

下層植生であるアセビの有無がリター分解に与える 影響

川上, えりか

九州大学大学院生物資源環境科学府環境農学専攻森林環境科学教育コース

片山, 歩美

九州大学大学院農学研究院環境農学部門森林環境科学講座

菱, 拓雄

九州大学大学院農学研究院環境農学部門森林環境科学講座

<https://doi.org/10.15017/3051274>

出版情報 : 九州大学農学部演習林報告. 101, pp.1-6, 2020-03-27. 九州大学農学部附属演習林
バージョン :
権利関係 :

下層植生であるアセビの有無がリター分解に与える影響

川上えりか¹, 片山歩美^{*2}, 菱 拓雄²

本研究は、ニホンジカの採食により、下層植生が主にアセビのみとなった九州大学宮崎演習林内の針広混交林において、アセビの有無がリター初期分解に与える影響を明らかにすることを目的とした。下層植生がアセビのみのサイト (PI) と下層植生が無いサイト (NU) で、2種類のメッシュサイズ (1 mm: 土壤動物侵入可, 42 µm: 土壤動物侵入不可) のリターバッグ、材質の異なる3樹種 (ミズナラ、ミズメ、ブナ) の葉を用い、4ヵ月間のリター分解実験を行った。同時に土壤環境や土壤動物の個体数についても調査を行った。リター分解速度は、サイト、樹種によって有意に異なり、PIサイトの分解速度が有意に高い結果となった。PIサイトにおける土壤含水率はNUサイトよりも有意に低かった。土壤C/N比や土壤動物の個体数については有意差が得られなかった。本研究の結果は、試験期間中の高い降水量 (2405mm) による過湿状態の土壤環境下において、アセビが存在することで土壤水分が低下し、リター分解速度が高くなったと考えられた。今後は、長期間のリター分解においても同様の効果が得られるのかを検証する必要があると考えられる。

キーワード: シカ採食, 多降雨地域, 土壤水分, 土壤動物, メッシュサイズ

Pieris japonica has recently been a dominant understory species in Shiiba Research Forest of Kyushu University because dwarf bamboo, which used to be distributed in forest floor in this area, has been fed by Sika deer and mostly disappeared in this forest. This research aimed to examine effect of *P. japonica* on initial litter decomposition. To this aim, we conducted four-months litter-bag experiments for leaf litter three tree species (*Quercus crispula*, *Betula grossa*, *Fagus crenata*) using two mesh size (1 mm with access of soil fauna and 42 µm with no access of soil fauna) under *P. japonica* (PI site) and no understory site (NU site) in a cool-temperate mixed forest of Shiiba Research Forest. Soil environmental factors and density of soil mesofauna were also measured for each plot. Soil water content was significantly lower in PI site than that in NU site. This might be attributed to higher interception by *P. japonica* in PI site. There were no significant differences in soil CN ratio and density of soil mesofauna. Litter decomposition rate was significantly different among sites and litter species; decomposition rate in PI site was higher than that in NU site. Considerable high rainfall in this study period (2405 mm) caused high water content in soil and low oxygen availability, resulting in lower decomposition rate in NU site with higher soil water content. Future studies for longer experimental period is necessary.

Key words: high rainfall area, mesh size, sika browsing, soil mesofauna, soil water content

1. はじめに

近年、日本国内においてニホンジカ (*Cervus nippon*) の個体密度増加により、シカによる下層植生の食害が増加している (Takatsuki et al. 2009)。宮崎演習林においては、かつてはほぼ全域でスズタケ (*Sasa borealis*) が繁茂していた。しかし1980年代からシカの目撃が増え、植栽した苗木の被害やスズタケの密度低下が見られるようになった (村田ら 2009)。1999年から2002年に宮崎演習林内で行われたスポットライトセンサスでは、シカ密度が約20 - 40頭/km²であり、極めて高い密度でシカが生息していることが明らかとなった (矢部・小泉 2003)。2003年調査時には宮崎演習林の大部分を占める三方岳団地において、健全なスズタケ群落はほとんど消失したことが確認された (猿木

ら 2004)。このようなシカ個体数の増加は植生に大きな影響を与えており、1971年に存在していたスズタケや下層木本は2013年には完全に消失しており、シカが摂食しないシキミとアセビのみ、個体数の増加が確認されている (榎木ら 2017)。現在、宮崎演習林の多くの森林林床は、下層植生の全くない裸地の状態かアセビ (*Pieris japonica*) が優占する状態となっている。しかし、下層植生のアセビへの置き換わりが森林生態系機能に与える影響についての研究は行われていない。

下層植生の有無や置き換わりは、リター分解といった森林の生態系機能に影響を与えることが知られている。例えば亜熱帯森林で行われた下層植生除去実験では、除去した土壌において地温の上昇や土壤含水率の減少が起こり、それが分解者群集の個体数や群集構成に負の影響を与え、リ

Kawakami E., Katayama A*, Hishi T.: Effect of the understory shrub *Pieris japonica* on litter decomposition

* 責任著者 (Corresponding author): Email. ayumi.katayama0920@gmail.com 〒 883-0402 宮崎県東臼杵郡椎葉村大河内 949

¹ 九州大学大学院生物資源環境科学府環境農学専攻森林環境科学教育コース

Educational course of Forest Environmental Science, Department of Agro-environmental Sciences, Graduate School of Bioresources and Bioenvironmental Sciences, Kyushu University

² 九州大学大学院農学研究院環境農学部門森林環境科学講座

Division of Forest Environmental Science, Department of Agro-environmental Sciences, Faculty of Agriculture, Kyushu University

ター分解速度がコントロール区と比較して遅かったことが報告されている (Zhao et al. 2012; Wu et al. 2011)。また下層植生の種の置き換えがリター分解に与える影響を調べた研究では、養分含有量が低く分解速度の遅いリターを生産する種に置き換わった場合、土壌中の養分量にも変化を及ぼしていたことが報告されている (Nilsson and Wardle 2005)。これらの研究から、下層植生がリター分解に与える影響は下層植生の種や土壌の微気象条件などによって変化することが考えられるが、未だ統一的な知見は得られていない。そこで本研究では、アセビへの置き換えによるリター分解への影響を評価するために、アセビの有無による土壌環境およびリター分解速度の違いに着目する。

一般的にリター分解を決定づける要因として、環境（気候）要因、リター形質、分解者群集の3つが挙げられる。グローバルスケールにおいては、環境>リター形質>土壌生物の順に分解への影響が大きいことが知られている (Lavelle et al. 1993)。しかしながら近年の研究により、地域スケールにおいても温暖化などの環境要因の変化よりもリター形質の違いの方がリター分解に大きな影響を与えることが報告されている (Bradford et al. 2016; Cornwell et al. 2008)。また、一般的に土壌動物は微生物の活性を高めることやリターの粉碎によりリター分解に正の影響を与えている (Seastedt 1984) が、この土壌動物の貢献度合いは、分解されるリター形質の違いによって変化することも報告されている (Fujii et al. 2018)。下層植生の有無は環境要因の変化をもたらすことが予測されるが、下層植生の有無がリター分解に与える影響を理解するためには、環境要因に加え、リター形質や分解者群集に着目する必要がある。

本研究は、宮崎演習林の代表的な下層植生となったアセビの有無がリター分解に与える影響を明らかにするために、裸地化した林床にパッチ状にアセビが下層植生として生育する針広混交林においてリター分解実験を行った。リター分解は形質の異なる3種のリターを用い、分解速度を比較した。メッシュサイズは、2種類のメッシュサイズの異なるバッグを用い、土壌動物がリター分解に与える影響についても調べた。また、分解に影響を与える土壌環境や土壌動物の個体数についても調査を行った。

2. 方法

2.1 調査地

本研究は日本南西部の宮崎県に位置する、九州大学農学部付属演習林宮崎演習林（北緯 32° 22′, 東経 131° 08′）内の 24 林班で行った。同林分はモミ (*Abies firma*) やアカマツ (*Pinus densiflora*)、ミズナラ (*Quercus crispula*) などが優占種として生育する温帯性落葉広葉樹林である。調査地の標高は 1180m である。数百メートル離れた地点における気象観測によると、2008 年～2014 年における年平均気温は 10.8°C、2008 年～2016 年における平均年降水量は 3405 mm であった。本調査を行った 2018 年 6 月 4 日～10 月 2 日（4 カ月間）の宮崎演習林事務所（標高 600m）で測定された年平均気温は 19.2°C、積算降水量は 2405mm である。

本調査地（三方岳団地）では、既に 2003 年調査時にはスズタケが大きく衰退していたことが報告されている (猿木ら 2004)。2018 年 6 月、同じ林分内にアセビの生育するエリア (*Pieris japonica* : PI サイト) と下層植生がないエリア (No Understory : NU サイト) に、1m × 1m のプロットをそれぞれ 5 つ設置した。PI サイトには、樹高 1.5m – 2.5m のアセビが生育していた。

2.2 リターバッグ実験

本研究では、リターをメッシュバッグに封入し、野外培養を行うリターバッグ法を用いてリター分解速度を調べた。リターバッグの内容物として、本調査地の主要樹種であるブナ (*Fagus crenata*)、ミズナラ、ミズメ (*Betula grossa*) の 3 樹種を使用した。これら 3 樹種は、異なるリター形質を持つことが知られており、ブナはリグニン濃度やリグニン/窒素比がミズメ・ミズナラよりも高く、その結果リター分解速度も他の 2 樹種より遅かったことが報告されている (Osono and Takeda 2004)。それぞれの樹種のリターは、2016 年 10 月に調査地の林床面から落葉直後に採取し、その後不純物を取り除き、一定重量になるまで 50°C で乾燥させた (Bärlocher 2005)。

リターを封入するメッシュバッグには、中型土壌動物の侵入を制御するため、1 mm と 42µm という 2 種類のメッシュサイズを使用した (Fujii et al. 2018)。42µm メッシュは土壌微生物と小型土壌動物のみリターバッグ内に侵入が可能であり、1 mm メッシュはそれらに加えトビムシやダニといった中型土壌動物も侵入が可能となる。ポリエチレン製の 1 mm メッシュと、ナイロン製の 42µm メッシュを用いて、10cm × 10cm のメッシュバッグを作成し、乾燥後のリターを採取場所に関係なくプールしたものから、各樹種 1 g ずつ封入した。

2018 年 6 月、各プロットの任意の位置にリターバッグを設置した。リターバッグは土壌表層のリターを除いた位置に設置し、設置後は表層リターを上から被せ、野生動物対策として上からネットで覆った。2018 年 6 月 4 日～6 日に全 120 個のリターバッグ（2 サイト × 5 プロット × 3 樹種 × 2 メッシュサイズ × 2 繰り返し）を設置した。

4 カ月後の 2018 年 10 月 1 日～2 日に、全てのリターバッグを回収し、付着した土を取り除いて実験室に持ち帰った。50°C で 72 時間乾燥させ (Bärlocher 2005)、乾燥後の重量を乾燥重量とした。1 mm メッシュバッグに封入していたリターに一部土砂が大量に混入していたため、1 mm メッシュバッグに封入していたリターはマッフル炉 (FUL220FB, ADVANTEC) で 550°C 4 時間の燃焼処理を行った。燃焼後の重量（リターに付着していた土砂量と基質中の灰分量）を乾燥重量から引くことにより、バッグ内に残存していた有機物量を求めた。42µm メッシュバッグに封入されていたリターに関しては土砂の付着していない各樹種 3 サンプルずつをマッフル炉で燃焼処理し、燃焼後の重量から基質に含まれる灰分率を算出、リター乾燥重量から灰分量（乾燥重量に灰分率を積算した重量）を引いて、

1 mm メッシュバッグに封入していたリターと同様に残存していた有機物量を求めた。それぞれ初期重量から残存有機物量を引いた、4 か月間の重量減少量を求め、その初期重量に対する割合をリター重量減少率とした。

2.3 環境計測

2018年6月7日、7月25日、8月20日に全10プロット（5プロット×2サイト）で地表面温度と土壌体積含水率の測定を行った。それぞれ地表面下10cm深において、L層は除去せずに測定した。地温は地温センサー（CT430WP, CUSTOM）、土壌体積含水率は土壌水分計（ThetaProbe ML3, Delta-t）を用いた。土壌体積含水率は1プロットにつき4点、地表面温度は1プロットにつき1点ずつ測定した。それぞれの測定日前の降雨状況としては、6月7日は前日に0.5mmの降雨が確認されており、7月25日と8月20日については前2日間における降雨は確認されていない。

2018年7月に、全プロットで土壌炭素・窒素含有量分析のための土壌サンプリングを行った。表層0-5cmの土壌を採取し、2mmのふるいで通過させた後、数日間風乾させた。その後、50°Cで48時間乾燥させ、CNアナライザー（CN CORDER MT700, Yanaco）を用いて燃焼法で全窒素、炭素含有量を測定した。また、各プロットの下部で30cm×30cmの地表面リターを採取した。採取した表層リターは実験室に持ち帰り50°Cで48時間乾燥させた。その後、乾燥重量を測定して各プロットの地表面リター量とした。

2018年8月の曇天日に、下層植生による林床の被覆の影響や、上層木の林冠の影響を比較するため、葉面積指数（Plant Area Index）の測定を行った。測定はPIサイトでは下層植生の直上部と、林床面の2か所で、NUサイトでは下層植生がないため林床面の1か所で行い、上層PAIと下層PAIは同じ値であると仮定した。下層植生の直上部で測定した葉面積指数を上層木PAI、林床面で測定した葉面積指数は下層PAIとした。魚眼レンズつきカメラ（THETA SC, RICOH）を用いて全天球写真を撮影し、Gap Light analyzer software（Frazer et al. 1999）で画像を解析し、それぞれのPAIを算出した。

2018年7月25日に各プロットにおいて土壌動物のサンプリングを行った。深さ5cmの円筒形100cc土壌コアを用いて、L層表層から腐植を含めて深さ5cmまでの土壌を採取した。土壌は採取後5時間以内に実験室に持ち帰り、ツルグレン装置を用いて35°Cで5日間土壌動物の抽出を行った。保存液としては80%アルコールを用い、抽出した土壌動物から中型土壌動物の個体数測定を倍率400倍の双眼顕微鏡下で行った。

2.4 データ分析

リター重量減少率を目的変数に、サイト、樹種、メッシュの違いを説明変数にして分散分析を行った。樹種別にサイトおよびメッシュ間差を調べるために、False Discovery Rate法による多重比較を行った。また、各種環境要因のサ

イト間差はt検定により比較を行った。

3. 結果

1 mm メッシュにおけるミズナラ、ミズメ、ブナのNUサイトにおけるリター重量減少率は、 45.9 ± 1.7 、 27.8 ± 1.9 、 19.0 ± 1.2 %、PIサイトにおいては、 51.3 ± 1.7 、 36.5 ± 3.2 、 22.6 ± 1.1 %であった（図1）。42 μ mメッシュにおけるミズナラ、ミズメ、ブナのNUサイトにおけるリター重量減少率は、 45.9 ± 2.5 、 30.0 ± 2.1 、 27.8 ± 2.8 %、PIサイトにおいては、 44.9 ± 2.8 、 36.4 ± 2.4 、 33.5 ± 3.7 %であった（図1）。樹種、サイト、メッシュサイズ間では、樹種とサイトにそれぞれ有意差が検出され、PIサイトにおける分解速度が有意に高かった。また、樹種とメッシュサイズの交互作用に有意な効果が検出された（表1、

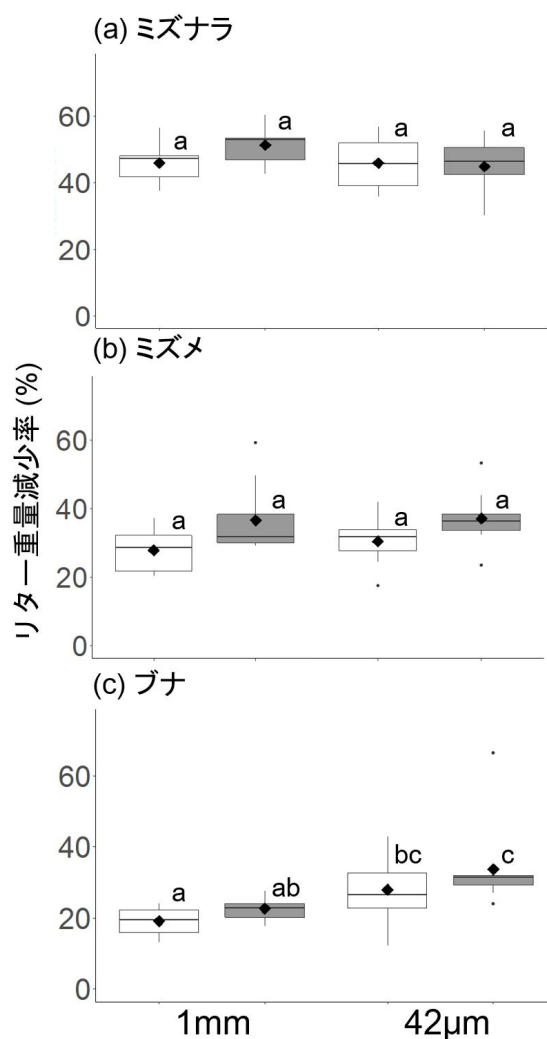


図1 (a) ミズナラ、(b) ミズメ、(c) ブナにおける、各サイト、メッシュサイズ間のリター重量減少率の比較。箱ひげ図では、箱中の横線が中央値、箱の下端が第一四分位（25%）、箱の上端は第三四分位（25%）、ひげの両端が箱の長さの1.5倍内にある最大値および最小値、ひげの外の黒丸は外れ値を示す。白の箱はPIサイト、グレーの箱はNUサイトを示している。平均値は◆（ $n = 10$ ）、異なるアルファベットは有意差（ $P < 0.05$ ）があることを示している。

表1 サイト, 樹種, メッシュサイズとそれぞれの相互作用を独立変数, リター重量減少率を従属変数とした三元配置分散分析の結果

| | リター重量減少率 (%) | | |
|-------------|--------------|-------|---------|
| | Df | F 値 | P 値 |
| サイト (S) | 1 | 12.15 | < 0.001 |
| 樹種 (SP) | 2 | 82.65 | < 0.001 |
| メッシュサイズ (M) | 1 | 3.45 | 0.066 |
| S × SP | 2 | 1.30 | 0.276 |
| S × M | 1 | 0.61 | 0.436 |
| SP × M | 2 | 7.87 | < 0.001 |
| S × SP × M | 2 | 0.82 | 0.445 |

表2 各サイトで測定した9つの環境要因の平均値 (±標準偏差)

| 環境要因 | NU サイト | PI サイト |
|---------------------------|--------------|--------------|
| 土壌体積含水率 (%)* | 34.7 ± 8.9 | 30.4 ± 7.9 |
| 地表面温度 (°C) | 18.01 ± 2.7 | 17.6 ± 3.0 |
| 中型土壌動物個体数 (no. / 100cc) | 124.6 ± 13.3 | 125.0 ± 37.6 |
| 下層 PAI ($m^2 m^{-2}$) | 3.1 ± 0.2 | 3.0 ± 0.3 |
| 上層木 PAI ($m^2 m^{-2}$)* | 3.1 ± 0.2 | 2.5 ± 0.4 |
| 土壌 C/N 比 | 14.7 ± 1.2 | 15.9 ± 1.4 |
| 土壌炭素含有率 (%) | 12.8 ± 3.1 | 15.4 ± 2.3 |
| 土壌窒素含有率 (%) | 0.86 ± 0.2 | 0.98 ± 0.2 |
| 地表面リター量 (g) | 15.4 ± 7.2 | 19.4 ± 5.9 |

* はサイト間で有意差 (P<0.05) があつた項目を示している。

ANOVA, P < 0.01)。樹種別に見ると, ミズナラおよびミズメにはサイトおよびメッシュ間差は見られなかった。一方, ブナでは同じメッシュサイズで比較するとサイト間差は得られなかったが, 同じサイト内で比較すると, 42 μ m メッシュの方が有意に高かった。

土壌含水率は6月, 7月, 8月のそれぞれでNUサイトの方が高かったが, 有意差は検出されなかった。しかしながら, 6-8月の平均値では, NUサイトの土壌含水率(34.7%)はPIサイトの土壌含水率(30.4%)よりも有意に高かった(表2, t検定, P < 0.05)。地温は6月のみNUサイト(14.5 ± 0.3°C)がPIサイト(13.8 ± 0.3°C)よりも有意に高かったが, それ以外の月および6-8月の平均値では有意差は検出されなかった。上層木PAIはNUサイト(3.1 ± 0.2)がPIサイト(2.5 ± 0.4)よりも有意に高かったが, 下層PAIはNUサイト(3.1 ± 0.2)とPIサイト(3.0 ± 0.3)で有意差はなかった。地表面リター量はNU(15.4 ± 7.2)とPI(19.4 ± 5.9)に有意差はなかった。土壌C/N比はNUサイト(14.7 ± 1.1)とPIサイト(15.9 ± 1.4)で有意差はなかった。土壌動物の個体数にもNUサイト

(124.6 ± 13.3)とPIサイト(125.0 ± 37.6)で有意な差がなかった。

4. 考察

本研究では, アセビ生育下であるPIサイトの方が, 下層植生のないNUサイトと比較して, 土壌含水率が低かった(表2)。これは下層植生が存在する土壌において土壌水分が高くなったという既存研究(Zhao et al. 2012)と逆の傾向となった。既存研究では, 下層植生による土壌被覆がなくなることで, 林床面蒸発量が増加し, 土壌水分が低下すると考えられてきた(古澤ら2001)。一方, 本研究においては, アセビが林床を高密度で被覆し, 常緑の葉を多くつけるため, 降雨遮断量の増加およびアセビの蒸散量の増加により土壌含水率を減少させたと考えられる。また, 林床被覆のないNUサイトにおいては調査期間中の降水量が非常に高く, 林床面蒸発量の増加による土壌の乾燥化が進行していた可能性は低い。これらの要因により, アセビが繁茂する林床では土壌水分が低く, 林床被覆のない林床では土壌水分が非常に高かったと考えられる。

リター分解速度は, 土壌含水率の低かったPIサイトで有意に高いという結果となった(表1)。一般的に土壌含水率が高い土壌において分解速度が速くなることが知られている(堤1987)。本研究で逆の傾向が出た理由としては, 本研究試験地は年降水量が3000mmを超える多雨地域であることが原因と考えられる。本研究が行われた期間は4か月であるが, その期間の降水量は2405mmであり断続的に降雨があつた。一般的に土壌含水率が極度に高い場合には, 土壌中の酸素の拡散が妨げられることによって, 微生物活性が低下する(Moyano et al. 2013)。実際に, 土壌体積含水率が12%以下の場合に土壌からの二酸化炭素放出量と正の相関関係が, 12%以上では負の相関関係が得られており, 土壌含水率は極度に低い場合, 高い場合のどちらにおいても微生物活性に負の影響があることが報告されている(Davidson et al. 1998)。下層植生の衰退したNUサイトでは, いずれの測定時期でも土壌体積含水率の平均値が30%を超えており, この水分条件は微生物の活動に負の影響を与えていたことが予想される。また, 年間降水量2500mm~5000mmの勾配に沿ってリター分解速度と降水量の関係を調べた研究において, 降水量の増加に伴って土壌中の酸素濃度が減少し, リター分解速度が低下していたことが報告されている(Schuur 2001)。したがって本研究では, 下層植生の存在しないNUサイトでは, 土壌水分が極度に高い状態となり, リター分解速度が低くなったと考えられる。

土壌C/N比には有意なサイト間差は認められなかった(表2)。この結果は, 土壌にアセビのリターが供給されても土壌の化学性は変化せず, 分解速度の違いは土壌の化学性によるものではないことが示唆される。これまでの研究では, 下層植生の種が変わることにより, リターの質および土壌C/N比が変化することでリター分解速度が変わることが報告されている(Nilsson and Wardle 2005)。本研究試験地において, これまで下層植生として繁茂していたササ

がシカの食害により消失したのに対し、毒のあるアセビはシカが食べられないため、近年その分布を拡大している。しかし、アセビが拡大してきたのはシカの個体数増加が確認されてきた2000年以降であると考えられるため、土壌の化学性を変えるまでの時間が経過していなかったことが考えられる。このため、土壌C/N比はアセビの有無によって変化しなかった可能性が考えられる。

また、樹種とメッシュサイズの間には有意な交互作用が検出され(表1)、ブナリターに関しては1mmメッシュにおける分解速度よりも42 μ mメッシュの分解速度の方が早いという結果が得られた(図1)。異なるメッシュサイズを利用した多くの既存研究では、42 μ mメッシュ内のリター分解速度が1mmメッシュ内よりも遅くなること、つまり分解に対する土壤動物の正の効果が報告されている(Garcia-Palacios et al. 2013; Wall et al. 2008)。本研究で土壤動物による分解の促進効果が検出されなかった要因のひとつに、本研究の設置期間の短さが考えられる。土壤動物による促進効果は、リターバッグの設置期間が長いほど正の効果が得られる傾向にあることが報告されている(Kampichler and Bruckner 2009)。彼らは、短い設置期間の実験で得られた負の効果は出版バイアスによって公表されていない可能性も指摘した。したがって、本研究の短い実験期間では、メッシュサイズ処理による土壤動物の促進効果が検出されない、もしくは負の効果として現れたのではないかと考えられた。また、ブナのみで土壤動物の影響が見られたことから、先行研究と同様に、リター形質によって土壤動物の影響が異なることが示唆された。

本研究は、下層植生が劣化した森林において、下層植生としてアセビが存在する環境下ではリターの分解速度が速くなることを明らかにした。このことは、下層植生が単一樹種でもリター分解に正の効果が得られることを示唆する。しかしながら、研究は4か月間の初期分解のみの結果である。分解過程によって環境の影響の受け方が異なる可能性があるため(Bradford et al. 2016)、今後は長期間の分解速度を調べる必要があると考えられる。

引用文献

- Bärlocher F (2005) Leaf mass loss estimated by litter bag technique. In: Graça MAS, Bärlocher F, Gessner MO (eds) *Methods to study litter decomposition—a practical guide*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp 37–42
- Bradford MA, Berg B, Maynard DS, Wieder WR, Wood SA, Cornwell W (2016) Understanding the dominant controls on litter decomposition. *J Ecol* 104: 229–238
- Cornwell WK, Cornelissen JHC, Amatangelo K, Dorrepaal E, Eviner VT, Godoy O, … Westoby M (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecol Lett* 11: 1065–1071
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998) Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Glob Change Biol* 4: 217–227
- 榎木勉・久保田勝義・鍛冶清弘・長慶一郎・山内康平・椎葉康喜・緒方健人・菱 拓雄・田代直明 (2017) 九州山地におけるモミ・ツガ林の長期動態にシカが及ぼす影響. 九州大学農学部演習林報告 98 : 17-24
- Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP, (1999) *Gap Light Analyzer (GLA) Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs*. Simon Fraser University, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York: pp. 1-36
- Fujii S, Cornelissen JH, Berg MP, Mori AS (2018) Tree leaf and root traits mediate soil faunal contribution to litter decomposition across an elevational gradient. *Funct Ecol* 32: 840–852
- 古澤仁美・荒木誠・日野輝明 (2001) シカとササが表層土壌の水分動態に及ぼす影響—大台ヶ原の事例—。森林応用研究 10-1 : 31-36
- Garcia-Palacios P, Maestre FT, Kattge J, Wall DH (2013) Climate and litter quality differently modulate the effects of soil fauna on litter decomposition across biomes. *Ecol Lett* 16: 1045–1053
- Kampichler C, Bruckner A (2009) The role of microarthropods in terrestrial decomposition: A meta-analysis of 40 years of litterbag studies. *Biol Rev* 84: 375–389
- Lavelle P, Blanchart E, Martin A, Martin S, Spain A, Toutain F, … Schaefer, R (1993) A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems - Application to soils of the humid tropics. *Biotropica* 25: 130–150
- Moyano FE, Manzoni S, Chenu C (2013) Responses of soil heterotrophic respiration to moisture availability: An exploration of processes and models. *Soil Biol Biochem* 59: 72–85
- 村田育恵・井上幸子・矢部恒晶・壁村勇二・鍛冶清弘・久保田勝義・馬淵哲也・椎葉康喜・内海泰弘 (2009) 九州大学宮崎演習林におけるニホンジカの生息密度と下層植生の変遷. 九州大学農学部演習林報告 90 : 13-24
- Nilsson MC, Wardle DA (2005) Understorey vegetation as a forest ecosystem driver: evidence from the northern Swedish boreal forest. *Front. Ecol. Environ.* 3: 421–428
- Osono T, Takeda H (2004) Accumulation and release of nitrogen and phosphorus in relation to lignin decomposition in leaf litter of 14 tree species in a cool temperate forest. *Ecol Res* 19: 593–602
- 猿木重文・井上晋・椎葉康喜・長澤久視・大崎繁・久保田勝義 (2004) 九州大学宮崎演習林においてキュウシュウジカの摂食被害を受けたスズタケ群落の分布と生育状況 : 2003年調査結果. 九大演報 85 : 47-54
- Schuur EAG (2001) The effects of water on decomposition dynamics in mesic to wet Hawaiian montane forests. *Ecosystems* 4: 259–273

- Seastedt TR (1984) The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. *Annu Rev Entomol* 29: 5-46
- Takatsuki S (2009) Effects of sika deer on vegetation in Japan: A review. *Biol Conserv* 142: 1922-1929
- 堤 利夫 (1987) 森林の物質循環. 東京大学出版会, 東京
- Wall DH, Bradford MA., St. John MG, Trofymow JA, Behan-Pelletier V, Bignell DE, Zou X (2008) Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Glob Change Biol* 14: 2661-2677
- Wu J, Liu Z, Wang X, Sun Y, Zhou L, Lin Y, Fu S (2011) Effects of understory removal and tree girdling on soil microbial community composition and litter decomposition in two *Eucalyptus* plantations in south China. *Funct Ecol* 25: 921-931
- 矢部恒晶・小泉透 (2003) 九州中央山地小流域の造林地周辺におけるニホンジカのスポットライトセンサス. 九州森林研究 56 : 218-219
- Zhao J, Wan S, Li Z, Shao Y, Xu G, Liu Z, Zhou L, Fu S (2012) *Dicranopteris*-dominated understory as major driver of intensive forest ecosystem in humid subtropical and tropical region. *Soil Biol Biochem* 49: 78-87

(2019年9月30日受付：2020年1月20日受理)