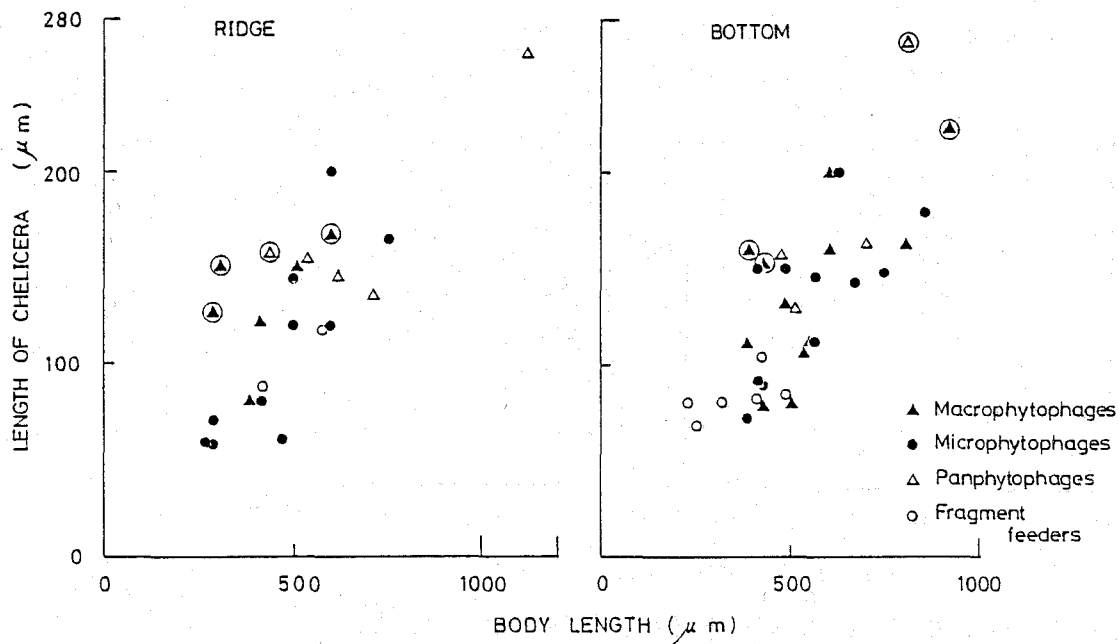


図-43 ササラダニの体長と鉗角長との関係

Fig.43. Relationship between body length and length of chelicera of oribatid mites. Species in larger circles are represented by length of hysterosoma instead of body length.

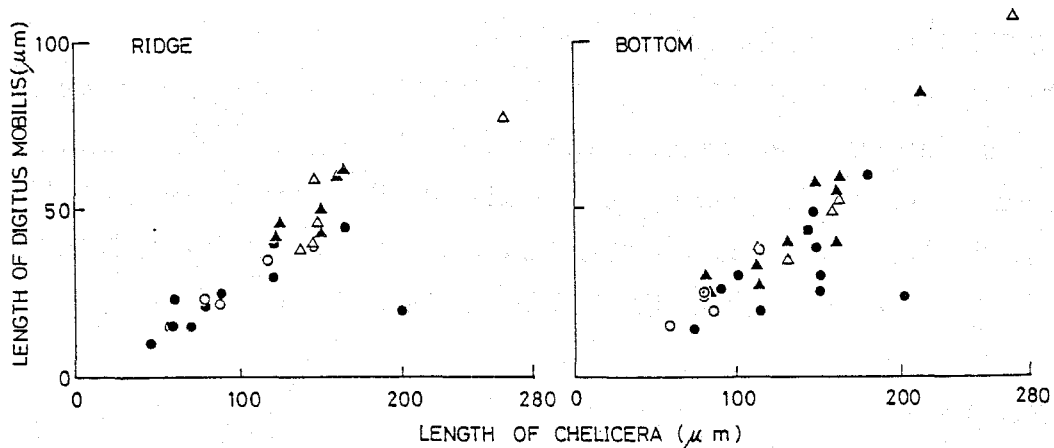


図-44 ササラダニの鉗角長と鉗角可動部長との関係

Fig.44. Relationship between length of chelicera and length of digitus mobilis. Symbols are same as in Fig.43.

られなかった。したがって、口器の大きさは食性との間には明瞭な関係は認められなかった。鉗角可動指の長さ w との関係を図-45に示す。上部プロットではMicrophytophagesやFragment feederは特に1, w ともに小さい種が多い。さらに、傾き0.6の線を境として、それより上側にMacrophytophages, Panphytophagesの種がみられ、下側にMicrophytophages, Fragment feedersがみられる傾向が認められた。同様に下部プロットでもMicrophytophages, Fragment feedersは小さい可動指を持ち、傾き0.6の線を境にしてそれより上側にMacrophytophages, Panphytophagesが、下

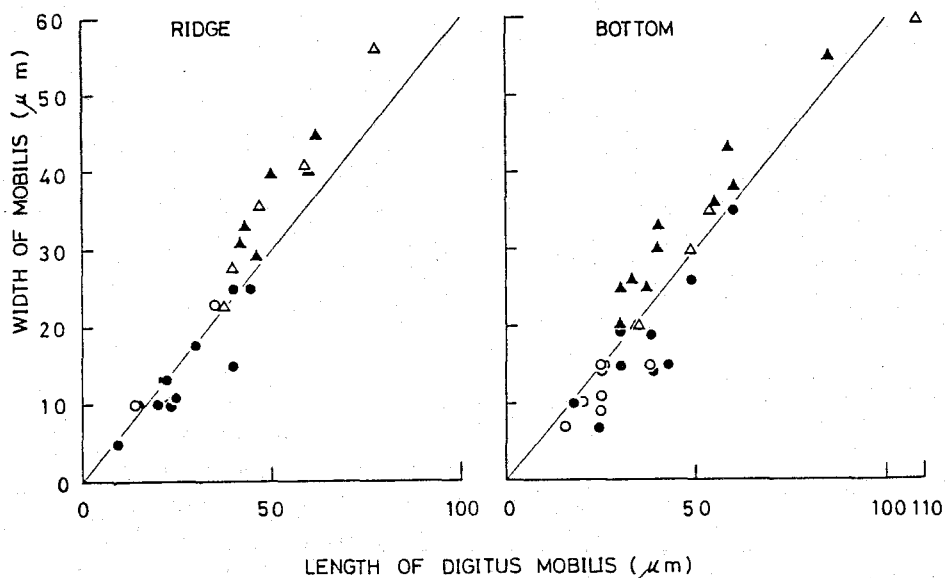


図-45 ササラダニの鉗角可動部長と可動部幅との関係

Fig.45. Relationship between length of chelicera and width of chelicera mobilis. Symbols are same as in Fig.43.

側にMicrophytophages, Fragment feedersがみられ、食性群は鉗角可動指の長さとの比(0.6)によって2つのグループに分かれていた。可動指の長さとの比(形状比と呼ぶ)は鉗角の丈夫さを示すと考えられ、Macrophytophages, Panphytophagesでは微生物に比べて硬い植物遺体を食物とするので、長さに対して幅が太く、丈夫になると考えられる。

分類群との関係でみるとそれぞれの科ごとに食性が似ている場合が多くみられた。Nothriidae、Malaconothridae、Euphthiracaridae、OtocephleidaeとHaplozetidaeは、Macrophytophages、あるいはPanphytophagesであり、Oppidae、Damaeidae、AstegistidaeはMicrophytophagesもしくはFragment feedersの種がほとんどであった。これらのことは同じ科の中では互いに形態が似ていて、口器の形態もそれぞれ似ているので、食性が似ていることを示唆している。

3-3. ササラダニの食性

食性と鉗角の形状比との間に明瞭な関係が認められたので、図-46に食性、鉗角の形状比、体長との関係をまとめた。解析に用いた種数は少ないが、斜面上部プロットではMacrophytophagesよりもPanphytophagesの種の方が体長が大きい傾向がみられた。また、下部プロットではMicrophytophagesに比べてFragment feedersの方が小形である傾向がみられた。

鉗角の形は摂食の際に取り込むことのできる食物の種類を規定していると考えられる。Wallwork (1958)は材食性(Xylophages)の種の鉗角は太い筋肉が付着するため、可動指の付け根の幅が広いとしている。

また、Swift et al. (1979)は、鉗角のタイプを 1) Wood boring type、2) General type、3) Fungal feederの3つに分けた。

1)は鉗角の歯の部分が堅く、固定指が太く頑丈である。2)は一般的な形状、3)はカビを選

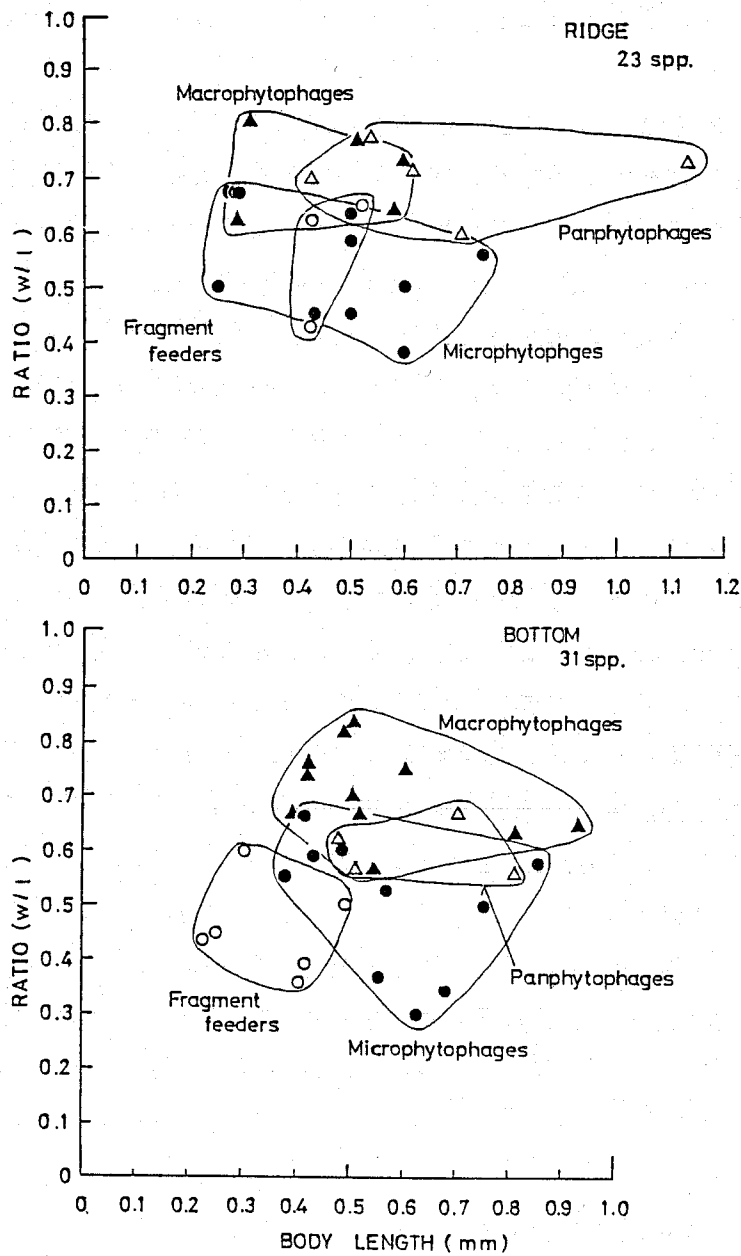


図-46 ササラダニの食性と体長、鉋角可動部の長さとの関係
 Fig.46. Relationship between feeding habit, body length and the ratio of width to length of chelicera mobilis.

択的に摂食するために細長く、可動指は小さい。このような形態の分化は食物に対する適応現象であるとしている。本研究では鉋角の長さとの比をとることにより、形状を定量的に表すことができた。

形状比が大きいことは相対的に頑丈な口器であることを示しており、植物遺体を直接摂食するのに適していると言える。形状比が小さいことは逆に口器が細長く、頑丈でないかわりに選択的にエ

サを食べることを可能にしていると考えられる。形状比の大きい種は植物遺体に付着しているカビなどの微生物を植物遺体とともに摂食することが可能である。これがPanphytophagesの種であると考えられる。

Fragment feedersの種は小形の種に多く、口器は小さく貧弱であった。このことはこれらの種が食物を自ら粉碎して取り込んでいるのではなく、すでに細片となったものを取り込んでいることを示唆している。また、土壤水中に浮遊している有機物を取りこんでいる可能性も考えられる。

Wallwork(1958)は食物のparticle sizeはササラダニの食物選択性に影響していたとしている。このような食物となる細片化された有機物の起源としては、他の土壤動物の摂食作用によって生成された物である可能性が考えられる。斜面下部では後で述べるように上部に比べ大形土壤動物が多く(渡辺 1972、Tsukamoto 1977, 1985)、これらの排せつ物中の有機物を食べている可能性がある。微生物ばかりでなく細かく粉碎された有機物をエサとすることは、口器の貧弱な小形のササラダニにとっても可能であると考えられる。このような食性はササラダニの食物資源利用の幅を広げていると言える。Anderson(1975)はイギリスのナラ林でのリターバッグの実験でバッグ中のササラダニの胃内容分析を行い、amorphous materialとして小形のダニが他種のフンやdetritusからこしとった有機物を摂食していたとした。ササラダニの食物を考える上で他種的作用により変化した有機物の利用は大きな特徴であると考えられる。このようにPanphytophagesとFragment feedersの種は胃内容にどちらも植物遺体と微生物が見られるが、基本的には異なるエサを利用していると言える。

鋭角の形状比によってササラダニの食性は植物遺体を直接利用することのできるMacrophytophages, Panphytophagesと直接は利用できないMicrophytophages, Fragment feedersとの2つのグループに分けることができた。しかし、従来の食性の分類ではFragment feedersはPanphytophagesとされている。Luxton (1972) はそれまでの研究例をまとめて、ササラダニの食性を次のように分けた。

A. 主要な食性

1. Macrophytophages

高等植物遺体を特異的に摂食する

1-1. Xylophages 材を摂食

1-2. Phyllophages 葉を摂食

2. Microphytophages

微生物を特異的に摂食

2-1. Mycophages カビ、イーストを摂食

2-2. Bacteriophages バクテリアを摂食

2-3. Phycophages 藻類を摂食

3. Panphytophages

1. と2. の両タイプの性格をもち、上記のいくつかの食物をともに摂食

B. 例外的な食性

4. Zoophages

生きた動物を摂食

5. Necrophages

死体を摂食

6. Coprophages

フンを摂食

例外的な食性を除くとMacrophytophages, Microphytophages, Panphytophagesの3つの主要なグループに分けられている。この分類では本研究のタイプ3とタイプ4はいずれもPanphytophagesに含まれる。また、タイプ4はCoprophagesとみなすこともできる。しかし、すでに述べたようにこの2つのタイプの食性は、Panphytophagesとしてひとつにまとめるよりも、タイプ3は従来から考えられてきたPanphytophages、すなわち、微生物も利用するがMacrophytophagesと同様に植物遺体をも直接利用するタイプに含まれ、タイプ4はLuxtonの分類にはない新しい分けかたであると考えられる。口器の形状の制約から、植物遺体を自ら切断して取り込むことができるかどうかを基準とした方が食性の分類上有効であると考えられる。

斜面上下部のプロット間では同一種でも食性タイプが異なっている例がみられたが、このような相違はいずれもMacrophytophagesとPanphytophagesの間、あるいはMicrophytophagesとFragment feedersとの間での違いであり、それぞれ口器の形状の制約内での相違とみることができる。また、Anderson(1975)は同じ種でもリターの分解の季節的な変化により、胃内容物に違いがみられるとしたが、これらの違いはPanphytophagesの種における植物遺体と微生物の構成割合の変化であって、斜面の上下部での違いと同様、口器による制約の範囲内であると言える。本研究で得られた結果と他の研究での結果を表-18で比較した。Behan-Pelletier & Hill (1983)は*Ceratoppia bipilis*はPanphytophagesとしたが胃内容はカビの菌糸がほとんどであったとしているので、Microphytophagesに近いとみなすことができる。したがってこの表から、本研究での食性と異なる場合でも、やはり口器の制約内での違いであることがわかる。

また、Behan-Pelletier & Hill(1983)はアイルランドの湿地で16種のササラダニの胃内容物を調べたが、その中15種がPanphytophagesであり残り1種がMicrophytophagesであるとした。このなかには本研究で分けたような2つのタイプが含まれているかどうか不明であるが、このようにほとんどPanphytophagesと分類された理由としては、湿地での特徴である可能性のほかに、単純に植物遺体と微生物の両方を取りこんでいる種をPanphytophagesとしたために、Panphytophagesがほとんどとなったとも考えられる。また、この結果と比べると本調査地では構成種の食性の幅が広いと言える。

植物遺体を直接摂食することのできる種は、枯死有機物の機械的な分解に直接寄与していると考えられる。また、Macrophytophages種は高等植物のグルコースなどの構造多糖を分解する能力をもつことが明らかにされているので(Luxton 1972, Webb 1977)、一次分解者(Primary decomposer)とみなすこともできる。一方、MicrophytophagesとFragment feedersは分解の面から考えると他種

表-18 ササラダニの食性の他の研究例との比較

Table 18. Comparison of feeding habit between the results of this study and those of other studies.

Species	This study	Other studies	Literature
<i>Nothrus biciliatus</i>	Macrophytophages	Panphytophages	Hartenstein(1962a)
<i>Nothrus silvestris</i>	Macrophytophages	Panphytophages	Luxton(1972)
		Panphytophages	Behan-Pelletier & Hill(1983)
<i>Ceratoppia bipilis</i>	Microphytophages	Microphytophages	Hartenstein(1962a)
		Panphytophages (Micro)	Behan-Pelletier & Hill(1983)
<i>Oppiella nova</i>	Microphytophages	Microphytophages	Hartenstein(1962a)
		Microphytophages	Lebrun(1965)
		Necrophages	Woodring(1963)[from Luxton(1972)]
<i>Protoribates lophotrichus</i>	Panphytophages	Panphytophages	Hartensein(1962a)

によって変化させられた後の有機物を利用しているという意味で二次的な作用をしていると言える。ササラダニの食性は従来、腐植食性 (Detritus feeder) として一括されてきたが、このように実際には分解過程との関連で食性が分化しており、分解過程に対して機能的にも異なる作用を及ぼす種を含んでいると言える。また、このような食性の分化は多種の共存機構として土壌有機物を食物資源としてさまざまに分割して利用することを可能にしていると考えられる。

3-4. 食性による群集構成

ササラダニの食性についてのデータを用いて、群集全体での食性割合について解析した。ここで、口器の形状から Macrophytophages と Panphytophages はそれぞれ近い食性タイプであり、植物遺体食タイプ (Macro-type) としてまとめることができ、Microphytophages と Fragment feeders もそれぞれ近い食性タイプであり、菌食タイプ (Micro-type) としてまとめることができる。

群集を構成するササラダニを食性ごとに分け、その個体数割合の季節変化を図-47に示した。図中では口器の形状の計測のみができて、胃内容物の検討ができなかった種を口器の形状から Macro-type と Micro-type に分けた。斜面上部プロットでは植食性よりも菌食性の方が多くなっており、Macrophytophages が、20-30%、Microphytophages が20%、Fragment feeders が10%前後を占め、Panphytophages や Macro-type の種の割合は少なかった。一方、Micro-type の種は40%前後と最も多くなっていた。下部プロットでは同様に菌食性種の方が多く、その中でも Microphytophages は上部に比べると少なく、Fragment feeders の占める割合が多くなっていた。また、Macrophytophages の占める割合も上部プロットに比べると少なくなっていた。胃内容物によって食性を確定できなかった Micro-type の種が斜面上下部の両プロットで多かったが、両プロットで食性を確定できた種数はほぼ同じであり、優占種については明らかとなっているので、菌食性種に占める Microphytophages と Fragment feeders の構成比は今後の調査で確定される種が増えたとしても大きく変化しないと考

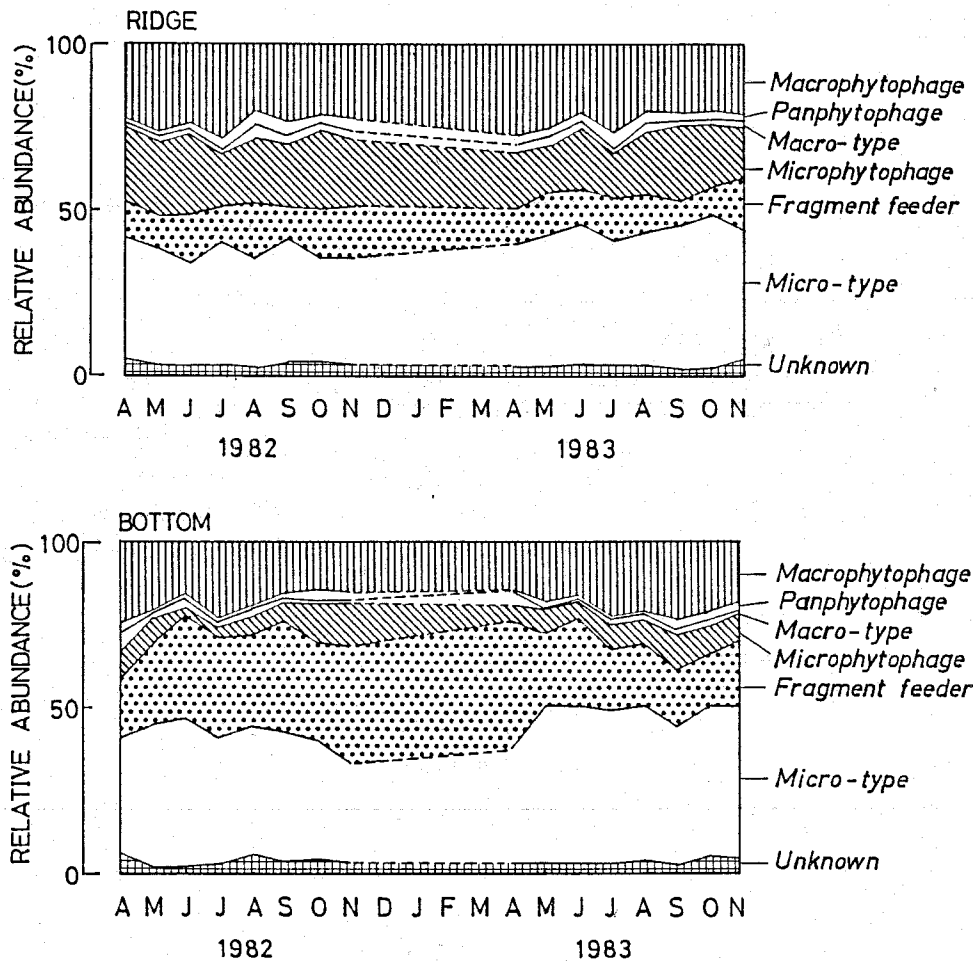


図-47 斜面上下部両プロットにおけるササラダニ群集の食性別個体数割合の季節変化
 Fig.47. Seasonal changes in the ratio of different feeding habit of oribatid mite communities in the ridge and the bottom plot.

られる。したがって、下部プロットでは細片となった有機物を食物として取り込むFragment feedersの割合が多いことを示している。斜面上下部両プロットの群集とともに種構成の安定性を反映して食性の構成比は安定しており、季節変化は示さなかった。

優占種の垂直分布と食性の関係を表-19にまとめた。優占種のなかではFragment feedersが多く、これらは表層から中層にかけて生息していた。また、Macrophytophagesは斜面上下部の両プロットで各1種が含まれていたがいずれも中層性であった。Microphytophagesの*Oppia* sp-As3は深層性であった。Macrophytophagesが表層にみられないことは、これらの種が分解初期のリターを利用できず、分解の進行したリターを利用しているため、分解初期のリターが多い表層には分布しないことを示唆している。一方、Fragment feedersが表層に多いことは、表層で細片化の作用が大きいと考えられるよりは、口器の形態からこれらの種が実際にはMicrophytophagesと同様に落葉上の微生物を利用している可能性も考えられる。

これらのことから、土壌における食物資源の存在様式はササラダニの群集構造に強く影響してい

るものと考えられる。

表-19 優占種の食性と土壌における垂直分布の関係

Table 19. Relationship between vertical distribution and feeding habit of some dominant species.

Distribution	Feeding habit		
	Macrophytophage	Microphytophage	Fragment feeder
Upper layer			<i>Q. quadricarinata</i> <i>E. magnus</i> <i>Tectocephus</i> spp. <i>Brachychthoniidae</i> spp.
Middle layer	<i>I. lanceolatus</i> <i>E. esulcatus</i>		<i>A. villosa</i> <i>O. nova</i> <i>Suctobelbella</i> spp.
Lower layer		<i>Oppia</i> sp-As3	

4. リターバッグへの侵入過程

落葉等のリターは林地に落下した後、リーチングと、微生物や土壤動物による分解作用によりその形質が変化していく。食性のところで明らかにしたように、土壌でのリターはそこに付着して生育している微生物とあわせてササラダニにとっての食物資源である。また、土壌という密な環境ではリターそれ自体がササラダニにとってのマイクロハビタットを提供していると考えられる。

リターバッグは一定の網目の網袋に落葉等を入れて林地に置き、一定期間後に回収して中の落葉等の重量減少や養分含有率の変化を調べるものである (Crossley, Jr. & Hoglund 1962)。リターバッグを用いて分解に伴う群集レベルでのササラダニの落葉に対する反応を明らかにできると考え、斜面上下部の両プロットにリターバッグを設置し、バッグ中に侵入したササラダニの個体数と種数を調べた。

4-1. 調査方法

調査は1981年11月26日から1983年11月25日までと、1984年5月16日から1985年11月22日までの2シリーズ行った。前者をシリーズ1、後者をシリーズ2と呼ぶことにする。

シリーズ1では約2mm目のテトロン製寒冷紗を用いた10 X 10 cmの大きさのリターバッグを使用した。1981年10月から11月にかけて調査地付近で採集したブナの新鮮落葉を室内で風乾した。ブナの葉脈を含む葉の中央部分をコルクボーラーを用いて直径3cmに打ち抜いたものを一つの袋あたり25枚ずつ入れ、それぞれ袋ごとに初期の風乾重を測定した。初期重はおおよそ1.7g前後であった。1981年11月26日に80個ずつを定期調査区内にランダムに設置した。設置に際しては地表の新鮮落葉を取り除き、針金を使って移動しないようにして、自然に落ちた落葉と同じ状態になるようにして林地に設置した。

シリーズ1についてはリターバッグの回収は1982年は4月から11月まで毎月一回、1983年には5、8、11月の三回、それぞれ定期調査と同じ日に回収した。一回の回収数は7個ずつで、研究室に持ち帰ったリターバッグはfunnel typeのTullgren抽出装置を用いて、バッグ中の土壤動物を採集した。装置にかける際はバッグの外側に付着したリターや土壌はなるべくきれいに取り除いて、バッグ外側に付着している土壤動物が混入しないように留意した。回収後、6個ずつのサンプル中のササラダニ個体数を算定してデータとした。リターの分解過程を見るために、リターバッグは回収後、絶乾重を求めて分解率を計算した。また、C/Nコーダー (柳本MT-500) を用いて炭素とチッ素の含有率を求めた。

シリーズ2では、バッグに詰めるリター量を1、2、3gと変え、10x10cmの大きさを2mmメッシュのナイロン製バッグに詰めてシリーズ1と同じ方法で侵入してくるササラダニ数を算定した。シリーズ2ではバッグに詰めるブナ葉は、1984年4月に調査地付近で採集した落葉を風乾させたものをそのまま使った。設置は1984年5月16日である。これはシリーズ1の結果より、秋に設置した後、次の年の5月まではほとんど侵入個体が見られないため、5月に設置しても秋に設置したのと同様

であると判断したためである。

4-2. リターバッグへの侵入過程

シリーズ1の実験から、リターの分解に伴うササラダニのリターバッグへの侵入過程をみてることにする。図-48にササラダニ成虫の侵入過程を示す。斜面上下部の両プロットでともに4、5

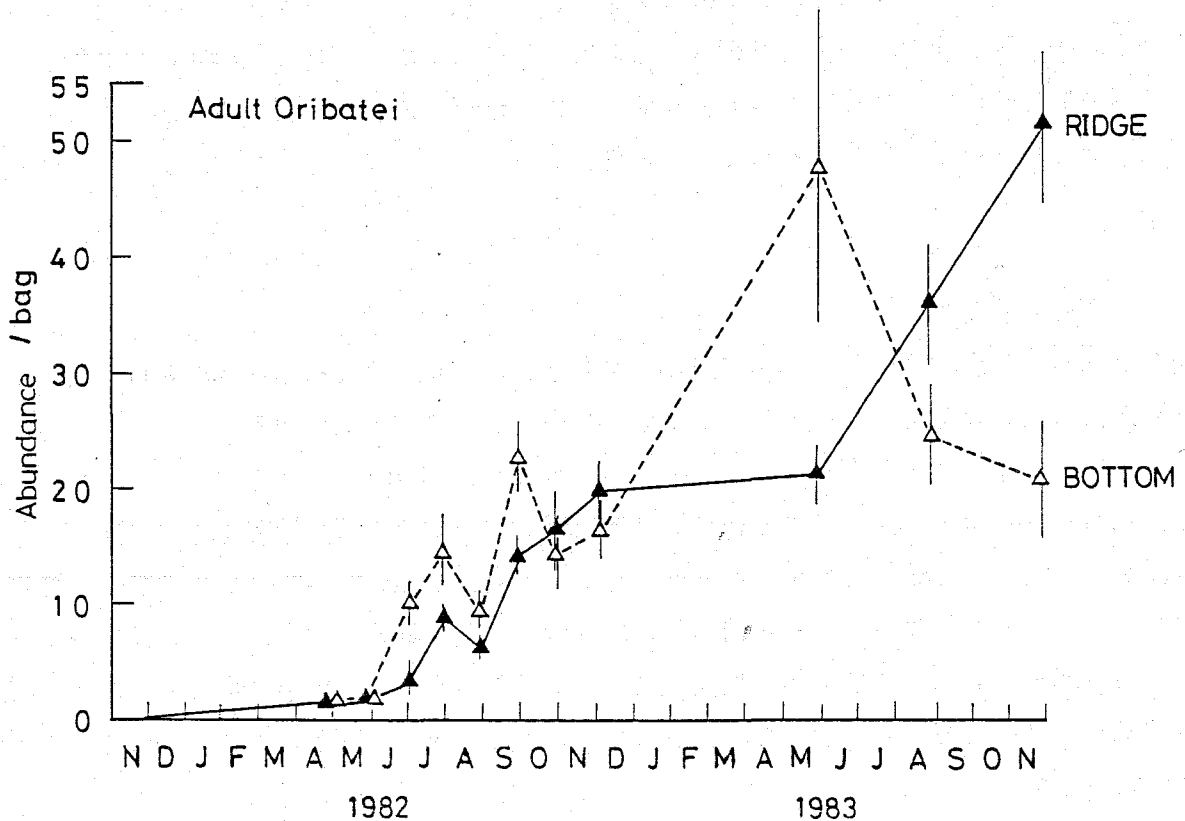


図-48 ササラダニ成虫のリターバッグへの侵入過程における個体数の変化（縦線は平均値の標準誤差）

Fig.48. Invasion process of adult oribatid mites to litter bags.
Vertical bar represents standard error of mean.

月にはほとんど侵入しておらず、6月以降個体数は増加し、8月にやや減少するものの11月にはバッグあたり20頭前後の値を示した。2年目には上部プロットでは5月に前年の11月とほぼ同じ値を示した後、11月まで増加した。下部プロットでは5月に急増した後、減少して11月には前年の11月とほぼ同じレベルまで減少していた。2つのプロット間の各月の個体数の平均値の差をt-検定したところ、1982年の4月、1983年の5月と1982年の7月には分散比が大きく、等分散性が棄却された。ほとんどの月では平均値に有意な差はみられず、1982年9月に下部の方が有意に多くなっていた。また、1983年11月には上部の方が有意に高い値を示していた。これらの結果から、リターバッグへ

の2年間にわたる侵入過程は斜面上下部の両プロットできわめてよく似ていた。このことは、両プロット間で個体数密度に約2倍の違いがあることを考え合わせると、その類似性はきわだっているといえる。

次にバッグ中の種数についても同様にみってみると（図-49）、6個のバッグ全体での種数は5月

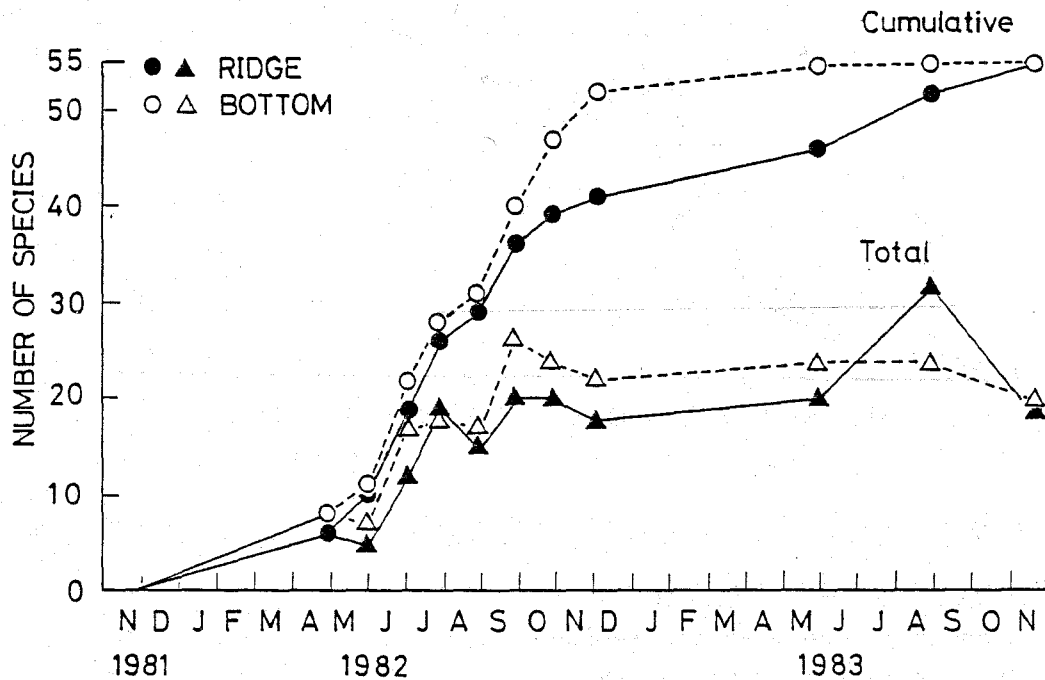


図-49 ササラダニ成虫のリターバッグへの侵入過程における総種数と積算種数の変化
 Fig.49. Changes in cumulative and total number of species adult oribatid mites in litter bags.

から7月にかけて急激に増加し、8月にわずかに減少した後、秋には上部プロットで20種前後、下部プロットで23種前後の値となった。2年目の下部プロットでは種数の変化が少なかったが、上部プロットでは8月に多く、33種を記録し、11月には前年の秋と同じレベルを示した。侵入してきた積算種数は1年目は両プロットでともに連続して増加し、1年目の構成種の変化が激しいことを示していたが、2年目は上部プロットでやや増加したものの、下部プロットでは55種に達してそれ以上増加しなかった。バッグあたりの平均種数の変化も総種数と同様の傾向を示した（図-50）。平均種数は下部プロットでは4月から9月まで増加を続け、上部プロットでも8月にやや減少したものの、8月を除くと9月まで増加を続けた。10,11月には両プロットでともに7種前後の値を示した。2年目は1年目の秋に比べてやや増加し、特に上部では8月に13種という値を示したが、11月には両プロットともやや減少し、7.7-7.8種となっていた。バッグあたりの平均種数を各月ごとに両プロット間でt-検定したところ、いずれも有意差が認められなかった。したがって、平均種数は斜面上下の2つのプロットで差がなく同じ変化を示していた。

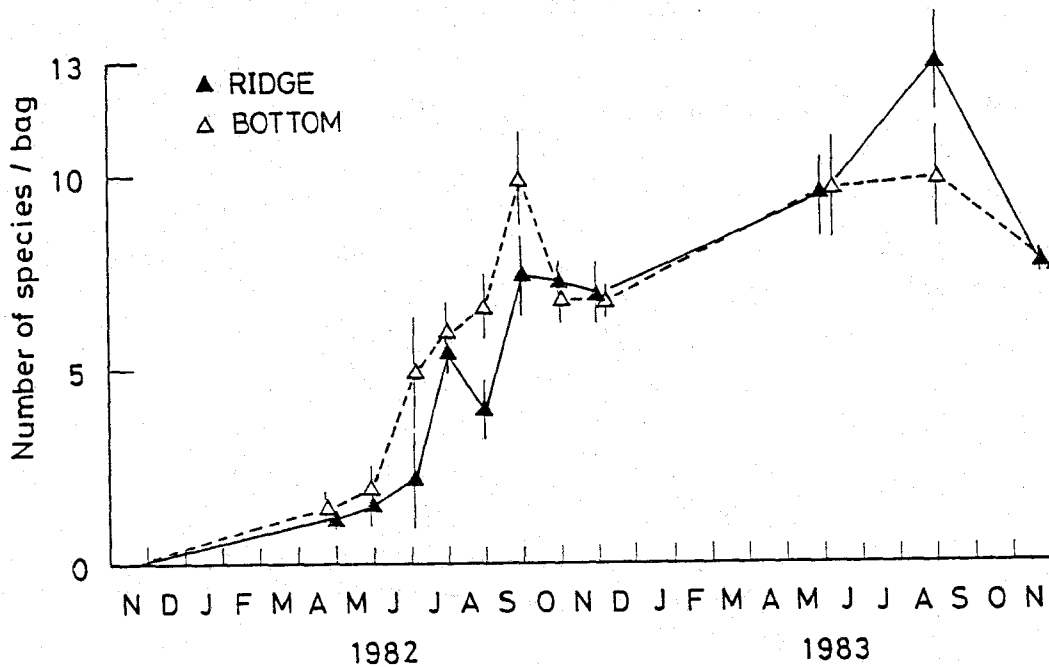


図-50 ササラダニ成虫のリターバッグへの侵入過程におけるバッグあたりの平均種数の変化（縦線は平均値の標準誤差）

Fig.50. Changes in the mean species numbers of adult oribatid mites in litter bags. Vertical bar indicates standard error of mean.

バッグ中のササラダニを一つの群集とみなして、群集構造を比較した。図-51にバッグ中の群集の多様度 H' 、均衡度 J' 、総種数/平均種数の値を示す。多様度 H' 、均衡度 J' とも斜面上下部の2つのプロットで同じ変化を示していた。多様度は4、5月に低かったが、その後3.0から4.0の間の値を示していた。一方、均衡度は1近くから0.5-0.7までほぼ連続して減少していた。4、5月の多様性の低さは、侵入した種数の少なさを反映しており、均衡度の低下は初期には種間の個体数の差が少ないが、徐々に優占的な種とそうでない種とに分化していくことを示している。一方で、種数の増加は1年目の夏までは急であるがその後変化が少なくなるので、多様性の増大は頭打ちになるものと考えられる。

種数の変化を S_T/\bar{S} という比で考えてみる。ここで S_T は6個のバッグ全体での種数、 \bar{S} はバッグごとの平均種数である。 S_T/\bar{S} はバッグ間の種構成の違いを表しており、 β -多様度、すなわちハビタット内の点多様度に相当する(Stanton 1979)。 S_T/\bar{S} は初期には6に近い値を示したがその後低下し、2年目には2-3の間で安定した。初期にはバッグ間の種構成の違いは大きく、ほとんど共通種はいないが、種数の増加につれて、どのバッグにも共通して出現する種の割合が増大していた。

一方、両プロットでのバッグ中の種構成を比較するため、各月ごとに類似度 (C_x) を求めた(表-20)。1982年4月と1983年8月には高い値を示したが、他の月には0.4-0.5となり、群集全

体どうしの類似度 (表-11) と大きな違いは認められなかった。

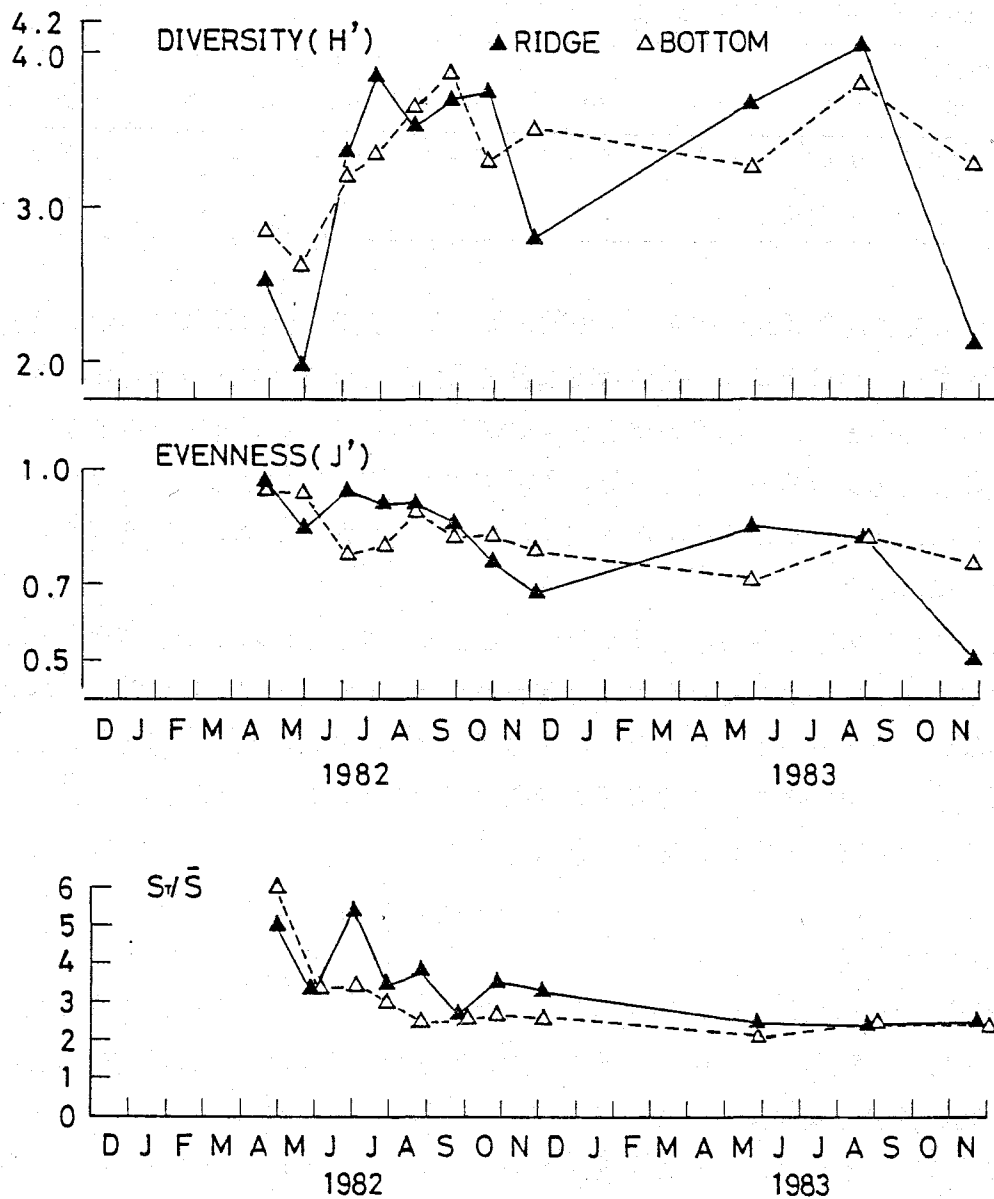


図-51 リターバッグ中のササラダニの多様度 H' 、均衡度 J' 、総種数と平均種数の比の変化

Fig.51. Changes in diversity (H'), evenness (J') and the ratio of total to mean species numbers in litter bags.

以上のことから、リターバッグへのササラダニの侵入過程は斜面上下部のプロット間で構成種は異なるものの、構造的には大きな違いはなく、個体数、種数ともによく似た過程を示した。侵入は落葉後（バッグ設置後）半年たった6月から多くなり、その年の秋にかけて個体数、種数の増加がみられた。2年目は斜面下部プロットでは5月に最大値を示し、その後1年目の秋のレベルまで減

表-20 斜面上部プロットと下部プロットのリターバッグ中の群集間の類似度指数

Table 20. Changes in the Morisita's index between the litter-bags in the ridge and the bottom plot.

Year	Month							
	APR	MAY	JUN	JUL	AUG	SEP	OCT	NOV
1982	0.965	0.043	0.388	0.460	0.442	0.545	0.448	0.688
1983		0.400			0.840			0.436

少しだが、上部プロットでは逆に5月には1年目の秋と同じレベルで、その後秋にかけて増大した。しかし、ばらつきが大きいためにプロット間の明瞭な差を示すことはできなかった。2年目の種数の変化は個体数に比べると小さく、1年目の秋よりやや増大を示していた。群集構造の変化も1年目の夏に大きく、その後変化はゆるやかとなった。多様性は侵入の進行にともない増大したが、均衡度は減少した。初期にはバッグごとの種構成は違いが大きかったが、やがて共通種が増え、特徴的な種構成を示すようになった。

侵入に要する時間について考えてみると、ササラダニは野外では1日に数十cm程度水平方向に移動したことが、ラジオアイソトープを用いた実験で確かめられており (Berthet 1964)、バッグに侵入するための時間は、回収のインターバルとした1カ月よりもはるかに短いと考えられる。したがって、バッグに侵入するササラダニは、設置後の時間の影響ではなく、分解に伴うバッグ中のリターの変化に反応して侵入してくるものと考えられる。

4-3. リター量に対する反応

調査地でのリターフォール量は2.3-3.3ton/haであったので、リターバッグの大きさに換算すると2.3-3.3g/100cm²となる。実際には場所による落葉量のばらつきや微地形による堆積の違いがあり、樹種によって落葉の性質も異なる。ここでは、バッグの面積を同じにして、バッグに詰める落葉量を変えることにより、ササラダニの侵入過程がどのように変わるかについてみる。

リター量を変えたリターバッグは1984年11月と1985年11月に回収した。図-52にバッグに侵入したササラダニの種数と個体数を示す。個体数はそれぞれのプロットで、1g区 < 2g区 < 3g区の順になり、リター量が多いほど個体数も多い傾向を示した。ただし、1985年11月には上部プロットに置いた2gのバッグに侵入した個体数は、3gに侵入した個体数とほとんど差がなかった。同様に下部プロットの2g区では、1984年11月には3g区とほぼ同じ個体数が侵入していた。

バッグあたりの種数もプロット間の違いは見られず (図-52)、2年目の変化も少なかった。リター量の少ないバッグの方が種数はやや少ない傾向がみられたが、個体数の場合の差よりは小さかった。個体数がばらつきは多いものの、リター量に比例して増大する傾向が見られたのに対して、種数の増加はリター量が増加してもあまり増大しなかった。

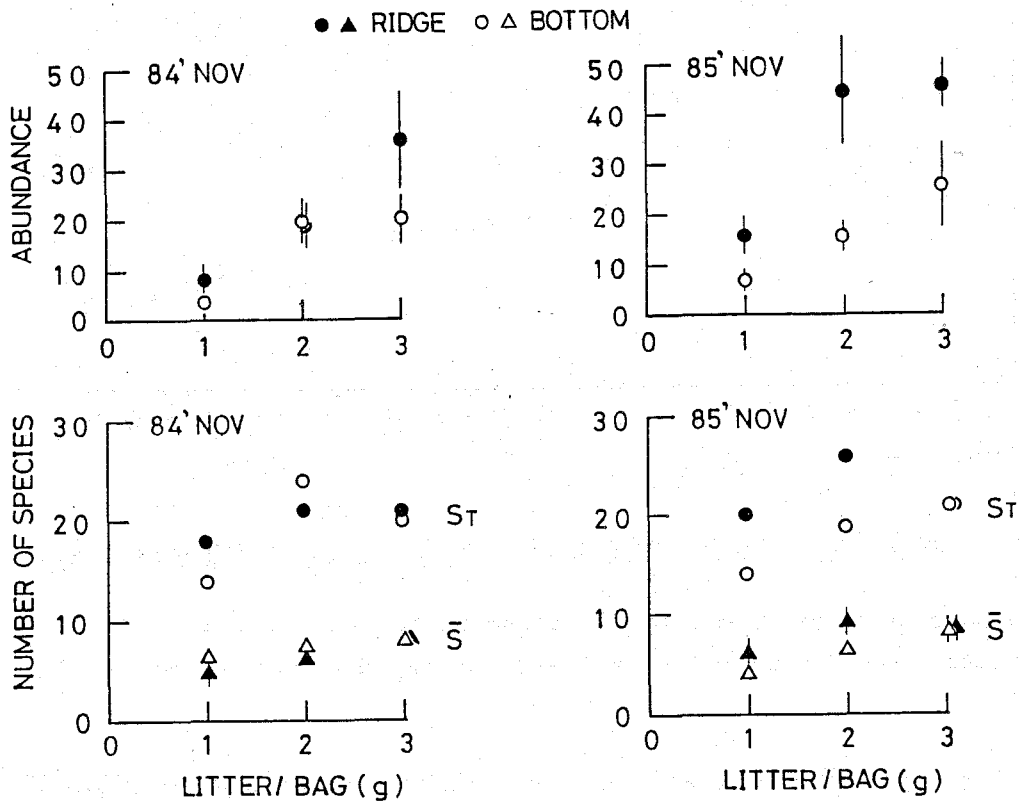


図-52 リター量を変えたリターバッグへのササラダニ成虫の侵入過程における個体数（上段）と、総種数（ S_T ）とバッグあたりの平均種数（ \bar{S} ）（下段）の変化（縦線は平均値の標準誤差）

Fig.52. Changes in abundance (above) and total and mean species numbers (below) in litter bags with different amount of litter. Vertical bar indicates standard error of mean.

4-4. リターの分解過程

リターバッグ中のリターはリーチング（Leaching）と分解者群集による分解を受けて、重量減少と養分含有率の変化を示す。シリーズ1の分解過程をみると（図-53）、重量残存率は斜面上下部のプロット間で差がなく、雪が溶けた4月には90%弱となっていた。6月から9月にかけての重量減少は4月から5、6月までの減少に比べて大きく、9月以降再び減少率は低下していた。2年目は冬期にはほとんど減少がみられず、4月から8月の間にやや減少しており、8月から11月にかけての減少よりやや大きかった。したがって、重量減少の仕方は、夏に減少が激しく、その他の季節には低くなる階段状の減少曲線を示していた。夏期に減少が激しいのは、土壤動物を含めた分解者群集による生物的分解作用が温度の高い夏期に活発となるためと考えることができる（Swift et

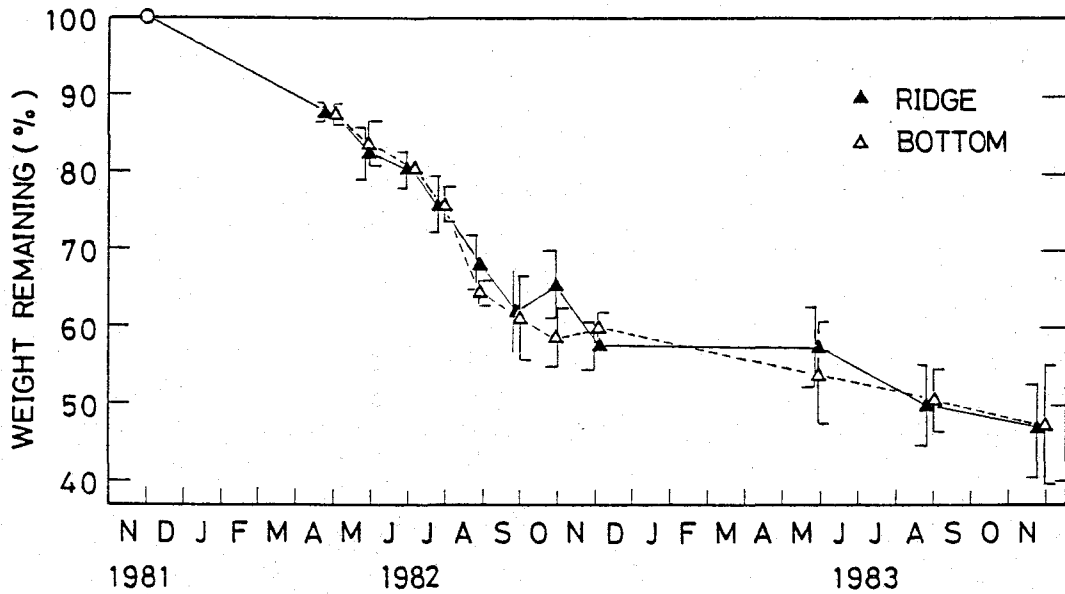


図-53 リターバッグ中のブナ葉の重量残存率の変化（縦線は平均値の標準誤差）

Fig.53. Changes in percent weight remaining of beech leaves in litter bags. Vertical bar indicates standard error of mean.

al. 1979)。このことは、リターバッグに侵入してくるササラダニ個体数が6月以降増加することと一致しており、生物的要因が重量減少に大きく関与していることを示唆している。また、プロット間で分解率に差がでなかったのは細かいメッシュを使用したために大形土壌動物の影響を受けなかったことと、ササラダニ等の小形節足動物が両プロットでほぼ同じ個体数侵入していたためと考えられる（金子 1984）。

リター分解の質的評価を行うために、炭素とチッ素の含有率を求めた（図-54）。炭素の含有率は50%前後の値をとり、斜面上下部のプロット間で差がなかった。チッ素の含有率は1.3%から徐々に増加し、1983年11月には2%を越えた。1年目はプロット間で差がなかったが、2年目は下部プロットのリターの方がややチッ素含有率が高かった。

C/Nは一般に生葉や未分解葉で高く、葉の分解の進行につれて低下していくことが知られている（堤 1973）。図-55にC/Nの変化を示す。ブナ葉は設置時には38であったが1983年11月には上部プロットで26.2、下部プロットで23.4まで低下した。低下の進行は上部プロットでは7-9月、下部では7-8月にかけての低下が大きく、その後の低下は小さかった。C/Nは葉の質、言い替えるとササラダニにとっての資源の質を反映していると考えられる。この時期は重量減少の変化も激しく、ササラダニの侵入個体の増加の時期とも一致している。図-56にリターのC/Nとリターバッグに侵入したササラダニ個体群の関係について示す。C/Nが低くなるにつれてササラダニの個体数と種数は増大していた。C/Nがササラダニにとっての資源状態を正確に反映するとは言えないが、食物としての質、葉に付着している微生物の数や種数、物理的強度といった点とC/Nの変化は結び付いていると考えられるので、ある程度までは資源状態の指標となるものと考え

えられる。

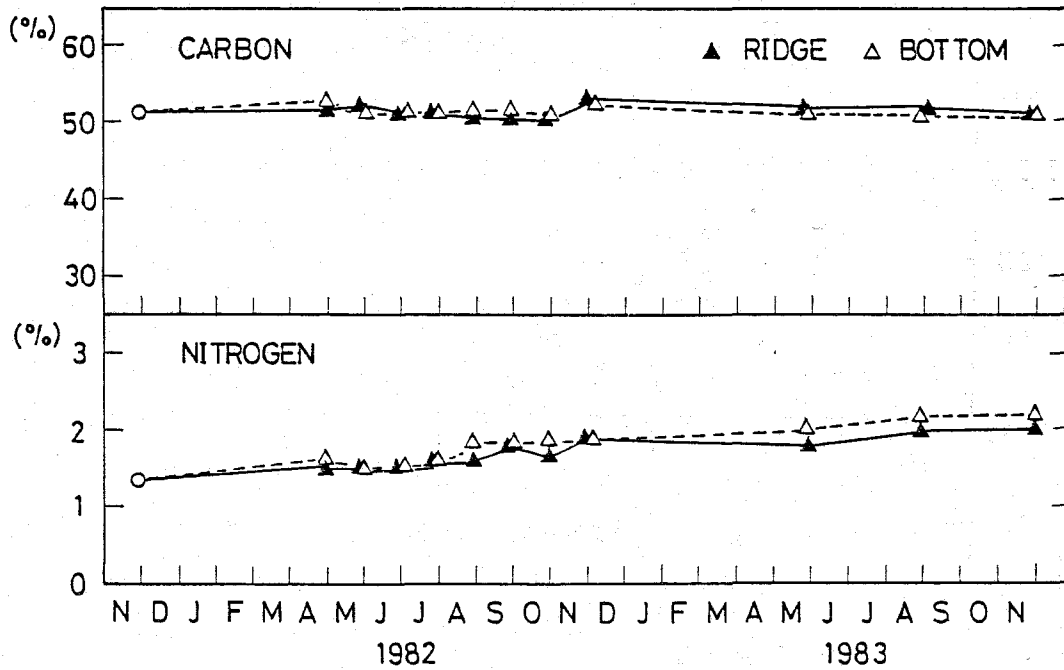


図-54 リターバッグ中のブナ葉の炭素、チッ素含有率の変化

Fig.54. Changes in percent of carbon and nitrogen of beech leaves in litter bags.

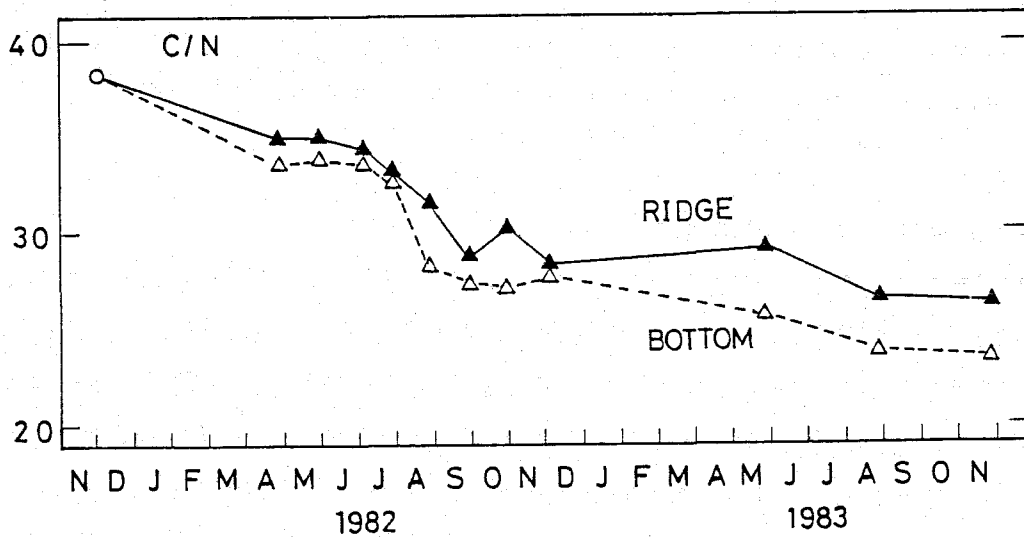


図-55 リターバッグ中のブナ葉のC/Nの変化

Fig.55. Changes in C to N ratio of beech leaves in litter bags.

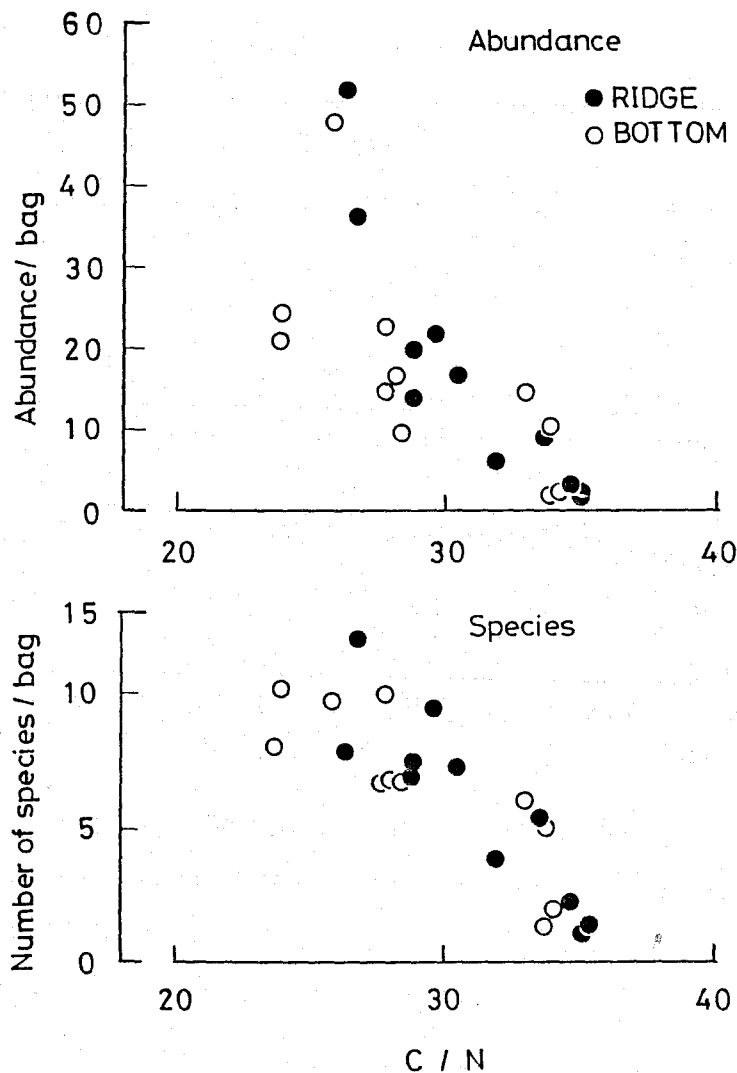


図-56 リターバッグ中のアサダ葉のC/Nとササラダニの個体数、種数との関係
 Fig.56. Relationship between C to N ratio and abundance and number of species of oribatid mites in litter bags.

4-5. リターバッグ中のササラダニ群集

バッグ中のササラダニは1つの群集を構成していると考えられる。このような観点から Stanton(1979)は温帯と熱帯でリターバッグを設置してバッグ中の群集を比較し、植生よりも落葉からの経過時間や落葉の量が群集構造に強く影響することを明らかにした。本研究でも、土壌全体での群集構造が異なるにもかかわらず、バッグ中の群集は斜面上下部の両プロットでよく似ており、リターの分解に伴って変化していた。Anderson(1978a)はハビタットの構造と種の多様性には正の相関がみられることを明らかにしており、同じリターバッグではハビタットも構造が同じなので、斜面上下部の環境の異なるプロット間でもよく似た群集構造がみられたものと考えられる。

時間の経過に伴う個体数や群集構造の変化は、ハビタットや食物としてのリターの変化を反映していると考えられる。Hågvor & Kjøndal(1981)は3年間にわたってリターバッグ中のササラダニの

種数と多様性の増大がみられたとしている。この間に優占種の胃内容物は孢子から菌糸へと移り変わる傾向をみせており、食物としての状況が変化したことを示している。同様にAnderson(1975)は、リターバッグ中の優占種の食性が時間の経過とともに変化したことを示した。

リター量の増加は個体数と種数の増加をもたらすとされている(Stanton 1979)が、本研究ではササラダニの種数は個体数の増加ほどには増大しなかった。これはリター量の増大がハビタット量の増大をもたらすが、ハビタットの多様性を増大させず、表層のリターを利用できる種数に上限があるためと考えられる。

4-5. 食性によるリターバッグ中の群集構成

リターバッグに侵入してきたササラダニの食性は、リターが食物資源としてどのように利用されているかを分解の経過に伴う経時的変化として示している。2年間にわたるリターバッグ中のササラダニの食性の構成割合を図-57に示す。個体数の少ない一年目の4月から6月まではばらつきが大きい。斜面上部プロットではMacrophytophages, Panphytophagesが少なく、Microphytophagesが多くなっていた。また、Fragment feedersも9月以降割合が高くなり、1年目の11月、2年目の11月には最も多くなっていた。一方、斜面下部プロットでは上部プロットに比べMacrophytophagesの割合がやや多いが、それでも全体の20-30%であり、菌食性の方が個体数割合は高かった。また、Fragment feedersが多くなるのは1年目の6月からであり、Microphytophagesは4、5月に多いが上部プロットに比べて優占度は低かった。

群集全体の食性と比較すると、バッグ中ではMacrophytophagesやPanphytophagesの割合が少ない傾向がみられた。これはリターの利用が分解の初期にはリター表面の微生物を利用するMicrophytophagesが多く、微生物によるリターの分解が進行した後に葉肉等を直接摂食できる植物遺体食性の種が利用するようになるためと考えられる。Hågvar & Kjøndal(1981)はリターの分解の進行に伴って優占種が孢子食から菌糸食へと変化することを示した。Anderson(1975)は分解の初期にはleaf-feeder(植物遺体食)と考えられる種も菌糸等を食べているが、リターバッグ設置後5ヶ月ぐらいからleaf-feederの胃内容は植物遺体が増大するとしている。本研究では種組成の変化のみから食性の変化を考えているので、同一種が状況に応じて食性を変えている場合には実際の食性をつかむことができないと考えられる。しかし、食性の所で明らかにしたように口器の形の制約による食性の区分は越えることができないと考えられるので、上で引用したような例はそれぞれMicro-type、Macro-typeのなかでの食性の変化であるとみなすことができ、同様のことが本調査地でも生じている可能性があると考えられる。

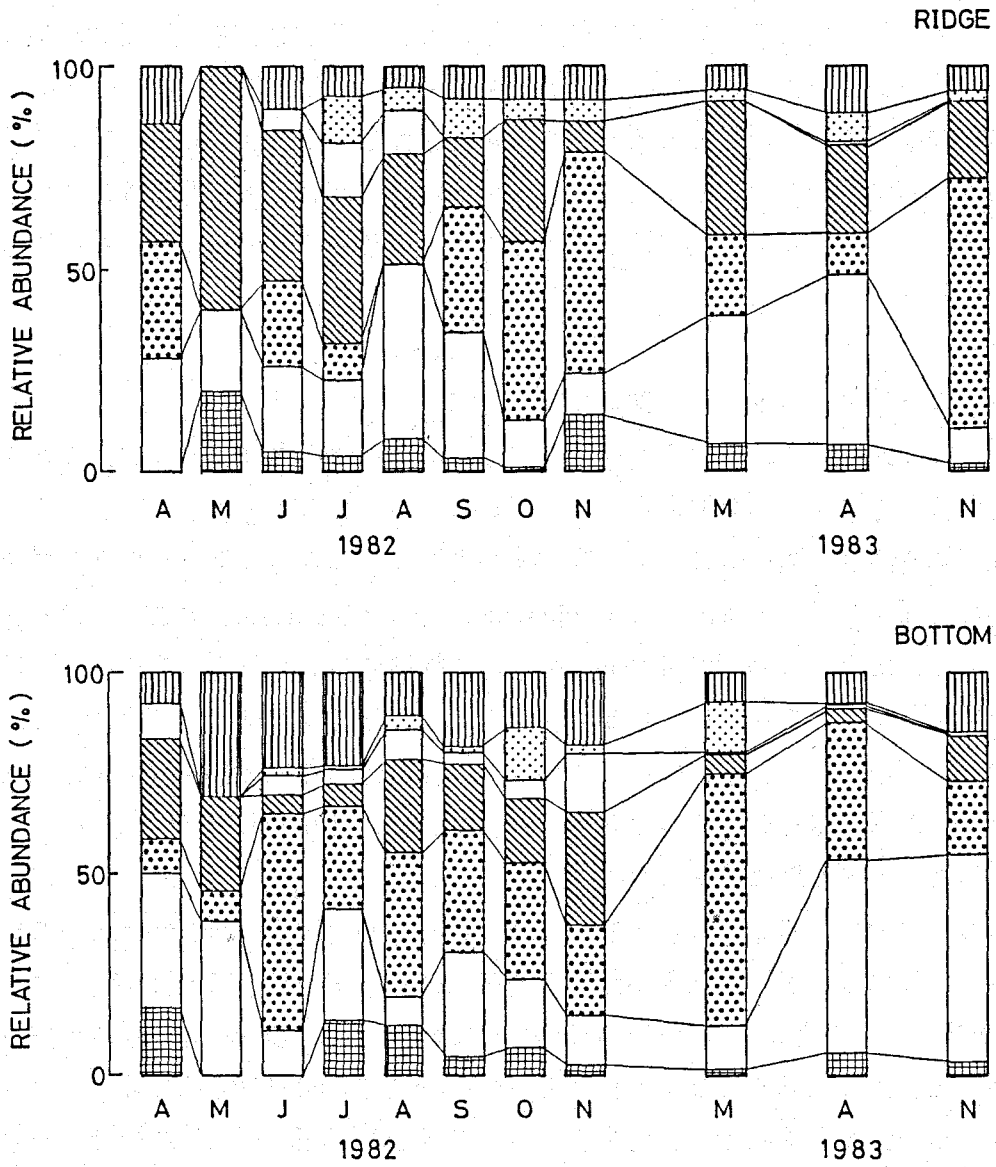


図-57 ササラダニ成虫のリターバッグへの侵入過程における食性別個体数割合の変化

Fig.57. Changes in the ratio fo different feeding habit of oribatid mites in litter bags.

第五章 ササラダニ群集の構成と成立

第四章までに得られた結果から、ササラダニ群集の群集構造には食物資源とハビタットの利用方法が大きく影響していることが明らかになった。本章ではササラダニ群集の構成と成立を、斜面上下部にみられる異なる土壌型での群集における資源利用と資源の存在様式の面から比較することにより明らかにし、群集構造の違いについて考察する。

1. ササラダニの資源利用

ササラダニ群集は斜面上部プロットに100種、下部プロットに101種ときわめて多くの種から構成される多様な群集構造を示していた。また、構成種のうち83種は共通種であった。調査地に生息する種は斜面の上下部で個体群動態が異なることはなく、同一の種は斜面の上下部で同じ生活史を持つようであった。さらに、垂直分布や食性に関しても上部と下部での違いは小さかった。一方、ササラダニ群集の個体数密度や群集構造には2つのプロット間で異なっていた。このような群集構造の違いを説明するためには、それぞれのプロットにおける資源の利用方法について考察する必要がある。

生物にとって生息空間（ハビタット）と食物は重要な資源であると考えられる。これらの利用に際して、時間的（季節的）な分割を行うことは共存種数や個体数を増加させることにつながる。しかし、このような時間的な分割はササラダニ群集においては認められなかった。その理由としてササラダニの生活史の長さが考えられる。*O. nova*はササラダニのなかでも生長がはやいと考えられたが、それでも世代数は年2世代までであると推定されたし、成虫は通年出現していた。*E. magnus*, *A. villosa*はいずれも1年前後かかって成虫となる長い生育期間をもっていて、他の研究例からも一般にササラダニは生長が遅く、生活史が長いものであるということが言えた。生活史の短い種では産卵や生育の時期をずらすことにより、季節的に資源利用を分割することが可能であるが、ササラダニの場合、生活史が長く、第三章で示したように、優占種の繁殖期は春から夏で一致しており、産卵期からみた他の種の繁殖のモードも春から夏にかけて集中していた。成虫は通年出現していて、個体数や垂直分布の変動も少なかった。したがって、生活史としては季節的に種間で避けあうという傾向は認められなかった。そして生活史の長さを反映して個体数の変動はどの種でも小さく、その結果として群集構造の季節的な変動は小さく、安定していた。このような生活史上の特徴は、リターとその分解産物（土壌有機物）や微生物といった食物資源の季節的な存在様式とも関連していると考えられる。

ハビタットと食物は、土壌動物にとっては同所的に存在していると考えられることができる。垂直分布をみるとL層直下の層に上部プロットでは40%以上、下部プロットでは60%以上の個体が集中しているという表層への集中性は、生息空間がきわめて狭いことを示している。また、ササラダニの垂直分布は季節的な変動も少なく、それぞれのプロットで食物である土壌有機物の垂直分布とも一致

していた。第四章で述べたように、ササラダニ群集は土壌の同一層位でのハビタットの分割を、利用する土壌孔隙の大きさによって区別することによって実現していると考えられる。また、口器の形状により微生物を含む有機物を選択的に利用することによって、主として食べる食物が区別されていた。リターバッグはササラダニにとってのハビタットと食物の両方を提供している。すなわち、バッグの設置後半年を経過しないと侵入個体の増加がみられずその後秋まで個体数が増加したことは、リターがハビタットとしてだけではなく、食物としても利用することができないと侵入してこないことを示している。リターバッグ中に個体数が増大する7月以降の食性割合をみると、微生物食の個体の割合が高く、バッグ中では分解の初期に微生物の定着があり、それに引き続いて微生物を利用するササラダニの侵入が生じることを示している。

斜面上下部の両プロットでは個体数密度や群集構造に違いがみられ、リターバッグ中の種構成も異なっていたにもかかわらず、リターバッグ中の群集構造が両プロットで類似していたことは、ササラダニ群集がバッグにより提供された資源に対して一定の反応を示すことを意味している。Anderson(1978a)は土壌の微細構造と群集の多様性との間に相関関係を認めている。このような相関関係は群集構造がハビタットや食物によって規定されていることを示唆している。したがって、ハビタットと食物が同所的に存在する土壌中では、これら2種類の資源の存在様式を反映した群集構造が成立していると考えられる。

斜面上部プロットのF・H層厚とササラダニの個体数・種数の順位相関をみると、個体数は相関が高く、F・H層が厚いほど多くなっていた。しかし、種数の場合はほとんど有意な相関関係が認められなかった(表-16)。第四章で示したようにリターバッグ中のリターの量は個体数に影響していたが、種数にはそれほど強く影響していなかった。これら2つの結果はバッグ中のリターがハビタットと食物の量を反映していて、リター量の増大がハビタットと食物の量的な増大をもたらすのに対して、ハビタットや食物の種類といった質的な変化を生じていないと考えることにより説明できる。

リターバッグ中の種数は、1年目の秋まで増大し、その後安定した。個体数の場合と同様、斜面上下部の両プロットでの種数の違いはみられなかった。このような結果は種数が資源(ハビタット、食物)の状態(質)に対応して変化することを示しており、バッグ中の食性群の構成比の変化は、ササラダニ群集が分解に伴うリターの食物資源としての変化に対応していることを示している。リターバッグ中のリターは分解の段階が同じリターから構成されているので、リター量を変えても種による資源の分割は増大しなかったものと考えられる。したがって、資源の量は個体数密度に反映され、資源の質、すなわち利用される資源の種類数はササラダニの種数に反映されているものと考えられる。

2. 資源の存在様式と群集構造

リターバッグ中にみられた群集は土壌全体の群集の一部を示しているにすぎないが、その経時的

な変化から土壤全体の群集の成り立ちについて考察することができる。均一なリターバッグ中のリターとは異なり、土壤全体では多様なハビタットと食物資源が存在すると予想されるが、リターバッグでの結果と同様、土壤全体の群集構造がハビタットと食物資源によって規定されているとすると、斜面上下部の両プロットにおけるササラダニ群集の相違は、それぞれの土壤におけるササラダニにとってのハビタットと食物の相違によるものと考えることができる。

土壤に対してリーフリターは毎年3 ton/ha前後供給され、しかも秋に集中していた（第一章）。リターはハビタットと食物という資源をもたらすが、リターフォールのこのような変動にもかかわらず、群集構造は安定しており、特に落葉期にめだつた変化は示さなかった。これはリターバッグの実験から明らかのように、リターが利用されるのが落葉直後からではなく、次の年の夏からであり、しかも徐々に利用性が增大するためである。このようなズレと遅れは土壤全体での資源量の安定性をもたらすものと考えられる。土壤全体でのハビタットと食物量を斜面上部の両プロットでそれぞれ求めることはできないが、斜面上部プロットではF・H層厚を測定することができた。図-58にF・H層厚の季節変化を示す。リターが秋に集中的に供給されるのに対してF・H層厚の変化は少なく、安定していた。

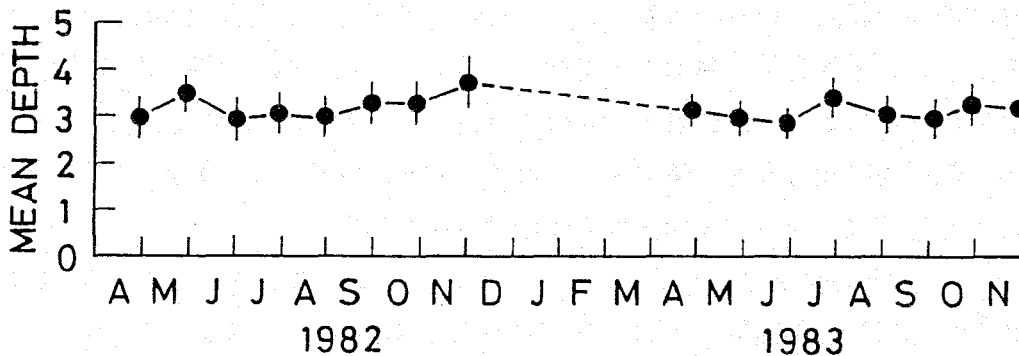


図-58 斜面上部プロットでのF・H層厚の季節変化（縦線は平均値の標準誤差）

Fig.58. Seasonal changes in the depth of F·H layer in the ridge plot.

Vertical bar indicates standard error of mean.

斜面の上下という環境の違い、あるいはムル・モルというA₀層の量的、質的な違いに対する土壤動物群集の分布の違いは、そこに成立しているササラダニ群集にハビタットや食物といった資源の利用を通して影響していると考えられる。Petersen & Luxton(1982)はIBPによるデータをまとめ、世界各地の温帯林においてムルとモルの2つの土壤腐植タイプで土壤動物相が異なっていることを示した。これによると小形節足動物の現存量は乾燥重でモルでは1.07g/m²、ムルでは2.21g/m²であり、大形土壤動物の現存量は同様に、モルで6.59g/m²、ムルで1.49g/m²となっていて、小形節足動物はモルで多く、逆に大形土壤動物はムルで多くなっていた。

こうしたムルとモルの間にみられた傾向は本調査地の斜面上部のモルと下部のムルにおいても認められた。斜面の上下部両プロットでの土壤動物相を比較すると、ササラダニと同様、他の小形節足動物もDiptera larvaeを除いて斜面上部での個体数密度が高くなっていた（表-21）。同様に、

表-21 斜面上下部両プロットでの小形節足動物の平均個体数密度

Table 21. Annual mean densities for soil microarthropods.

Group	1982		1983	
	Ridge	Bottom	Ridge	Bottom
Oribatei	52400±4520	26000±1800	57200±5440	31000±1920
Collembola	58000±8200	32000±4200	58800±3920	36000±3490
Gamasida	21200±2080	10600±1040	23200±1400	10160± 840
Actinedida	5120± 756	1200± 168	6640± 944	2080± 284
Tarsonemida	920± 252	480± 148	920± 164	1200± 280
Acaridida	9200±2560	3560± 608	10440± 860	5520±1104
Diptera larvae	1680± 236	4440± 568	1360± 184	4400± 276

Numbers per m² with standard errors.

本調査地と同じ天然林の別の斜面でTakeda(1981)は、トビムシの場合にも斜面上部の方が密度が高いことを示している。また、本調査地の斜面の上下部で1982年8月29-30日に掘り取り調査を行って求めた大形土壤動物の個体数や現存量にも違いがみられた(表-22)。現存量は斜面下部の方が多く、特に大形ミミズ類の現存量に大きな違いがみられた。同様に渡辺(1972)は、本調査地周辺の天然林で斜面上部から下部に向かって大形土壤動物の現存量が増大することを示した。一方、Tsukamoto(1977, 1985)は同じ地域の天然林で、ミミズ群集には斜面の上下部で種数や種組成に大きな差がないとしたが、2種の等脚類では斜面下部の方が現存量が多いとした。これらのことから、本研究での斜面上下部のモルモル両タイプにおける土壤動物相にみられる対比が、広く温帯林土壤でのモルモル両タイプでの土壤動物相と同じ関係になっていることが言える。

斜面の上下部での土壤構造の違い、特にA₀層の堆積様式の違いをもたらすものとして大形土壤動物の現存量の違いが考えられる。斜面下部では大形土壤動物によるリターの消費量が多く、F・H層の形で堆積しないのに対し、斜面上部では大形土壤動物による消費が少なく、F・H層として堆積しているものと考えられる。土壤中の総有機物量は炭素量で表現するとA₀層と70cmまでの鉱質土壤に含まれる量をあわせて、本研究の同一の尾根の南側の斜面上部で57.77t/ha、斜面下部で96.18 t/haという値が得られている(片桐・堤 1978)。しかし、ササラダニが生育している土壤の表層に限ってみると、田村(1983)は本研究と同じ斜面においてA₀層と10cmまでの表層土では斜面上部で62.9t/ha、斜面下部で33.3t/haという値を示しており、単純に炭素量で斜面の上下部の有機物量を比較した場合、上部の方がササラダニにとって利用可能な量が多いと考えることができる。このことは斜面の上下部での個体数密度の違いを説明している。さらに、斜面下部では上部に比べて Fragment feederの占める割合が高くなっていて(図-47)、斜面の上下部での大形土壤動物の活動性の違いがササラダニ群集の食性割合に反映されていると考えることができる。斜面下部では大

表-22 斜面上下部両プロットでの大形土壤動物の個体数密度と現存量

Table 22. Densities and biomass of soil macrofauna.

Group	Ridge		Bottom	
	Density*	Biomass**	Density	Biomass
Large Oligochaeta	24.4	869	77.8	3316
Enchytraeidae	15.6	14	157.8	179
Isopoda	71.1	293	62.2	200
Amphipoda	0	0	8.9	24
Chilopoda	106.6	218	144.4	279
Diplopoda	15.6	48	17.8	42
Symphyla	17.8	3	6.7	1
Aranea	40.0	43	57.8	98
Diptera larvae	2.2	+	28.9	18
Coleoptera adults	2.2	12	13.3	56
Coleoptera larvae	46.7	185	22.2	75
Others	24.5	116	102.2	503
Total	366.7	1801	700.0	4791

* numbers per m²

** wet weight g per m²

形土壤動物の摂食活動や排せつによる細片化された有機物が食物資源として多く存在しており、食物資源の構成が上部とは異なると考えられる。斜面上部では微生物食と植物遺体食が多く、下部では細片を食べる種が多いことは、斜面上部ではカビを中心とする分解、下部では大形土壤動物による分解が特徴的であり、ササラダニはこのような分解過程において利用できる資源をうまく利用していると考えられる。

冷温帯林では落葉の分解は数年を要し、森林土壌においてはさまざまな分解段階の有機物が全体として安定して存在しているので、毎年新鮮なリターが分解、変質していく過程でリターバッグでみられたような分解に伴う種構成の変化があってもA₀層及び、表層土におけるササラダニ群集は全体としては安定していると考えられる。そしてこのことは同時に土壌全体でのササラダニの種数を高めていると言える。このような土壌中の資源量の安定性は、長い生活史を可能にしていると言える。すなわち、資源量の変動したり、季節的に出現したりするような場合には、それを利用する種は資源の変動に対応しなければならないが、ササラダニ群集は安定した資源を利用しており、種的生活史を資源量の変動に対して調節する必要がないものと考えられる。

の生活史を資源量の変動に対して調節する必要がないものと考えられる。

これらのことからササラダニ群集は、季節的な変化の少ない土壌有機物の利用に際してゆるやかに進行する分解過程に対応しつつ、ハビタットと食性による分割を行うことにより多様で安定した群集構造を成立させていると考えることができる。

摘要

1. 京都府北部の京都大学芦生演習林内の落葉広葉樹林の一斜面で1981年から1985年の5年間、ササラダニ群集の動態を調査した。
2. 斜面では位置によって土壌の性質が異なり、斜面上部では乾性褐色森林土でモル型腐植、下部では適潤性褐色森林土でムル型腐植がみられた。
3. ササラダニ群集の個体数密度、構成種にも斜面上下部で違いがみられた。年間の平均個体数は斜面上部で52400/m² (1982年)、57200/m² (1983年)であり、斜面下部では26000/m² (1982年)、31000/m² (1983年)となっていて、斜面上部では下部の2倍の個体数密度を示した。一方、群集を構成する種数にはプロット間の差はなく、一回のサンプリングで50-60種、2年間の合計で斜面上部では100種、下部では101種が出現し、82種が斜面の上下部に共通して出現していた。
4. 斜面上下部での優占的な数種について、飼育と齡構成の解析から野外での生活史を明らかにした。発育速度は温度依存的であった。多くの種は1から4卵を蔵卵しており、春から夏にかけて産卵し、成虫の寿命は長いと推定された。同一種における斜面上下部での生活史の違いは認められなかった。
5. ササラダニ群集の数的構造は斜面下部の方が多様度、均衡度がやや高かった。構成種数に差がないことから、この違いは斜面上部で優占種の個体数割合が高く、特定の種に偏っていることを示していた。群集の個体数密度、種組成、群集構造ともに季節変化が少なく安定していた。
6. 多くのササラダニは土壌の表層、特にL層直下に集中して生息しており、それぞれの種の垂直分布は重複していたが、土壌の下層ほど大形種が減少し、平均体長は小さくなった。優占種間では体長の近い種どうしで生息深度が異なる傾向がみられ、利用する土壌孔隙の大きさが種によって異なることが示唆された。
7. ササラダニの食性をMacrophytophages (植物遺体食性)、Panphytophages (広食性)、Microphytophages (菌食性)、Fragment feeders (細片食性)の4つに分けることにより、口器である鋏角の形状との対応関係を明らかにすることができた。すなわちMacrophytophages, Panphytophagesといった植物遺体を直接食べることでできるグループでは鋏角の形状比が0.6-0.7より大きく、Microphytophages, Fragment feedersではそれより小さい傾向を示した。Fragment feedersは大形土壌動物などによりすでに粉砕された後の植物遺体や微生物を食べていると考えられ、口器は小形であり、胃内容物はすべて細かな粒子から成っていた。このようなグループの存在は食物としての資源利用の幅を広げていると考えられた。
8. ブナのリターバッグを1981年の11月に設置したところ、翌年の6月からササラダニの個体数が増加し、秋にはほぼ安定した。斜面の上下部の林地での群集構造の違いにもかかわらず、バッグ中の群集の変化は類似していた。バッグ中の葉量を変えた場合にも群集の変化は同様であった。バッグ中の葉量の増加は個体数を増大させたが、種数の増加は少なかった。これらのことからササラダニの個体数や種数はハビタットの構造に強く規定されているものと考えられ、バッグの中ではリタ

一の分解過程に応じたバグ中の群集が成立していると考えられた。

9. リターの分解による資源としての利用可能性は、分解の進行に伴いゆるやかに増大すると考えられた。土壌での有機物はササラダニにとって安定した生息場所および食物資源と考えられ、群集構造を資源の利用様式の面からみると、土壌有機物、微生物体といった安定した資源を利用していることが群集構造の安定性をもたらしているものと考えられた。

10. 斜面の上下部での個体数、群集構造の違いをもたらすものとして、土壌有機物の違いすなわち資源の存在様式の違いが考えられた。斜面下部では大形土壌動物による資源のすみやかな利用がササラダニ個体数の低下とFragment feedersの割合の増加をもたらしていると考えられた。このことは世界中の温帯林土壌におけるムルとモルの2つの腐植タイプにおける土壌動物群集の構成を説明していた。

11. 以上のことから、ササラダニ群集は土壌有機物という資源の存在様式に強く影響を受けた群集構造を持つものと考えられた。

Summary

Oribatid mite communities were studied in a deciduous broad-leaved forest in Ashiu School Forest of Kyoto University, north of Kyoto Prefecture, Japan.

A dry-type brown forest soil was developed on the ridge of the slope with a mor-type soil organic layer, a wet-type brown forest soil was developed on the bottom of the slope with a mull-type soil organic layer.

Community structures were different between the two plots. Annual mean abundance in the ridge plot was 52,400 per m^2 and 572,200 per m^2 in 1982 and 1983 respectively, and in the bottom plot 26,000 per m^2 and 31,000 per m^2 in 1982 and 1983 respectively. Annual mean abundances were two times higher in the ridge plot than in the bottom plot. Number of species were not different in the both plots, and 50 to 60 species were observed in each sampling occasion. During the study period from 1982 to 1983, total of 100 and 101 species were observed in the ridge and the bottom plot respectively, 82 species were common in the both plots.

Life histories of some dominant species in the both plots were estimated using laboratory culture and age-structure analysis of oribatid mite populations. Development of eggs and juveniles was dependent on temperature conditions. In most species, number of eggs carried by gravid females were one to four and egg deposition mainly occurred during from spring to summer. Most of dominant species were estimated to have one or two generations per year, life span of adults seemed to be long. There were no difference in life histories of species living in the both plots.

Diversity and evenness of community were higher in the bottom plot than in the ridge plot. Dominance of a few species accounted for the lower diversity and evenness in the ridge plot. Abundance and structure of communities were stable during the

study period.

Vertical distribution of oribatid mites were studied in the both plots and majority of oribatid mites occurred in the 0 to 2 cm layer including the litter layer. Individual species showed habitat preference within the soil profiles. Larger species tended to distribute in the upper layer of soil profiles while smaller species were found in the whole layers. Dominant species showed micro-habitat partition within a same soil layer.

Feeding habit of oribatid mites were studied using the gut contents analysis. Macrophytophages feeded on dead plant matter, panphytophages feeded on dead plant matter and microorganisms, and microphytophages feeded on microorganisms. Fragment feeders were feeding on unidentified finely particulated matter which were broken by other soil animals. Shape of mouth part were related to the feeding habits. Oribatid mites showed resource partitioning through the specialization of feeding habit.

Colonization process was studied using the litter bag method during the period from 1981 to 1985. Increase in the abundance of oribatid mites in the litter bags occurred after seven months in the both plots. Although community structures of oribatid mites in soils were different between the plots, community structure of oribatid mites were similar in the litter bags of both plots. The amount of habitat was important for the abundance of oribatid mites and not important for the species richness. Community structure of oribatid mites in the litter bags were related to the decomposition process of leaf litter.

Availability of litter as food resource for oribatid mites slowly increased through the decomposition process. Soil organic matter was considered to be stable habitat and food resource for oribatid mites. Stability of oribatid mite communities was related to the stability of habitat condition and food resource in the soils.

Community structure of oribatid mites were related to the structure and amounts of soil organic layers developed in each

plot. Community structures of present study were compared with those of soil animals in the mull and mor type soils. In the bottom of the slope, rapid resource utilization by soil macro fauna caused the decrease in the abundance of oribatid mites and the increase in the proportion of fragment feeders among oribatid mites. Results of this study explained the difference in the structure of soil animal communities between in mor and mull type soils in temperate forests of the world.

引用文献

- 1) Anderson, J.M. (1971) Observations on the vertical distribution of Oribatei (Acarina) in two woodland soils. IV. Colloquium Pedobiologiae, C.R. 4eme Col. Int. Sol.: 257-272
- 2) ----- (1975) Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. J. Anim. Ecol., 44: 475-495
- 3) ----- (1978a) Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats. Oecologia, 32: 341-348
- 4) ----- (1978b) Competition between two unrelated species of soil Cryptostigmata (Acari) in experimental microcosms. J. Anim. Ecol., 47: 787-803
- 5) Aoki, J. (1964) A new aquatic oribatid mite from Kauai Island. Pacific Insects 6: 483-488
- 6) 青木淳一 (1964) 奥日光のササラダニ群集構造と植生および土壌との関連. V. 土壌とササラダニ群集構造. 日生態会誌、14: 105-116
- 7) Aoki, J. (1977) Soil animal community: Acari-Oribatida. -In Kitazawa, Y(ed.) Ecosystem analysis of the subalpine coniferous forest of the Sigayama I.B.P. area, Central Japan. JIBP Synthesis Vol.15, Univ. Tokyo Press, : 107-110
- 8) 青木淳一・原田 洋 (1981) 愛鷹山・天城山・箱根山のブナ林土壌のササラダニ相の比較. 国立科学博物館専報、14: 85-93
- 9) Bal, L. (1982) Zoological ripening of soils. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen, : 365 pp.
- 10) Balogh, J & S. Mahunka (1983) The soil mites of the world. Volume I. Primitive Oribatids of the Palaearctic region. Elsevier Amsterdam, : 372 pp.
- 11) Behan, V.M. & S.B. Hill (1978) Feeding habits and spore dispersal of Oribatid mites in the North American arctic. Rev. Ecol. Biol. Sol, 15: 497-516
- 12) Behan-Pelletier, V.M. & S.B. Hill (1983) Feeding habits of sixteen species of Oribatei (Acari) from an acid peat bog, Glenamoy, Ireland. Rev. Écol. Biol. Sol, 20 ; 221-267
- 13) Berthet, P.L. (1964) Field study of the mobility of Oribatei (Acari), using

- radioactive tagging. *J.Anim.Ecol.*, 33: 443-449
- 14) Berthet, P.L. & G.Gerard (1965) A statistical study of microdistribution of Oribatei (Acari) Part I. The distribution pattern. *Oikos* 16: 214-227
- 15) Block, W.(1966a) Seasonal fluctuations and distribution of mite populations in moorland soils, with a note on biomass. *J.Anim.Ecol.*, 35: 487-503
- 16) ----- (1966b) The distribution of soil acarina on eroding Blanket Bog. *Pedobiologia*, 6: 27-34
- 17) ----- (1980) Survival strategies in polar terrestrial arthropods. *Biol.J.of the Linnean Society*, 14: 29-38
- 18) Bornebusch, C.H. (1930) The fauna of forest soil. *Forstl.Forsogsv.Danm.*, 11: 1-224
- 19) Choudhuri, D.K. & T.Pande (1979) High altitude soil animals and their relation with soil factors, with special reference to mites. *Rev.Écol.Biol.Sol*, 16: 219-226
- 20) Crossley, Jr.D.A. & M.P.Hoglund (1962) A litter-bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter. *Ecology*, 43: 571-573
- 21) Douce, G.K. & P.A.Crossley, Jr. (1977) Acarina abundance and community structure in an arctic coastal tundra. *Pedobiologia*, 17: 32-42
- 22) Fujikawa, T. (1970) Distribution of soil animals in three forests of Northern Hokkaido. II. Horizontal and vertical distribution of Oribatid mites (Acarina: Cryptostigmata). *Appl.Ent.Zool.*, 5: 208-212
- 23) ----- (1975) Spatial distribution of Oribatid mites in small areas II. The distribution pattern of some oribatid species. *Appl.Ent.Zool.*, 10: 254-262
- 24) Gourbière, F., J.C.Lions & R.Pepin (1985) Activité et développement d'Adoristes ovatus (C.L.Koch, 1839) (Acarien, Oribate) dans les aiguilles d'Abies alba Mill. Relations avec la décomposition et les microflores fongiques. *Rev.Écol.Biol.Sol*, 22: 57-73
- 25) Grandjean, F. (1941) Statistique sexuelle et parthénogenèse chez les Oribates (Acariens). *Acad.Sci.inst.France*, 212: 463-467
- 26) ----- (1950) Observations éthologique sur Camisia segnis et Platynothrus

peltifer. Bull.Mus.nat.Hist.natur. Paris, 2e serie, 22: 224-231

27) Haalørv (1960) Microarthropods from Danish soils. Oikos Suppl., 3: 1-176

28) Hågvar, S. & B.R.Kjøndal (1981) Succession, diversity and feeding habits of microarthropods in decomposing birch leaves. Pedobiologia, 22: 385 -408

29) Harding, D.J.L. (1969) Seasonal changes in the abundance of Cryptostigmata in the forest floor of an oak woodland. -In Proc.2nd.Int.Cogr.Acarology, Sutton Bonington 1967, Akademiai Kiado, Budapest: 31-35

30) ----- (1973) The phenology of Platynothrus peltifer(C.L.K.). -In Proc.3rd. Int.Cogr.Acorl., Prague 1971: 79-83

31) Hartenstein, R. (1962a) Soil Oribatei I. Feeding specificity, among forest soil Oribatei (Acarina). Ann.ent.Soc.Amer., 55: 202-206

32) ----- (1962b) Soil Oribatei II. Belba kingi, new species and a study of its life history. Ann.ent.Soc.Amer., 55: 357-361

33) ----- (1962c) Soil Oribatei III. Studies on the development, biology, and ecology of Metabelba montana and Eremobelba nervosa. Ann.ent.Soc.Amer., 55: 361-367

34) ----- (1962d) Soil Oribatei IV. Observations on Ceratozetes gracilis. Ann. ent.Soc.Amer., 55: 583-586

35) ----- (1962e) Soil Oribatei V. Investigations of Platynothrus peltifer (Acarina: Camisiidae). Ann.ent.Soc.Amer. 55: 709-713

36) ----- (1962f) Soil Oribatei VI. Protoribates lophotrichus (Acari: Haplozetidae) and its associations with microorganisms. Ann.ent.Soc.Amer., 55: 587-591

37) ----- (1962g) Soil Oribatei VII. Decomposition of conifer needles and deciduous leaf petioles by Steganacarus diaphanum (Acarina: Phthiracaridae). Ann.ent. Soc.Amer., 55: 713-716

38) Holt, J.A. (1981) The vertical distribution of cryptostigmatic mites, soil organic matter and macroporosity in three North Queensland rainforest soils. Pedobiologia, 22: 202-209

39) 伊藤嘉昭 (1975) 動物生態学 -上卷- . 古今書院. : 226 pp.

- 40) Iwao, S. (1968) A new regression method for analyzing the aggregation pattern of animal populations. *Res.Popul.Ecol.*, 10: 1-20
- 41) Jalil, M. (1965) The life cycle of *Hermannia scabra* (C.L.Koch, 1979)(Acarina -Oribatei). *Oikos*, 16: 16-19
- 42) 金子信博 (1984) 土壤小形節足動物のリターバッグへの侵入過程. 第95回日本林学会大会発表論文集、271-272
- 43) Kaneko, N. (1985) A comparison of oribatid mite communities in two different soil types in a cool temperate forest in Japan. *Pedobiologia*, 28: 255-264
- 44) Kaneko, N. & H.Takeda (1984) A preliminary study on oribatid mite communities in the cool temperate forest soils developed on a slope. *Bull.Kyoto Univ.Forests*, 56: 1-10
- 45) 片桐成夫・堤利夫 (1978) 森林の物質循環と地位との関係について (V) 斜面上部と下部の林分における物質循環の相違. *日林誌*, 60: 195-202
- 46) 木元新作 (1976) 動物群集研究法 I. 一多様性と種類組成一. 共立出版、192 pp.
- 47) Lebrun, P. (1965) Contribution à l'étude écologique des Oribates de la litière dans une forêt de Moyenne-Belgique. *Mem.Inst.Sci.Nat.Belg.*, 153: 1-96
- 48) ----- (1970) Écologie et biologie de *Nothrus palustis* (C.L.Koch) 3e note. Cycle de vie. *Acarologia*, 12: 193-207
- 49) Lloyd, M. (1967) 'Mean crowding'. *J.Anim.Ecol.*, 5: 31-43
- 50) Luxton, M. (1972) Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia*, 12: 434-463
- 51) ----- (1981a) Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. III. Introduction to the field populations. *Pedobiologia*, 21: 301-311
- 52) ----- (1981b) Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. IV. Developmental biology. *Pedobiologia*, 21: 312-340
- 53) ----- (1981c) Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. V. Vertical distribution. *Pedobiologia*, 21: 365-386
- 54) ----- (1981d) Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. VI. Seasonal population changes. *Pedobiologia*, 21: 387-409
- 55) ----- (1982) The ecology of some soil mites from coal shale tips. *J.Appl.*

Ecol., 19: 427-442

56) Macfadyen, A. (1961) Improved funnel-type extractors for soil arthropods. J.Anim.Ecol., 30: 171-184

57) Mitchell, M. (1977a) Population dynamics of oribatid mites (Acari, Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. Pedobiologia, 17: 305-319

58) ----- (1978) Vertical and horizontal distributions of oribatid mites (Acari: Cryptostigmata) in an aspen woodland soil. Ecology, 59: 516-525

59) ----- (1979) Effects of physical parameters and food resources on oribatid mites in forest soils. Recent Advance in Acarology Vol.I. Academic Press, : 585-592

60) Morisita, M. (1959) Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem.Fac.Sci.Kyushu Univ.Ser.E.(Biol.), 3: 65-80

61) Murphy, P.W. & M.Jalil (1964) Some observations on the genus Tectocepheus. Acarologia, fasc. h. s.(1st Int.Congr.Acarology, Fort Collins, 1963) :187-197 *

62) Oliver, J.H. (1983) Chromosomes, genetic variance and reproductive strategies among mites and ticks. Bull.Ent.Soc.Amer., 29: 8-17

63) Pande, Y.D. & P.Berthet (1973) Studies on the food and feeding habits of soil oribatei in a black pine plantation. Oecologia, 12: 413-426

64) ----- & ----- (1975) Observations on the vertical distribution of soil Oribatei in a woodland soil. Trans.R.ent.Soc.Lond., 127: 259-275

65) Pauly, F. (1956) Zur Biologie einiger Belbiden und zur Funktion ihrer pseudo stigmatischen Organe. Zool.Jb.Syst., 84: 275-328

66) Petersen, H. (1980) Population dynamics and metabolic characterization of collembola species in a beech forest ecosystem. -In Dindal, D.L. (ed.), Soil Biology as related to Land Use Practices. Proc.VII Int.Soil Zool.Colloq. of the I.S.S.S., Syracuse, N.Y., USA July 29-Aug. 3, 1979. EPA, Washington D.C.: 806-833

67) Perteren, H. & M.Luxton (1982) A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. Oikos 39: 288-388

68) Pielou, E.C. (1966) The measurement of diversity in different types of

- biological collections. J.Theor.Biol., 13: 131-144
- 69) Reeves, R.M. (1969) Seasonal distribution of some forest soil oribatei. Proc .2nd.Int.Cogr.Acar.1967,: 23-30
- 70) 林試土じょう部 (1976) 林野土壤の分類 (1975). 林試研報、280: 1-28
- 71) Rockett, C.L. & J.P.Woodring (1966) Biological investigations on a new species of Ceratozetes and Pergalumna (Acarina: Cryptostigmata). Acarologia, 8: 511-520
- 72) Saichuae, P., U.Gerson & Y.Henis (1972) Observations on the feeding and life history of the mite Nothrus biciliatus. Soil Biol.Biochem., 4: 155-164
- 73) 酒井正治、堤利夫 (1986) 落葉広葉樹林内の2タイプの土壤における炭素収支 (I) 落葉落枝量. 日林誌、68: 1-9
- 74) Schatz, H. (1979) Über Ernährungsbiologie von Oribatiden(Acari) im Hochgebirge (Obergurgl, Tirol). Ber.nat.-med.Ver.Innsbruck, 66: 7-20
- 75) ----- (1985) The life cycle of an alpine oribatid mite, Oromurcia sudetica Willmann. Acarologia, 26: 95-100
- 76) Schenker, R. (1986) Population dynamics of oribatid mites (Acari: Oribatei) in a forest soil ecosystem. Pedobiologia, 29: 239-246
- 77) Schulte, G. (1976) Zur Nahrungesbiologie der terrestrischen und marinen Milben familie Ameronothridae (Acari,Oribatei). Pedobiologia, 16: 332-352
- 78) Schuster, R. (1979) Soil mites in the marine environment. Recent Advances in Acarology, Vol.I.: 593-602
- 79) Sengbusch, H.G. (1954) Studies on the life hitstory of three oribatoid mites with observations on other species. Ann.ent.Soc.Amer., 47: 646-667
- 80) ----- (1958a) Zuchtversuche mit Oribatiden (Acarina). Naturwiss., 20: 1-2
- 81) ----- (1958b) The development of Nanhermannia nana (Nicolet), (Acarina, Oribatei); life history studies of Oribatei II. THE ANATOMICAL RECORD, 132: 504
- 82) Shereef, G.M. (1972) Observations on oribatid mites in laboratory cultures. Acarologia, 14: 281-291
- 83) ----- (1976) Biology of two oribatid species in Giza region. Acarologia, 18: 170-173

- 84) 芝実・青木淳一・石川和男 (1978) 谷川岳マチガ沢のブナ林の土壤ダニ類。—北沢右三編 各種生態系における野生動物の現存量に関する研究報告書 : 101-128
- 85) Siegel (1956) Nonparametric statistics for the behavioral science. McGraw-Hill, Tokyo, 312 pp.
- 86) スネデカー・コ克蘭 (1967) 統計的方法 原書第6版 畑村又好・奥野忠一・津村善郎 共訳. 岩波書店 546 pp.
- 87) Stanton, N.L. (1979) Patterns of species diversity in temperate and tropical litter mites. *Ecology*, 60: 295-304
- 88) Swift, M.J., O.W.Heal & J.M.Anderson (1979) Decomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology* volume 5. Blackwell Oxford,: 372 pp.
- 89) Takeda, H. (1979) On the extraction process and efficiency of MacFadyen's high gradient extractor. *Pedobiologia*, 19: 106-112
- 90) ----- (1981) A preliminary study on collembolan communities in a deciduous forest slope. *Bull.Kyoto Univ.Forests*, 53: 1-7
- 91) 田村和典 (1983) 森林土壌中の窒素の動態について —乾性土壌と適潤性土壌との比較—. 京都大学農学部修士論文 70 pp.
- 92) Thomas, J.O.M. (1979) An energy budget for a woodland population of oribatid mites. *Pedobiologia*, 19: 346-378
- 93) Tsukamoto, J. (1977) Soil macro-animals on a slope in a deciduous broad-leaved forest I. Two species of terrestrial isopoda: Ligidium japonicum and L.paulum. *Jap.J.Ecol.*, 26 201-206
- 94) ----- (1985) Soil macro-animals on a slope in a deciduous broadleaved forest II. Earthworms of Lumbricidae and Megascolecidae. *Jap.J.Ecol.*, 35: 37-48
- 95) 堤 利夫 (1973) 陸上植物群落の物質生産 I a (生態学講座5). 共立出版 60 pp.
- 96) Usher, M.B. (1970) Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: *Collembola*. *Pedobiologia*, 10: 224-236
- 97) ----- (1975a) Some properties of the aggregations of soil arthropods: *Cryptostigmata*. *Pedobiologia*, 15: 355-363
- 98) ----- (1975b) Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: *Cryptostigmata*. *Pedobiologia*, 15: 364-374

- 99) ----- (1976) Aggregation responses of soil arthropods in relation to the soil environment. In The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. In The 17th Symposium of The British Ecological Society, 15-18 April 1975, Blackwell Oxford, : 61-94
- 100) -----, P.R.Davis, J.R.W.Harris and B.C.Longstaff (1979) A profusion of species? Approaches towards understanding the dynamics of the populations of the micro-arthropods in decomposer communities. In: Anderson, R.M., B.D.Turner & L.R.Taylor (eds.): Population Dynamics. The 20th Symposium of the British Ecological Society London 5-7 April 1978. Blackwell, Oxford, pp.359-384
- 101) Wallwork, J.A. (1969) Some basic principles underlying the classification and identification of cryptostigmatid mites. In J.G.Sheals (ed.) The Soil Ecosystems.: 155-168
- 102) ----- (1983) Oribatids in forest ecosystems. Ann.Rev.Entomol., 28: 109-130
- 103) 渡辺弘之 (1972) 森林における大型土壤動物の落葉粉碎と土壤耕耘に関する研究 1. 個体数・現存量と環境要因. 京大演報、44; 1-19
- 104) Webb, N.R. (1977) Observations on Steganacarus magnus. General biology and life cycle. Acarologia, 19: 686-696
- 105) Weigmann, G. (1979) On the life cycle of oribatid mites as observed in the laboratory and in the field. Proc.4th Int.Congr.Acarology 1974, Akademiai Kiado Budapest, : 75-81
- 106) West, C.C. (1984) Micro-arthropod and plant species associations in two subarctic terrestrial communities. Oikos, 42: 66-73
- 107) Witkamp, M. & J.van der Drift (1961) Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. Plant and Soil, 15: 295-311
- 108) Wood, T.G. (1967a) Acari and Collembola of moorland soils from Yorkshire, England II. Vertical distribution in four grassland soils. Oikos, 18: 137-140
- 109) ----- (1967b) Acari and Collembola of moorland soils from Yorkshire, England III. The micro-arthropod communities. Oikos, 18: 277-292
- 110) Woodring, J.P. & E.F.Cook (1962) The biology of Ceratozetes cisalpinus Berlese, Scheloribates laevigatus Koch, and Oppia neerlandica Oudemans (Oribatei

), with a discription of all stages. *Acarologia*, 4: 101-137

111) Wooley, T.A. (1960) Some interesting species of oribatid ecology (Acarina).
Ann.ent.Soc.Amer., 53: 251-253

資料

京都大学農学部附属演習林気象報告. 1962, 1981.