

## CHAPTER 6

# Spatio-temporal structure in soil communities and ecosystem processes

*Matty P. Berg*

### 6.1 Introduction

- 群集構造とその生態系プロセスへの重要性・群集のメカニズムを安定化させる役割との関係にはしばしば関心が寄せられてきた。  
無脊椎動物：資源・ハビタット利用が多様（＝生態系機能における重要性）であるが種数が膨大⇒食物網によるアプローチによって評価が可能（DeAngelis 1992）
- 群集構造が生態系プロセスを調整する役割を持つことは示されているが、時空間的な変動の重要性は明らかにされていない  
⇒針葉樹林土壌の層構造を例に、(1)群集の時空間的な変動の定量化(2)土壌の分解・循環プロセスにおける群集の変動が与えるだろう影響の評価を試みる
- アプローチ：①土壌群集の食物網の可視化 ②土壌群集の時空間的な変動の大きさと重要性の解明 ③分解時の鉛直成層構造（vertical stratification）の影響の概念の提示

### 6.2 Soil communities, detrital food webs and soil processes

- 土壌の生物相のパターンは主に資源の量や質、微気象の不均一性に関係し、この不均一性がおそらくニッチ分化につながっている。デトリタスは多くの土壌生物の資源であり、デトリタスの供給が群集構造を決定する。
- 生態系機能の重要性を定量的に評価する際には、機能群を単位とした群集の多様性を用いることが多い。この根拠は同じ機能群に属する種は共通した生活史を持っているためであるが、興味深いことにこの仮説はあまり検証されていない。
- 炭素や窒素の移動は機能群間の捕食・被食に依るところが大きい。しかし、Fig. 6.1のような図では生理的に考えられるすべての関係を表してはいない  
⇒デトリタスの質・量の評価を行うためには有機物質の構成・減少のプロセス・時空間的な分布をより細かく見る必要がある。

### 6.3 Soil organic matter

- デトリタスは様々な有機物質の集合であり、林床に流入するデトリタスには季節的なパターンがある（落葉・暴風雨など）。この変動は、土壌の生物相の活動や存在量に関する強い季節パターンの理由になりうる。
- また、植物の空間配置は土壌生物相の空間パターンを決定する主要因となる（Wardle 2002）。例として混交林におけるデトリタスの違いがあげられる。

- デトリタスの分解過程は、多糖・非木質→木質・有機中間体。地中深くなるにつれ非分解室が堆積し、分解過程の影響が大きくなる。また、窒素は分解過程初期の制限要因（栄養素）となることが多く、C/N比はデトリタスの質の指標となりうる。
- デトリタスの分解によって微生物の生息環境は劣化し、それに伴う生物相の遷移が起こるが、同時に質の高いデトリタスが新たに供給されるため鉛直成層構造ができる。
- まとめ：有機物質の分布・質が群集構造を決定  
⇒オランダのマツ(*Pinus sylvestris*)林による実証

#### 6.4 Variability in time in soil communities

- 水域では群集構造の時空間的変動はよく知られている。Schoenly and Cohen (1991)が水域・陸域の食物網を分析したところ、それぞれの調査時期に出現した種はほとんどおらず、大部分は一度しか発見されなかった。  
実験内容：a stratified litterbag experiment (Fig. 6.2)による、Bray-Curtis の類似度を用いた種組成の変動をリター・リター断片・腐植土の3層において2年半にわたり調査  
⇒リターから腐植土にかけて有機物質の質は著しく減少
- 種組成の変動はリター断片・腐植土よりもリターで大きい。変動の大きさは、時間間隔が開くにつれてサンプル間の類似度が減少するため。また、リターのみ時間とともに変動性の有意な増加を示した。これは、有機物質の質量損失の高さによる (L = 44.2%)。  
⇒リターでの変動の大きさが有機物質の質・量の変化と関連があることを示唆
- リターでは年内(半年間)の種組成の変動が年間よりも大きい。変動の周期的な振動は土壤の温度や湿度のパターンと一致し、これらはリターでより大きくなる。土壤生物は世代時間が短く、短期間での環境変化により反応する。上層であるリターでの変動性の大きさはデトリタスの質の高さによって説明することができるが、デトリタスの質の季節パターンではうまく説明することができない(実験により分解したリターからも同様の傾向が見られた)。
- 短期間における種組成の変動の大きさは、見た目には均一で安定した温帯林でも定まった群集構造をもたず動的であることを示唆している。特にターンオーバーの間隔が短い生態系では、年変動から結論を導く際には注意が必要。

CとNの無機化プロセスについて Fig. 6.1のような機能群の食物網を用いたモデルと実験による結果を比較した場合、食物網モデルではリターでのCの無機化とリター断片・腐植土でのNの無機化を過小評価していた。一方で、実験により得られた1年間の無機化率によるモデルでは過大推定していた。感度分析の結果、特定の機能群のバイオマスの変化が栄養素の無機化に大きな効果を持っていることが分かった。これらのモデル間での予測の不一致は、バクテリアベースと菌類ベースの2つの経路の存在とこれらの違い(ターンオーバーの速さなど)により、食物網モデルでの時間の平均化によって説明することができる。変動の影響が線形でない場合は、時間的変動を考慮することが有用である。また、食物網が固定されていないため、C、Nの移動における重要な生物も変化する。食物網の構造が安定性に及ぼす影響や窒素の移動を理解するには時間の効果を含める必要がある。

## 6.5 Variability across horizontal space in soil communities

- 水平面での種組成の変動は小さく、3層において差がない。質量損失に関しても同様。  
⇒ターンオーバーの重要性を強調
- 水平面の変動個々のバッグをもとに測定し、さらに、先行研究から動植物や微生物の変動の大きさは示されていたため、実験から得られた低い変動性は予測していなかった。これは、生態系エンジニアであるミミズ類の不在や、リターバッグの配置、実験期間の短さによると考えられる。より成熟した森林では、植物の多様性や朽木の存在によりデトリタスの質に変動が生まれるとも考えられる。
- にもかかわらず種組成の空間的な変動が存在することは、食物網が局所的に存在する生物間の相互作用において一部分だけ構成されていることを示唆する。潜在的な食物網は生理的に実現可能なすべてのリンクを表現し、より小さなスケールでは出現するリンクが限られる (Fig 6.4)。局所的な食物網と潜在的な食物網の比較や捕食者を基準とした食物網の連ケルは、特にモデリングの視点から見た食物網研究の今後の課題である。

## 6.6 Variability across vertical space in soil communities is high

- 土壤生物の分布や群集構造には明確な鉛直面でのパターンが見られる。
- 隣接しない層間の変動 ( $BC_{L-H}$ ) は隣接する層間 ( $BC_{L-F}$ ,  $BC_{F-H}$ ) よりも大きく、さらに水平面、時間的なそれよりも大きい。群集構造の変化のかなりの部分は層の違いによってもたらされる。
- 層によって土壤温度や湿度、デトリタスのテクスチャや量、質が変わる。温度や水分の差は小さいが、デトリタスの形態のはっきりとした違いは、粒子サイズの減少やデトリタスの質、分解率に付随する。層が離れるにそってこれらの推移は顕著になる。生態系エンジニア (ミミズ類) が存在する場合は針葉樹林では数 cm、その他の生態系では数十 cm~数 m のスケールで層が変化する。
- 水平面と同様に、食物網は局所的に存在する生物間の一部分だけ構成されていることが示唆される (Fig 6.5)。例えば、腐植層では粒子が小さいためクモなどの大型捕食者が侵入できない、遷移による質の低下による生物相の変化など。また、生物の面からは、細菌や原生動物などのサイズの小さい生物は豊富に存在するものの特定の物質に適應するため、分布は局所的であり、トビムシやダニのような菌食者は移動によって食物網を連結する。
- Berg et al. (2001)は、C と N の無機化率が機能群が層化して存在することに強く依存し、無機化率が食物網の違いと関連することを示した。なお、食物網のバイオマスの量は深さによるデトリタスの分解率を説明してはいない。これは無機化の過程における土壤生物の間接的な貢献が重要であることを示唆し、生態系プロセスの調整作用と群集構造が表裏一体の関係であり、C, N の移動において成層構造を考慮することが不可欠であることを示している。Briones and Ineson (2002)は、放射性炭素を用い、ヒメミミズ類が主に 5-10 年経過した炭素成分を吸収することを明らかにした。

## 6.7 Spatio-temporal scales of community studies

- 群集・食物網の研究において、群集・生態系における生物の役割を完全に理解するためには、生物が作用する小スケールを用い、彼らの根源的な資源を含める必要がある。  
時空間的なデトリタスの性質の変化は、バクテリアによる分解と菌類による分解によって異なる。バクテリアは体サイズが小さく攪乱への反応も異なる。どちらが分解するかによって食物網でのエネルギーや栄

養素の流れが異なり、これが群集構造の変動に貢献する可能性がある。また、バクテリアは粒子を小さくする役割において重要である。

- 食物網の構造が無機化率に強く影響することから、資源ベースの食物網の変化は有機物質の分解にフィードバックすることができる。分解において土壌生物が果たす役割の推移は、一連の地層を再分割し、それぞれが異なる分解過程の段階と特有の群集構造を示す (Fig. 6.6)

(Berg and Bengtsson 2007)

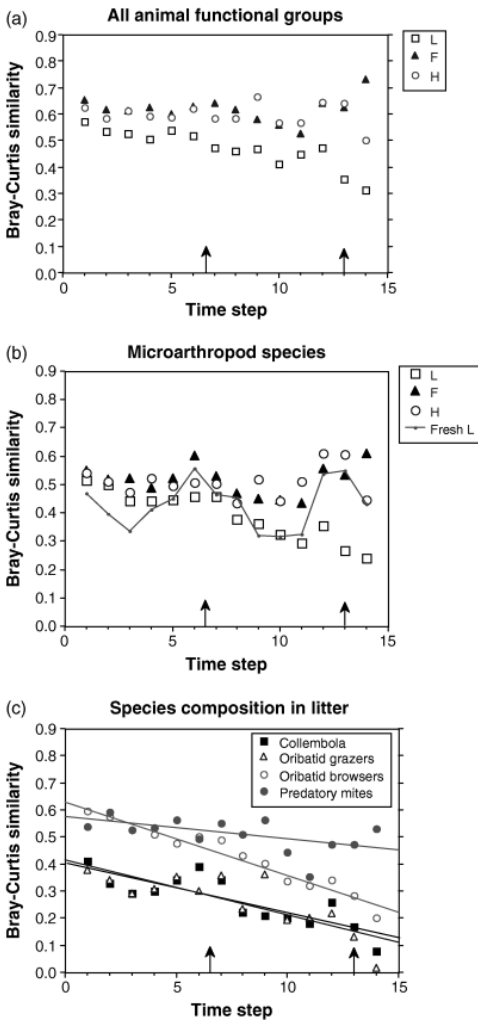


Figure 2. Temporal similarity in (a) food web composition. (b) species composition of the combined microarthropod groups (Collembola, oribatid mites and predatory mites, a total of 48 species), and (c) species composition in each of the microarthropod functional groups (Collembola, oribatid grazers and browsers, and predatory mites) in the litter horizon. In (c) regression lines of mean similarity against time are shown. In (a) and (b) symbols show litter horizon L (squares), fragmented litter horizon F (triangles), humus horizon H (circles), and fresh litter L' (dotted line in b). Time step was eight weeks, arrows indicate one year intervals. Lower BC-similarity values indicate higher variability.

(Berg et al. 2001)

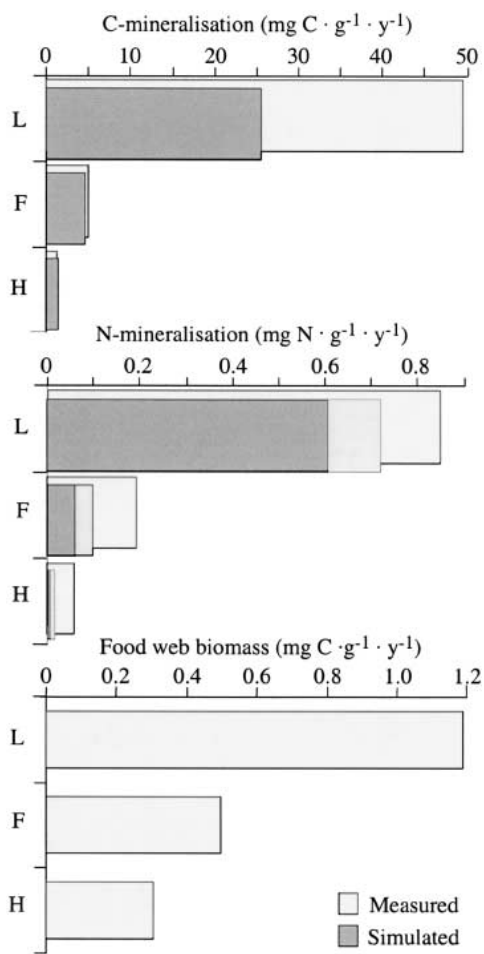


Fig. 2. Measured (open bars) annual losses of carbon (top) and nitrogen (bottom) from organic matter and simulated (closed bars) annual carbon and nitrogen mineralisation rates in litter (L), fragmented litter (F), and humus (H). Light grey bars represent the amount of N mineralised when immobilization of N by bacteria is not subtracted from the total N mineralisation by the food web.

(Briones and Ineson 2002)

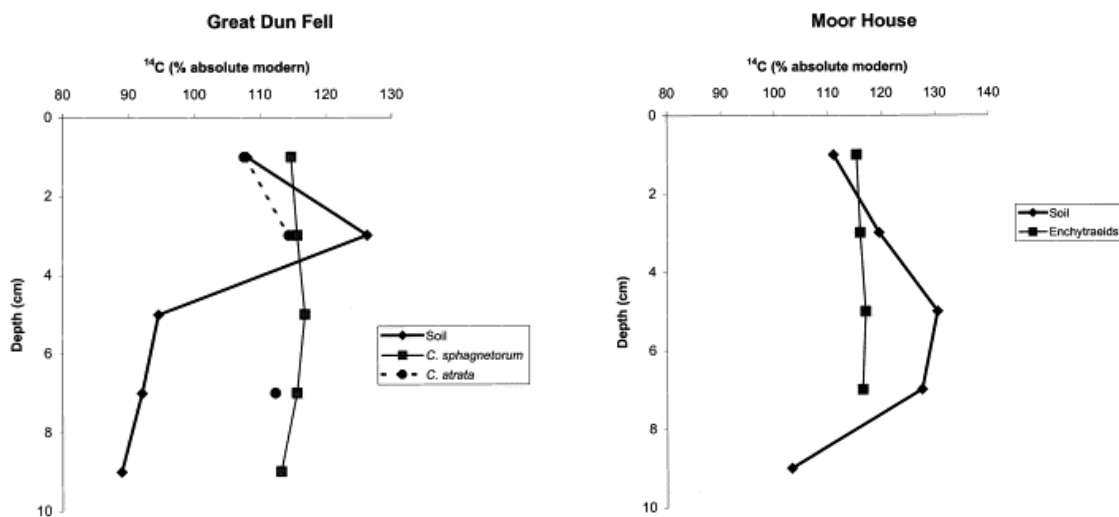


Fig. 1. Vertical distribution of <sup>14</sup>C enrichment in the soils and two species of enchytraeids from Great Dun Fell.

Fig. 2. Vertical distribution of <sup>14</sup>C enrichment in the soils and enchytraeids from Moor House.