九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

林相と斜度の異なる林分間では下層植生が土壌のトビムシ群集に与える影響が異なる

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

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

https://doi.org/10.15017/4377828

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 102, pp.15-21, 2021-03-22. The Kyushu University Forests
バージョン：
権利関係：

原著論文

林相と斜度の異なる林分間では下層植生が土壌のトビムシ群集に与える影響が異なる

菱　拓雄 *1，川上えりか 2，片山歩美 1

九州大学宮崎演習林において，斜度と植生の異なる２つのサイトで，下層植生の有無がトビムシ群集に与える影響を評価した。調査地 A は下層植生にスズタケを伴う急傾斜地の針広混交林，調査地 B は下層植生にアセビを伴う緩斜面のアカマツ二次林である。調査地 A, B それぞれの下層植生が繁茂している場所，下層植生がない場所において，トビムシ群集の個体数，種数，種多様性，形質平均値，形質の機能的多様性を比較した。機能形質には，土壌への適応性を示すスコアを用いた。トビムシ群集の個体数と種数は，調査地 A の下層なし区で下層あり区よりも有意に減少し，調査地 B では下層の有無による有意な変化はなかった。形質平均値，機能的多様性はいずれの調査地でも下層の有無による有意な変化を示さなかった。種構成は調査地 B では下層の有無で変化がなかったが，調査地 A では下層の有無により種構成が変化していた。相関解析から，調査地 A の個体数低下は下層植生の減少が原因であると推察された。また，個体数の変化は調査地 A でのみみられたことから，下層植生がトビムシの多様性を保持する機能は，斜度の違い，または植生によって異なると考えられた。
キーワード：機能形質、機能的多様性、地形、アセビ、スズタケ

In Shiiba Research Forest, we clarified the effect of the presence or absence of understory vegetation on the soil collembolan community at two sites with different situations. Study site A is a mixed forest with steep slopes, and study site B is a secondary forest of Japanese red pine on a gentle slope. The understory vegetation of the site A is *Sasa borealis* (dwarf bomboo), and that of the site B is *Pieris japonica* (Japanese andromeda). In each site of A and B, dense understory plots and no understory plots were established. Then, the abundance, species richness, species diversity, trait mean value, and functional diversity of the Collembola community composition. We used a edaphic adaptation score that scored adaptability to deeper soil related to lifeform of Collembola species. Abundance and species richness of Collembola community were significantly reduced in no understory plots in the site A and not significantly changed in the site B. The species diversity, trait mean and functional diversity did not change significantly with or without understory vegetation. The species composition did not change at the Site B, but did change at the site A. From the correlation analysis, the decrease in abundance of the site A was due to decline of understory vegetation. In addition, changes in the abundance of Collembola between with and without understory was observed only in the site A, suggesting that the diversity-preserving function of soil Collembola in the understory may be exerted on steep slopes with dwarf bamboo but not on gentle slopes with andromeda.
Key words: Functional trait, functional diversity, topography, andromeda (*Pieris japonica*), dwarf bamboo (*Sasa borealis*)

1．はじめに

温帯林や北方林では，シカを始めとする草食獣の個体数が増加し，過剰採食による下層植生の衰退が顕在化している（Cote *et al*. 2004）。下層植生はバイオマスこそ少ないものの，土壌へのリターの供給，林床の被覆による雨滴衝撃の緩和や，土壌流亡の防止，養分固定への寄与など，特に土壌機能の保全に関して様々な多面的機能を有している（Zhao *et al*. 2012）。したがって森林土壌の機能に果たす下層植生の機能の評価は，温帯林におけるシカの個体数管理をすすめる動機に強く関わってくる。九州大学農学部附属演習林宮崎演習林（以下、宮崎演習林）でも三方岳団地，萱原山団地では 1980 年代からスズタケの衰退が始まり，津野岳団地でも 2003 年以降にスズタケの衰退が進行しているため，林地のほとんどでスズタケが消失している（猿木ら 2004, 長ら 2016）。さらにスズタケが消失した場所では，シカの不嗜好性植物であるアセビの繁茂が確認されている場所も増えており，演習林の下層植生は劇的に変化した。こうした下層植生の変化に伴い，リター分解や含水率，有機物含量など土壌環境が変化することが報告されており（川上ら 2020; Kawakami *et al*. 2020），下層植生の消失は土壌機能の劣化を引き起こすかもしれない。

トビムシは，土壌中でダニと並んで最も個体数が多く，多様性が高い生物である。トビムシは土壌上部のリター表

Hishi T., Kawakami E., Katayama A.: Difference in effect of understory on soil Collembola community between stands with different slope steepness and vegetation.
* 責任著者（Corresponding Author）E-mail: hishi.takuo.498@m.kyushu-u.ac.jp 〒 811-2415 福岡県糟屋郡篠栗町津波黒 394
1 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
2. 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 Bioresource and Bioenvironmental Sciences, Kyushu Univ.

層に生活する表層種，腐植層に生活する腐植種（あるいは半土壌種），土壌のA層など，比較的深いところに生活する深層種と，生活場所により生活型の機能群に分けられる（Hishi *et al*. 2019; Petersen 2002）。

これらの生活型の構成比は，土壌の変化と密接に関係するため，トビムシの群集構造は，生活型の変化を通して土壌環境の変化に敏感に反応する。したがって，下層植生の土壌機能保全機能が消失することは，分解者生物であるトビムシの多様性劣化につながる。トビムシと同様の土壌菌食者であるササラダニの地点あたりの種数は，下層植生のあるヒノキ林では，下層植生のないヒノキ林と比較して50% 以上増加する（菱ら 2009）。下層植生はリターの供給や土壌を保護する機能があるため，土壌動物の個体数や種数を増加させる効果があり，上層木の除去よりも下層の除去のほうが土壌節足動物個体数の低下に寄与したという報告もある（Zhao *et al*。 2012）。しかし土壌の流亡や，リター供給の量や質は，林地の地形や植生に依存して変わると考えられる。例えば，同じ下層植生でも，ササ，広葉樹，針葉樹など，植物の生活形や種の違いによって，分解者の棲み場所としての構造や食物としての物理化学性に関する形質は異なることが予測される（Kaneko & Salamanca 1999）。また，土壌流亡量は傾斜が急であるほど大きくなると考えられるため，下層植生による土壌流亡の抑止効果は斜面が急であるほど重要になるであろうと考えられる。しかし植生や斜度の条件の違いによって下層植生がトビムシ群集にどのような影響を与えるのか，詳しくわかっていない。

本研究では，宮崎演習林の2箇所の状況の異なる林分において，下層植生の有無がトビムシ群集に与える影響を評価した。1箇所は津野岳団地に含まれる合戦原地区のモニタリングサイト1000参加サイト周辺の落葉広葉樹林内の急傾斜地において，スズタケの有無がトビムシ群集に与える影響を評価し，もう一箇所は，三方岳団地に含まれる広野地区のアカマツ林の平坦地において，アセビの有無がトビムシ群集に与える影響を評価した。これらの2箇所は，斜度，植生がともに異なっているために，植生，斜度の影響を分離して評価することは困難だが，本研究では，2箇所の林分での結果を比較することで，植生，斜度のいずれかの条件の違いが下層植生の動物に対する効果に影響することを確かめることを目的とした。

2．材料と方法

2.1.調査地

本研究は日本南西部の宮崎県に位置する，宮崎演習林（北緯32° 22’，東経131° 08’）内の6林班および24林班で行った。宮崎演習林24林班広野に設置された気象観測点（北緯32° 22’17，東経131° 10’30，標高1,058ma.s.l.）における，2008年～2014年の月平均気温は10.8 ºC，2008年～2016年における平均年降水量は3,405mmであった。津野岳団地6林班，三方岳団地24林班の林分をそれぞれ調査地A，調査地Bとした。

調査地Aは標高1,180mに位置する6林班合戦原のモミやツガ，ミズナラやブナなどを中心とする天然性の温帯性針広混交林に設置した。周辺の林分は，少なくとも2003年前後まではシカの摂食影響を受けておらず，この10年ほどで急激にシカによる下層植生の摂食被害が増加している（長ら 2016）。また，調査地Aはモニタリングサイト1000の椎葉サイト（榎木ら 2013; 緒方ら 2017）に近接している。ササが高密度で残存している区域（下層あり区）と，ほとんど消失している区域（下層なし区）のそれぞれで1m四方のプロットを5つ設置した。これらのプロットはKawakami *et al*.（2020）に記載されているササ高密度区，ササなし区のプロットと同一のものである。

調査地Bは80年以上前に伐採のあとに発達したアカマツを中心とした二次林であり，宮崎演習林の長期モニタリングが行われている広野プロット（榎木ら 2013, 緒方ら 2017）に近接している。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，同じ林分内に樹高1.5m～2.5mのアセビが生育する区域（下層あり区）と下層植生がない区域（下層なし区）に，1m × 1mのプロットをそれぞれ5つ設置した。このプロットは，川上ら（2020）に記載されているプロットと同一のプロットである。

調査地A，Bおよび下層あり，なし区のそれぞれ5つのプロットにおいて環境要因として，含水率，地表面温度，表層0-5 cmの土壌炭素濃度，窒素濃度，C/N比，植物面積指数（PAI: Plant Area Index）が測定された（表1, Kawakami *et al*. 2020; 川上ら 2020）。含水率の測定には土壌水分計（ThetaProbe ML3, Delta-T, London, UK），地表面温度の測定には地温センサー（CT430WP, CUSTOM, 東京），土壌炭素，窒素濃度の測定にはCNコーダー（CN corder MT 700, Yanaco, Kyoto）をそれぞれ用いた。PAIは，各プロットの林床面，および下層植生のあるプロットでは下層植生の直上で下層植生を除いた高さで，魚眼レンズカメラ（THETA SC, RICOH, 東京）を用いて全天球写真を撮影し，画像をGap Light analyser software（Frazer *et al*. 1999）を用いて算出した。下層植生を除いた画像から算出したPAIをU-PAI，下層植生を含めた画像から算出されたPAIをL-PAI

表1．各サイトにおける環境要因の平均値と標準偏差。異なるアルファベットが付されたものは，サイト間で有意な違いがある（false discovery rate，P<0.05）
Table 1. Mean and 1S.D. of environmental variables of each site. Different letters indicate significant different (false discovery rate, P< 0.05).

環境要因	調査地A		調査地B	
	下層なし	下層あり	下層なし	下層あり
VWC (%) *	45.3 ± 9.6[a]	29.5 ± 9.2[b]	34.7 ± 8.9[ab]	30.4 ± 7.9[b]
地面 PAI	2.63 ± 0.3[b]	3.25 ± 0.15[a]	3.1 ± 0.2[a]	3.0 ± 0.3[ab]
上層 PAI	2.63 ± 0.3	2.77 ± 0.6	3.1 ± 0.2	2.5 ± 0.4
土壌 C/N	15.6 ± 1.6	15.1 ± 1.9	14.7 ± 1.2	15.9 ± 1.4
土壌 C(%)	10.5 ± 3.1[b]	10.8 ± 1.6[b]	12.8 ± 3.1[ab]	15.4 ± 2.3[a]
土壌 N (%)	0.69 ± 0.28	0.78 ± 0.08	0.86 ± 0.2	0.98 ± 0.2

*volumetric water content

とした。これら環境計測に関する詳細な方法は Kawakami *et al*.（2020）および川上ら（2020）に記載されている。

2.2. トビムシの採取

各調査地の下層あり，なし区の両区それぞれに設置した５つのプロットのうち，それぞれ 3 つのプロットを選び，動物抽出用の土壌サンプルを採取した。土壌を各プロットの中心から 100cc 金属コアサンプル（表面積 20cm^2，高さ 5cm）を用いてリター表層から腐植を含めて 5cm までの深さの土壌を採取した。土壌の採取に際しては，トビムシの棲み場所構造が崩れないよう，金属コアでリター表面を抑えつつ，圧迫しないように周囲の有機物層や細根などをカッターで丁寧に切り取り，有機物層の下部に達したところで，鉱質土層については根堀を用いて，金属コアの周りを一周切り取った。採取したコアに蓋をして上部を押さえながら金属コアを土壌ごと下から根堀で掘り出し，下から押しながら金属コアの上端と有機物層の表面を合わせ，下部の土壌を根堀で丁寧に切り取って有機物層と土壌と合わせて 100cc とした。実験室に持ち帰った土壌はツルグレン装置で 35℃，5 日間抽出を行った。トビムシは 400 倍の倍率で検鏡し，市澤ら（2015）を参照に，種，あるいは属まで同定し，個体数をカウントした。

2.3. 群集の定量

トビムシの個体数，種数のほかに，Gini-Simpson の種の多様度指数を求めた。Gini-Simpson の多様度指数は，種 i の相対優占度 p_i を用いて，

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{S} p_i^2$$

表2. トビムシの生活形と関係する土壌適応スコアを算出するための形態的特徴と点数の基準（Vandewalle et al. (2010) を参照に改変）。各項目の点数を合計して0-20点で算出される，高い点数はより深い土壌に適応した真土壌性トビムシの特徴を持っている。
Table 2. Morphological characters to calculate edaphic score relating to life-form, modified trait index by Vandewalle et al. (2010). Edaphic adaptation score can be calculated summing up these morphological scores. Higher value of edaphic score indicates greater adaptation to deeper soil environment, i.e. euedaphic characteristic.

形態特徴	点数の基準	機能
目の数	0+0 =4, 1+1-2+2=3, 3+3-4+4 =2, 5+5-6+6=1, 7+7-8+8=0	光学センサー
触覚	体長の半分以下 =4, 体長以下 =2, 体長より長い =0	気体感受性器官
跳躍器	欠く =4, 短い =2, 長い =0	分散や捕食回避に関わる跳躍器官
Hairs/Scales	毛のみ =4, 鱗片毛を持つ =0	紫外線を防ぎ，物理ストレスを緩和
Pigmentation	白い =4, 明色 =2, 暗色 =1, 模様 =0	紫外線を防ぎ，物理ストレスを緩和

で求められる。ただし S は種数である。多様度指数の算出には R パッケージ “vegan”（Oksanen *et al*. 2019）を用いた。

また，トビムシの生活形を数値化した土壌適応スコア（EAS: Edaphic Adaptation Score）を種ごとに算出した。土壌適応スコアは Vandewalle *et al*.（2010）で用いられた trait score をより細かい点数区分に改変したもので，トビムシがより深い土壌に適応した場合に持つ形態的特徴に高い点数を，より浅いリター層などに適応した場合に持つ特徴には低い点数を与えて算出する。触角の長さ，跳躍器の長さ，着色の濃度，目の数の多さ，体毛の形態のそれぞれの特徴について 0-4 点の点数が与えられ（表 1），20 点が最も深い土壌に適応した形態のトビムシである。本研究のトビムシの土壌適応スコアは表２に示した。各土壌サンプルについて，土壌適応スコアに基づく形質値を各種の相対優占度で重み付けした群集加重平均（CWM: Community Weighted Mean）を算出した。

$$CWM = \sum_{i=1}^{S} t_i p_i$$

ただし t_i は種 i の形質値で，本研究では各種の土壌適応スコアである。なお土壌適応スコアに用いた形質の特徴は，Hishi *et al*.（2019）を参照した。

さらに，トビムシ群集の生活形の機能的多様性を土壌適応スコアを用いて Rao の quadratic entropy（Rao's Q）によって求めた。

$$Rao's\ Q = \sum_{i=1}^{S}\sum_{j=1}^{S} d_{ij}\, p_i q_j$$

S は種数，d_{ij} は種 i と種 j の形質距離，p_i, q_j はそれぞれ種 i と種 j の相対優占度である。優占度の高い種同士の形質が異なるほど，機能的多様性 Rao's Q は大きくなる。本研究では R package “FD”（Laliberté & Legendre 2014）を用いて，形質距離には 0 から 1 の間の値を取る Gower の距離を用いて Rao's Q を算出した。なお，Rao’s Q はすべての種の違いが最大である 1 となるとき，Simpson の D と等価になる。

林分間の種構成の違いについては Bray-Curtis の非類似度指数を用いて群集間の距離を算出したあと，vegan package の adonis2 で計算される PERMANOVA（PERmutational Multivariate ANalysis Of VAriance）によって調査地および下層植生の有無およびそれらの交互作用を独立変数とした反復二元配置分散分析により，これらの要因で種構成が異なるかどうかを解析した。計算の繰り返しは 999 回行った。

３．結果

調査地 A では下層植生のないプロットで個体数および種数の低下が見られるが，調査地 B におけるそれらは，下層植生のあるプロットとないプロットの間に有意な違いはな

表3. 種のリスト，略称と土壌適応スコア（EAS: 土壌適応スコア）。
Table 3. Species list and the abbreviations with edaphic score (ES)

species	Abb.	EAS
Friesea japonica	Fri_jap	14
Metanura sancfisebastiani	Met_san	15
Micranurida pygmaea	Mic_pyg	17
Neanuridae spp	Nea_spp	19
Propeanura pterothrix	Pro_pte	16
Pseudachorutes sp1	Pse_sp1	10
Pseudachorutes spp	Pse_spp	10
Vitronura pygmaea	Vit_pyg	17
Ceratophysella spp	Cer_spp	12
Hypogastrura spp	Hyp_spp	10
Allonychiurus flavescens	All_fla	20
Onychiuridae sp	Ony_spp	20
Paronychiurus japonicus	Par_jap	20
Protaphorura yodai	Pro_yod	20
Protaphorurodes sp	Prd_sp1	20
Supraphorura uenoi	Sup_uen	20
Mesaphorura yoshiii	Mes_yos	20
Superodontella sp1	Sup_sp1	10
Coecobrya dubiosa	Coe_dub	16
Sinella subquadrioculata	Sin_sub	15
Sinella umesaoi	Sin_ume	11
Entomobrya sp1	Ent_sp1	10
Entomobrya sp2	Ent_sp2	10
Homidia sp1	Hom_sp1	8
Lepidocyrtus cyaneus	Lep_cya	4
Lepidocyrtus lignorum	Lep_lig	8
Dagamaea morei	Dag_mor	18
Desoria spatiosa	Des_spa	8
Desoria trispinata	Des_tri	8
Folsomia bidentata	Fol_bid	18
Folsomia ezoensis	Fol_ezo	18
Folsomia minipunctata	Fol_min	18
Folsomia ozeana	Fol_oze	17
Folsomia octoculata	Fol_oct	12
Folsomides paruvurus	Fol_par	17
Folsomina onychiurina	Fol_ony	18
Isotomiella tamurai	Iso_tam	16
Micrisotoma achromata	Mic_ach	18
Parisotoma dichaeta	Par_dic	10
Pteronychella sp1	Pte_sp1	8
Harlomillsia oculata	Har_ocu	8
Oncopodura yoshiiana	Onc_yos	12
Tomocerus kinoshitai	Tom_kin	5
Tomocerus ocreatus	Tom_ocr	3
Neelides minutus	Nee_min	14
Sphaeridia tunicata	Sph_tun	10
Arrhopalites sp1	Arr_sp1	13
Neosminthurus mirabilis	Neo_mir	8
Sphyrotheca multifasciata	Sph_mul	8
Ptenothrix spp	Ptx_spp	6

表4. 調査地と下層植生が土壌性トビムシ群集に与える影響についての2元配置分散分析の結果。P値を示す。
Table 4. Results of two-way ANOVA in effects of study sites and of understory vegetation on soil Collembola community composition. Values are P value of ANOVA.

	Site	Understory	Interaction
Abundance	0.437	**0.024**	**0.001**
Species Richness	0.278	0.128	**0.042**
Species Diversity	0.588	0.928	0.55
CWM of EAS*	0.84	0.624	0.509
Rao's Q of EAS*	0.389	0.756	0.953

*EAS: Edaphic Adaptation Score（土壌適応スコア）

かった（図 1, 表 4）。種の多様性，土壌適応スコアの CWM と機能的多様性は，調査地間，下層植生の有無に対する有意な違いはなかった（図 1b-e, 表 4）。

トビムシの種構成でも調査地と下層植生の有無の間の交互作用は有意だった（PERMANOVA, nperm = 999, site: P= 0.126, understory: P= 0.034, interaction: P= 0.019）。調査地 A の下層ありと調査地 B の下層あり，下層なしは群集が類似しており，調査地 A の下層なし（AN 1-3）では，群集距離がこれら他の地点と離れて，プロットごとに表層種の *Tomocerus kinoshitai, Entomobrya* sp1, あるいは真土壌性の *Dagamaea morei* など，それぞれの点で異なる生活型の異なる種が優占し，群集構造のばらつきが大きかった（図 2）。

トビムシ群集の個体数は林床面 PAI と有意な正の相関があり，他の環境要因とは相関がなかった（表 5）。また，トビムシの種数は環境要因との有意な相関がみられなかったが，トビムシの総個体数と正の相関がみとめられた（r = 0.70, P<0.05）。土壌適応スコアの CWM は土壌の窒素濃度と，形質の多様性は C/N 比と有意な正の相関がみられた。

4．考察

今回，我々は下層植生の土壌生物多様性の保全機能について，トビムシの多様性の観点から検討した。トビムシの個体数が調査地 A では下層植生のない場所で減少し，調査地 B では下層植生の有無によって有意に違わなかったことは，土壌動物の総個体数についての過去の研究の記述と一致している（川上ら 2020，Kawakami *et al*. 2020）。下層植生の土壌生物多様性の保全機能は，状況によって異なることが明らかとなった。下層植生が土壌動物群集にとって重

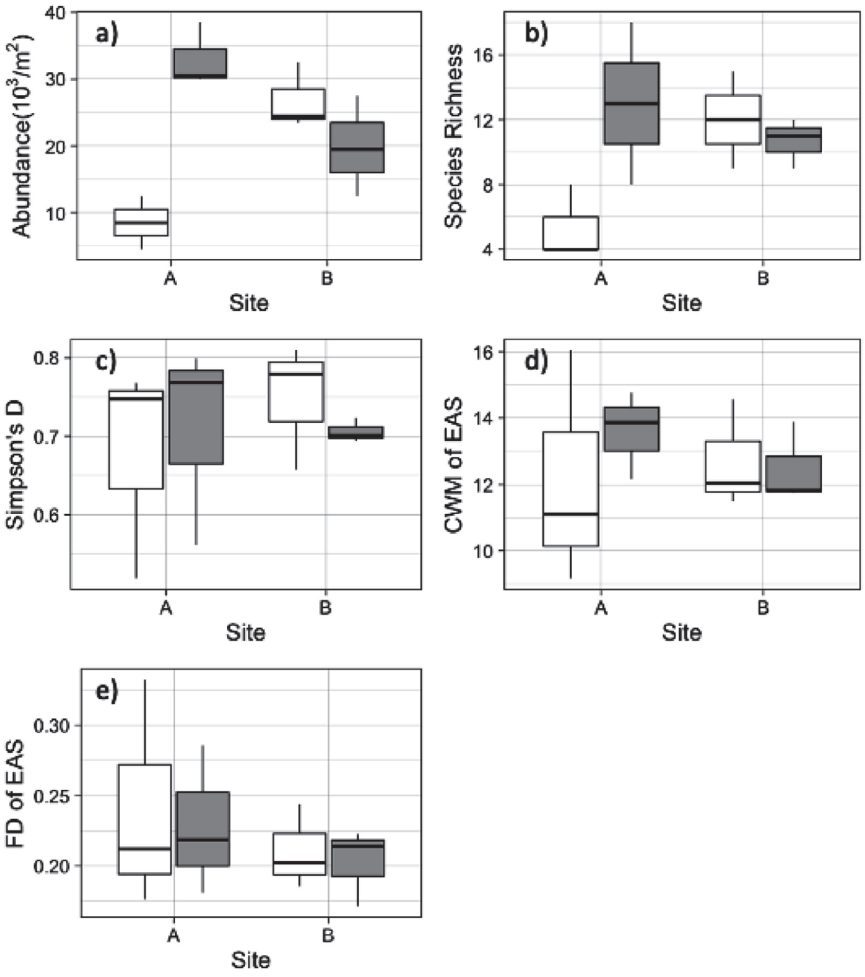

図1. 各サイトにおける下層なし区（白抜き），下層あり区（灰色）のトビムシ群集の個体数（a），種数（b），多様度指数（c），土壌適応スコアの群集加重平均（d），土壌適応スコアの機能的多様性（e）。
Fig. 1. Abundance(a), species richness(b), species diversity(c), CWM of edaphic adaptation score(EAS)(d), functional diversity(FD)of EAS(e)of Collembola community without(white)and with(grey)understory vegetation at each site.

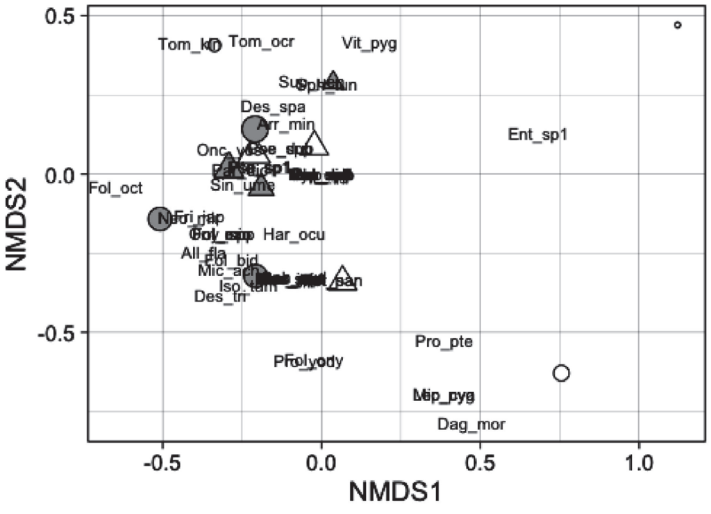

図2. 調査地と下層植生がトビムシ群集の種構成に与える影響を表した非計量多次元尺度構成法（NMDS）の図。丸印は調査地A，三角印は調査地B，灰色のマークは下層植生あり，白抜きは下層植生なしのプロットを示している。マークの大きさは個体数の違いを相対的に示している。種の略称は表2を参照。Bray-Curtis非類似度指数による種構成が似ているほど近くに，似ていないほど遠くにプロットされる。
Fig. 2. Non-metric multi-dimensional scaling (NMDS) plot in species composition of Collembola community under with and without understory at different sites. Circle and triangle indicate the site A and site B, respectively. Grey and hatched points indicate with and without understory plot, respectively. Size of points indicate the abundance of Collembola community. Abbreviations of species name is in Table 2. In this plot, near and distant between points indicate similar and dissimilar of species compositions between plots.

表5. 全プロットを用いたトビムシ群集の各種パラメータと環境要因の間のPearsonの相関係数表（n=12）。有意な相関は太字で示されている。
Table 5. Pearson's correlation coefficients between Collembola community composition and environmental variables using all plot (n=12). Bold value indicates significant correlation (P < 0.05).

	VWC**	C%	N%	C/N	U-PAI	L-PAI
Abundance	–0.481	0.03	0.075	–0.270	0.114	**0.677**
Species Richness	–0.415	0.394	0.294	0.224	–0.205	0.49
Species Diversity	0.333	0.493	0.455	0.147	–0.133	–0.084
CWM of EAS*	–0.037	0.561	**0.683**	–0.229	0.036	0.194
Rao's Q of EAS*	0.368	–0.160	–0.374	**0.609**	–0.369	–0.158

EAS: Edaphic Adaptation Score (土壌適応スコア), **volumetric water content

要と思われる機能として，土砂移動の防止や，リターの散逸の防止があげられる。傾斜地においては，平坦地と比べて土砂流亡量は大きいと考えられ，下層植生による土砂移動防止機能（古澤ら 2003）の消失が土壌生物に与える影響は特に傾斜地である調査地 A において大きく，調査地 B においては小さかったと考えられる。トビムシの個体数は下層，上層木を含めた葉量と正の関係があることから，下層の量を含めたリターの投入量や光合成の総量などはトビムシの個体数を保持するのに重要だと考えられた。トビムシの種数は環境要因との相関がなく（表 5），トビムシの個体数と正の相関があったことから，下層なし区での種数の減少は，下層の消失による個体数の低下に伴った間接的な影響によるものと考えられた。

トビムシの種構成が調査地 A での下層なし区に限り，他のすべての群集と比べて特異的な優占種で占められていた（図 2）。調査地 A 下層なし区のそれぞれのプロットにおける優占種 3 種は，本研究の他の調査区にも存在しており，特殊な環境を選好する種ということではなさそうだと考えられた。また，それら 3 種に共通した特徴はみられなかった。これらのことから，斜度が高く下層植生が貧弱な場所では、土砂移動の撹乱によって，特定の種が安定して定着，優占できず，優占種は下層植生の残っている安定した土壌の群集から，偶然そこに加入した個体の組み合わせとなるのではないかと考えられた。

本研究では土壌適応スコアとして数値化されているトビムシの生活形は，植生変化（Vandewalle *et al*. 2010; Oliveira-Filho *et al*. 2016）や，乾燥や凍結といった物理ストレスの変化（Makkonen *et al*. 2011; Bokhorst *et al*. 2012）など，様々な環境変動に反応する有用な形質として知られている。しかし本研究において，下層植生によるトビムシ群集の形質選択は見られなかった。ただし，土壌窒素濃度や C/N 比といった，下層植生の有無で違いがみられなかった養分循環に関係する環境指標との相関がみられ（表 5），トビムシ群集の形質は下層植生の変化とは独立した土壌環境条件に反応していると考えられた。下層植生に対するトビムシ群集の個体数の減少は，形質に関わらないランダムな撹乱プロセスが生じたか，生活形以外の，撹乱依存性に関わる異なる形質の選択が生じているかのいずれかであろうと考えられた。

調査地 A では上層と下層にミズナラとスズタケ，調査地 B ではアカマツとアセビが優占していることから，調査地間でのトビムシ群集の個体数，種数の違いは植生の違いに由来していた可能性もある。本研究では，傾斜の角度と植生を分離する設定に欠けており，サンプル数も限られているため，土壌動物と下層植生の関係を明らかにするのに十分な調査地設計ができなかった。しかし傾斜，または植生などの林分状況により，文脈依存的に土壌生物に対する下層植生の重要性が異なるという発見は重要である。下層植生のタイプの違いや傾斜の条件の違い，また，撹乱環境によって選択される単為生殖などの形質について，より詳しい研究を行う必要がある。

謝辞

研究を支援くださった宮崎演習林技術班の皆様に感謝します。なお本研究は JSPS 科研費（25850111, 15K07467, 19K06126）の助成を受けたものです。

引用文献

Bokhorst S, Phoenix GK, Bjerke JW, Callaghan TV, Huyer-Brugman F, Berg MP (2012) Extreme winter warming events more negatively impact small rather than large soil fauna: shift in community composition explained by traits not taxa. Global Change Biology 18: 1152-1162.

長慶一郎，榎木勉，鍛治清弘，山内康平，緒方健人，椎葉康喜（2016）ニホンジカの摂食圧増加にともなうスズタケの動態―九州大学宮崎演習林における 2003 年と 2014 年の比較―．九州大学農学部演習林報告 97: 7-10.

Côté SD, Rooney TP, Tremblay JP, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. Annu Rev Ecol Evol Syst. 35:113–147.

榎木勉 , 久保田勝義 , 鍛治清弘 , 壁村勇二 , 椎葉康喜 , 井上幸子 , 内海泰弘（2013）. 九州大学宮崎演習林の長期森林動態モニタリングプロット . 九州大学農学部演習林報告 94: 40-47.

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, users' manual and program

documentation. Burnaby (British Columbia (USA) & Millbrook, New York (USA)): Simon Fraser University & The Institute of Ecosystem Studies.

古澤仁美・宮西裕美・金子真司・日野輝明（2003）ニホンジカの採食によって林床植生の劣化した針広混交林でのリターおよび土壌の移動．日本森林学会誌 85: 318-325.

Hishi T, Fujii S, Saitoh S, Yoshida T, Hasegawa M (2019) Taxonomy, distribution and trait data sets of Japanese Collembola. Ecological Research 34:444-445.

菱拓雄・池崎翔子・榎木勉（2009）福岡県御手洗水流域ヒノキ不成績人工林における下層植生の違いがササラダニの種多様性に与える影響．Edaphologia 84:11-20.

市澤圭・伊藤良作・須磨康彦・田中慎吾・田村浩志・中森泰三・新島渓子・長谷川真紀子・長谷川元洋・古野勝久（2015）トビムシ目（粘管目）Collembola．日本産土壌動物―分類のための図解検索　第 2 版．青木淳一編．pp. 1093-1482.

Kaneko N., Salamanca EE (1999) Mixed leaf litter effects on decomposition rates and soil microarthropod communities in an oak-pine stand in Japan. Ecological Research 14: 131-138.

川上えりか・片山歩美・菱拓雄（2020）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．九州大学農学部演習林報告．101：1-6.

Kawakami E, Katayama A, Hishi T (2020) Effects of declining understory vegetation o leaf litter decomposition in a Japanese cool-temperate forest. Journal of Forest Research 25: 260-268.

Laliberté, E., Legendre, P., and B. Shipley. (2014). FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1.0-12.

Makkonen M, Berg MP, van Hal JR, Callaghan TV, Press MC, Aerts R (2011) Traits explain the responses of a sub-arctic Collembola community to climate manipulation. Soil Biology and Biochemistry 43: 377-384.

緒方健人・菱拓雄・田代直明・榎木勉・内海泰弘・鍜治清弘・長慶一郎・山内康平・久保田勝義・壁村勇二・井上幸子・椎葉康喜・馬渕哲也・長澤久視・村田育恵（2017）九州大学宮崎演習林における長期森林動態モニタリングプロット 8 年間の推移．九州大学農学部演習林報告 98: 25-32.

Oksanen J, Blanchet G, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2019) vegan: Community Ecology Package. R package ver. 2.5-6.

Oliveira Filho LCI, Klauberg Filho O, Baretta D, Tanaka CAS, Sousa JP (2016) Collembola community structure as a tool to assess land use effects on soil quality. Revista Brasileira de Ciência do Solo 40: e0150432

Petersen H (2002) General aspects of collembolan ecology of the millennium. Pedobiologia 46: 246-260.

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．九州大学農学部演習林報告 85：47-54.

Vandewalle M, de Bello F, Berg MP, Bolger T, Dolédec S, Dubs F, Feld CK, Harrington R, Harrison PA, Lavorel S, da Silva PM, Moretti M, Niemelä, Santos P, Sattler T, Sousa JP, Sykes MT, Vanbergen AJ, Woodcock BA (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystem and organisms. Biodiversity Conservation 19: 2921-2947

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 ecosystems in humid subtropical and tropical region. Soil Biology and Biochemistry 49:78-87.