

落葉の分解と土壤生物

相 馬 潔

K. Soma: The relation between soil organisms and leaf litter decomposition

生態系における物質とエネルギーの生物群集を通じての流れは、生産者である緑色植物を起点として草食動物から肉食動物へと向う生食連鎖 (grazing food chain) と、植物枯死体や動物の遺体、排出物を無機物にまで分解する腐生連鎖 (detritus food chain) に分けられる。陽光を浴びて活動する昆虫や鳥、哺乳類のほとんどは生食連鎖に加わる生物であり、他方、腐生連鎖にはカビやバクテリアなどの微生物と土の表面やその中に生活する無数の小動物が含まれている。

腐生連鎖は目立たない存在ではあるが、しかし、生態系の機能としては生食連鎖よりも重要かつ不可欠のものである。一般的に、陸上生態系においては緑色植物により生産された有機物の90%以上は落葉・落枝などとして地表面に供給される。大型の草食動物が群をなして生息しているサバンナにおいてさえ生食連鎖へと流れる有機物量は純生産量の25%以下であると見做られている。もし腐生連鎖が成立しなければ、土壤中から栄養塩類を吸収しつつした緑色植物はやがて衰退してしまい、地表には厚く堆積した有機物が残されるであろう。

1. 落葉の消失と土壤動物

植物枯死体、とりわけ落葉の消失と土壤中に生息する動物の活動との関係はDarwin (1881) 以来多くの研究者の研究対象とされてきている。Kupcheva (1960) はナラ (*Quercus robur*) の落葉の重量減少を土壤動物の存在と関連させて調査した。ナフタリンを散布して土壤動物を排除した地点では放置した落葉の91%が放置後140日目に回収されたが、対照の土壤動物を排除してない地点では同期間に45%まで減少した。これは落葉の消失におよぼす土壤動物の影響の大きさを示すものであった。

落葉の種類により消失速度に差のある事も知られており、その一因として土壤動物の落葉嗜好性が考えられる。ミミズやヤスデのような大型土壤動物は一般にニワトコやニレ、トネリコなどをカシ、ブナやマツなどの針葉樹よりも好むとされている。

Satchell and Lowe (1966) は円形に打ちぬいた各種落葉をミミズに与え、穴に引きこまれる枚数から嗜好性を推定し、同時に落葉の物理的・化学的性

質をも分析して両者の関係を検討している。その結果、単一の要因から嗜好性を説明できないとしながらも、ポリフェノール類、特にタンニン含量を重要な要因としてあげている。King and Heath (1967) もポリフェノール含量の低い落葉が含量の高い落葉よりも早く摂食される事を見出している。

あまり好まれない落葉でも一定期間野外に放置されると好まれるようになる事が多い。これは不嗜好性物質の微生物による分解や降雨などによる溶脱によって説明される事が多い。前出のSatchell and Lowe と King and Heath も風化作用を受けた落葉ではポリフェノール含量が低下することを報告している。Cameron and LaPoint (1978) は粉末にして水で抽出したナンキンハゼの葉は未処理の葉よりもダンゴムシによって多量に消費されることを観察している。しかし、Minderman and Daniels (1967) は落葉上で増殖するカビなどの菌体そのものも可食性の増加に寄与するものと推論している。

2. ワラジムシの落葉嗜好性と落葉の腐朽段階

日本の海岸クロマツ林には陸生甲殻類のワラジムシ類がかなり高密度に生息している (相馬, 1975)。宮城県仙台市の東方約10 kmの深沿海岸には幅約300 mから500 mのクロマツ人工林が海岸線に沿って帯状に広がっている。この林でのワラジムシ (*Porcellio* sp.) の平均密度と平均現存量はそれぞれ約275 個体/m²と4.5 g/m²で、この林の大型土壤動物ではもっとも重要な種となっている。

表1 ワラジムシの消化管内容物組成 (%)

採集地	植物質	菌糸	動物質	その他
菌糸少	78.2	14.4	1.3	6.1
菌糸多	34.1	64.7	0.1	1.0
対 照	74.0	24.1	0.0	1.9

対照は菌糸の多い地点の落葉を菌糸が付着したまま粉末にしたものである。

ワラジムシの消化管内容物の組成をみると通常は植物質が73%から88%を占めているが、表1に示すように、菌糸の集積している地点から採集したワラジムシでは菌糸の割合が65%にも達している。この

値は対照よりも明らかに高いものであった。このことから、ワラジムシはクロマツ落葉を主に摂食するが、条件によっては菌糸をも積極的に摂食すると推定される。

ところで、林床に堆積しているクロマツ落葉には様々の腐朽段階のものが含まれている。主に色と手ざわりを判別基準にして、それらは褐色葉、暗褐色葉、黒褐色葉、黄色葉そして黄色腐朽葉に区別する事ができた。

ワラジムシに各腐朽段階の落葉を1、そのまま
2. 粉末にして 3. 粉末葉をエーテル抽出処理をして 4. 更に冷水および熱水抽出処理をした物を与えて摂食量と同化量を測定した(表2)。この実験から腐朽段階が進めば摂食量が増加する事と、腐朽度の低い落葉では粉末にする事が摂食量の増加に効果のある事が明らかになった。粉末にして水溶性成分を除去すると、どの腐朽段階でも摂食量は24μg/mg/日前後へ減少し、同化量もゼロになってしまう。これらの実験結果は落葉の物理的強度と水溶性成分がワラジムシの落葉嗜好性に影響する主要な

要因である事を示唆するものである。

3. クロマツ落葉の腐朽と真菌類

Saitô(1957, 1966)はブナ落葉の微生物的腐朽過程には2つの型のある事を報告している。その1つは、グニン分解能をもつCollybiaやMycenaのような落葉生息担子菌によるもので、褐色葉を黄色化葉や繊維質葉へと腐朽させてゆく。他の1つは担子菌以外の多くの真菌類が関与するものである。

表3は各腐朽段階のクロマツ落葉に出現する主要な真菌類を示したものである。針葉への真菌類の付着、侵入はすでに生葉時からみられる。オーレオバシディウムやクラドスポリウムのような葉面菌は生葉表面で葉からの浸出物や昆虫類の分泌物などを栄養源に生活しているが、落葉後もしばらくは活発に生育する事ができる。ロホデルミウムやケナングウムは生葉内部に潜伏しているが、地表への落下とともに菌糸を広げ、ついには特徴的な子実体を形成するようになる。落葉後に針葉内部に侵入するデスマジエレラや針葉表面を網目状の褐色菌糸でつつむエンドフラグミアも出現するようになる。このような過程を経

表2 各腐朽段階の落葉の摂食量(μg1mg1日)と同化量(μg1mg1日)に各処理の与える効果

処 理	褐 色 葉		暗 褐 色 葉		黒 褐 色 葉		黄 色 腐 朽 葉	
	摂食量	同化量	摂食量	同化量	摂食量	同化量	摂食量	同化量
未 処 理	19.5	9.4	51.1	7.6	202.8	8.8	192.3	8.3
粉 末	101.2	9.1	76.8	7.4	213.6	8.1	231.5	8.2
エーテル抽出	139.0	8.3	112.5	3.4	160.6	4.1	257.3	3.9
冷 水 抽 出	94.1	4.6	79.1	2.6	75.7	2.1	72.6	0.0
熱 水 抽 出	25.3	-0.2	25.9	-1.8	22.3	-0.6	25.4	-1.5

表3 クロマツ針葉の腐朽段階と主な真菌類 (Soma and Saitô: 1979)

	生 葉	褐色葉	暗 褐 色 葉	黒 褐 色 葉	黄 色 腐 朽 葉
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arn.	c	f			
<i>Cladosporium</i> spp.	c	f			
<i>Pestalotia</i> sp.	c	f			
<i>Phoma</i> sp.	f				
<i>Lophodermium pinastri</i> (Schrad.) Chev.	a	a			
<i>Cenangium</i> sp.	a	a	a	f	
<i>Desmazierella acicola</i> Lib.		f	a	a	
<i>Endophragmia alternata</i> Tubaki & Saitô			a	a	
Unidentified-F 1051			a	a	
<i>Kriegeriella mirabilis</i> Höhn			c	a	
<i>Marasmius androsaceus</i> (L.ex Fr.) Fr.			a	a	
<i>Collybia confluens</i> (Fr.) Quel.					a
<i>Collybia dryophila</i> (Fr.) Quel.					f

Symbols: a, abundant; c, common; f, frequent.

て、褐色葉は光沢を失い暗色化して黒褐色葉へと変化してゆく。

他方、アマタケ (*Collybia confluens*) やモリノカレバタケ (*Collybia dryophila*) は落葉の顕著な腐朽を引き起す。これらのキノコに冒された落葉はリグニンの分解を受けて脱色され、黄色葉を経て軟弱な黄色腐朽葉へと腐朽されてゆく。オチバタケ (*Marasmius androsaceus*) もリグニン分解能があるようで、滅菌した落葉に本種を接種・培養すると落葉は黄変する。しかし、野外では落葉を黄変させる事はないらしく、黒色毛髪状の本種の菌糸束は暗褐色葉や黒褐色葉表面に豊富に観察される。

表4は各腐朽段階の落葉の化学成分と物理的強度を示したものである。物理的強度は落葉上に垂直に保持した針の先端が落葉を貫通するのに必要な力を測定したものであり、褐色葉での必要な力を100とした相対強度で表わしてある。暗色化過程ではアルコール可溶成分、灰分と粗タンパク質の含量増加と相対強度の減少が認められる。黄色腐朽葉ではリグニン含量の減少と水溶性成分および粗タンパク質含量の増加が顕著である。相対強度の低下にも著しいものがある。

摂食実験の結果と落葉の腐朽段階による物理的・化学的特性を対比してみるならば、真菌類による落葉の腐朽がワラジムシの落葉可食性と深く関連している事が推察される。

表4 落葉の腐朽段階と化学的組成(%)
および相対強度

	褐色葉	暗褐色葉	黒褐色葉	黄色腐朽葉
エーテル可溶性成分	9.07	7.48	7.10	5.72
水溶性成分	10.81	6.65	8.81	24.93
アルコール可溶性成分	4.43	6.83	10.01	7.94
ヘミセルロース	12.29	12.84	11.92	10.18
セルロース	25.29	26.52	22.45	29.04
リグニン	31.38	33.88	36.13	6.50
粗タンパク質	2.50	3.81	4.69	10.44
灰分	2.66	3.36	3.96	5.82
相対強度	100.0	54.1	42.6	14.8

4. 真菌類の腐朽作用とワラジムシの可食性

真菌類の腐朽作用とワラジムシの落葉可食性の関連をより明瞭に示すために、滅菌した褐色葉に数種の真菌類を接種・培養してワラジムシに与え摂食量を測定した。菌体そのものとしてはケナングウムは良く摂食されるが、コリビアやマラスミウスはあま

り好まれない。腐朽力の指標としての相対強度の低下をみると、コリビアの腐朽力が最も強く、ケナングウムの腐朽力は弱い。培養前期と培養後期の接種葉のワラジムシによる摂食量を比較すると、いずれの接種葉でも後期の方が多く摂食されている。これは腐朽の進行により可食性が増大する事を示すものである(表5)。

しかし、腐朽程度と摂食量の関係を検討するなら、ケナングウムにくらべコリビアやマラスミウスでは腐朽程度から期待される程には摂食量が増加していない事に気付く。さらにマラスミウスでは培養前期の接種葉の摂食量は対照よりも明らかに減少している。これらの事実はマラスミウスやコリビアの菌体そのものに、あるいはそれらの生産物に摂食を阻害する物質が含まれている事を示唆している。

表5 真菌接種葉とその冷水抽出液の
摂食量(μg/mg/日)

	培養菌体 摂食量	菌接種葉		冷水抽出液	
		培養日数	相対強度	摂食量	培養日数
<i>Cenzangium</i>	267.3	25	94.2%	16.2	70
		150	61.8%	30.7	205
<i>Collybia</i>	38.5	30	93.8%	10.7	70
		130	17.2%	24.7	206
<i>Marasmius</i>	45.5	60	62.0%	6.0	70
		150	25.8%	19.2	206
Control	—	0	100.0%	13.9	0
					201.3

真菌接種葉を冷水で24時間抽出した液をろ紙粉末を寒天で固めたものに加えてワラジムシに与えると、ケナングウムでは対照よりも多く摂食されるが、コリビアとマラスミウスの場合は摂食量の激しい低下がみられた。加えて、冷水抽出処理を受けた接種葉では摂食量は増加し、マラスミウスに強く腐朽された接種葉の場合はその摂食量は自然の黄色腐朽葉の摂食量に達した。したがって、摂食を阻害する物質は水溶性成分に含まれていると考えられる。

ワラジムシのクロマツ落葉摂食の第一条件は落葉の物理的強度の低下であった。これは細胞壁の主成分であるセルロースやリグニンの分解によりもたらされる。それと同時に、化学的成分、特に水溶性成分はワラジムシにより同化される部分であり、摂食量にも影響を与えるものであった。

林床での落葉の腐朽過程にはすでに述べたように多種多様の真菌類が関与しており、落葉の表面や組織中にはそれら真菌類の菌体が少なからず含まれている。ワラジムシは菌体の種類に対してかなりはっきりした嗜好性を示すので、落葉に含まれる菌体もまた可食性に影響している事は充分にあり得る事である。腐朽力の強い落葉生息担子菌類には不嗜好性

物質を生産するものもあるが、そのような物質は他の微生物の作用や溶脱などにより落葉中からは急速に失われるのであろう。

5. 分解者としての土壌動物

生態系を構成する生物要素はその機能により生産者、消費者、分解者に区分されるが、消費者と分解者の区別はかなり便宜的なものである。一般的には動物を消費者、菌類などの微生物を分解者としている。しかし、分解 (decomposition) を「まだ生きている植物体に付着している段階からまでは細胞構造全体の判別できない腐植の段階までの死んだ植物の機械的分断 (mechanical disintegration)」(Satchell, 1974) とするならば、土壌動物と微生物の落葉分解過程における作用は相互に不可分のものと言う事ができよう。

ワラジシの同化量はほぼ一定であるので、微生物の腐朽作用を充分に受けた落葉からは多量の糞が生産される事になる。落葉の糞化の意義についての実証的な研究例はあまり多くはないが、摂食と消化管通過による落葉の粉碎、分泌物の添加や可溶性成分の増加などが微生物に新たな活動の場を提供するとされている。実際に、ワラジシの糞を野外に放置してみると糞中の細菌数は同時に放置した落葉の細菌数の10倍に達し、真菌相も豊富になる。

このような土壌動物と微生物の相互関連をみる時、前者を機械的な分解者、後者を化学的分解者とする見解にも納得できよう。動物と微生物を消費者と分解者とするよりも、むしろ栄養摂取の形態から前者を摂食栄養者 (phagotrophs)、後者を浸透栄養者 (osmotrophs) (Odum, 1971) とする方が適当ではないだろうか。

引用文献

- Cameron, G. N. and T. W. LaPoint. 1978. Effects of tannins on the decomposition of chinese tallow leaves by terrestrial and aquatic invertebrates. *Oecologia (Berl.)* 32, 349 - 66.
- Darwin, C. 1881. The formation of vegetable mould through the action of worms with observation on their habits. London.
- King, H. G. C. and G. W. Heath. 1967. The chemical analysis of small samples of leaf material and the relationship between the disappearance and decomposition of leaves. *Pedobiologia* 7, 192-7.
- Kurcheva, G. F. 1960. The role of invertebrates in the decomposition of oak leaf litter. *Pocroredenye* 4, 16-23.
- Minderman, G. and L. Daniëls. 1967. Colonization of newly fallen leaves by microorganisms. In Graff and Satchell (ed.): *Progress in Soil Biology*. 3-9.
- Odum, E. P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. 三島 訳. 培風館.
- Saitô, T. 1957. Chemical changes in beech litter under microbiological decomposition. *Ecol. Review* 14, 209-16.
- Saitô, T. 1966. Sequential pattern of decomposition of beech litter with special reference to microbial succession. *Ibid.* 16, 245-54.
- Satchell, J. E. 1974. Litter-interface of animate/inanimate matter. In Dickinson and Pugh (ed.): *Biology of Plant Litter Decomposition*. xiii-xliv.
- Satchell, J. E. and D. G. Lowe. 1966. Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris*. In Graff and Satchell (ed.): *Progress in Soil Biology*. 102-19.
- 相馬 潔. 1975. 煙樹浜の大形土壌動物相. *Edaphologia* 12. 1-4.
- Soma, K. and T. Saitô. 1979. Ecological studies of soil organisms with reference to the decomposition of pine needles. 1. Soil macrofauna and mycofloral surveys in coastal pine plantation. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 16, 337-54.

〔植物ニュース〕47. セイタカアワダチソウ

Solidago altissima L.

以前諏訪に現われ退治されたかに見えたが、下諏訪町高浜湖畔と諏訪市西の神宮寺に僅か暮の寒さと斗っていることを知った。松本平でも塩尻市付近な

どに姿を見せたり消えたりしている。種子が秋発芽して冬を越してもその年には蕾を持つまでにはならないようである。

(浅川 富雄)