

日生態会誌 (Jpn. J. Ecol.), 44: 181-194, 1994

酸性降下物が森林の生物群集の相互作用に与える影響

1. 酸性降下物が土壌動物と分解微生物の相互作用に与える影響

島根大学農学部 金子 信 博

名古屋大学農学部 肘 井 直 樹

京都大学農学部 二 井 一 禎

A REVIEW OF ECOLOGICAL STUDIES ON THE EFFECTS OF ACID DEPOSITION ON INTERACTIONS OF FOREST BIOLOGICAL COMMUNITIES 1. EFFECTS OF ACID DEPOSITION ON INTERACTIONS BETWEEN SOIL ANIMALS AND DECOMPOSER MICROORGANISMS

Nobuhiro KANEKO, *Laboratory of Forestry and Environment, Faculty of Agriculture, Shimane University, Matsue 690.*

Naoki HIJII, *Laboratory of Forest Protection, Faculty of Agriculture, Nagoya University, Nagoya 464-01.*

and

Kazuyoshi FUTAI, *Laboratory of Applied Botany, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-01.*

Synopsis Recent studies on the effects of acid deposition on soil organisms, especially the interactions between soil microarthropods and soil microorganisms, were reviewed. The forest decline in Europe and North America has recently been suspected to be caused by acid deposition, and the effects of this acid deposition on tree physiology, tree nutrition and nutrient cycling in damaged areas have been studied intensively. However, studies on soil microorganisms, which are closely related to plant nutrition and decomposition, have been rather few. Recent advances in our understanding of soil ecosystems suggest that soil animals are responsible for changes in the decomposition process through ecological effects on soil microorganisms. The possibility that soil animals buffer the detrimental effects of acid deposition on forest soil ecosystems is suggested.

Key Words: Acid deposition, Forest soil, Interaction, Liming, Soil organisms

はじめに

酸性降下物, いわゆる酸性雨が陸上生態系にどのような影響を与えるのかということについて, 樹木生理学, 栄養学, 物質循環などさまざまな角度から調査が行われてきている。そして, ヨーロッパや北アメリカでみられる森林の衰退現象は酸性降下物をはじめとする大気汚染を原因の中心と想定して活発な研究が行われてきた (e. g. JOHNSON & LINDBERG, 1992)。現在, 森林衰退の原因として考えられているものには, 土壌酸性化説, オゾン説, 土壌塩類欠乏説, 窒素過剰供給説, 複合ストレス説などがあり(北島, 1988), さらに酸性霧による枝葉の直接害もあげられている(村野, 1993)。

土壌酸性化説は, 酸性降下物による土壌の強度の酸性

化が植物に有害なアルミニウムイオンを溶出させ, あるいはカルシウム, マグネシウムといった栄養塩の流亡により樹木を衰退させるというものである。オゾン説は酸性降下物とともに高濃度で存在するオゾンが樹木の葉の生理機能, 特に光合成機能を阻害することが衰退の原因であるとしている。土壌塩類欠乏説は, 被害がもともとマグネシウムやところによってはマンガンの少ない母岩に成立している森林で顕在化しているとするものである。また, 窒素過剰供給説は森林土壌に本来不足がちであった窒素が, 大気汚染や施肥, 畜産活動による大気からの降下によって過剰となって, 樹木の成長のアンバランスを引きおこし, 窒素以外の栄養塩の不足によりイオンバランスがくずれ, 耐凍性, 土壌病原菌への抵抗性が低下するためと考えている。さらに高濃度の硝酸態窒素の毒性が問題とされる場合もある。最後に, 複合ストレス説は, 以上の考えの総合説で, 土壌, 気象, 食葉性動物,

1993年 3 月23日受理

病原菌感染といった自然要因と、酸性降下物による土壌の酸性化、窒素の過剰な供給といった人為的要因が相乗的、相乗的に葉の生理機能を低下させることによる栄養バランスの悪化が成長低下、諸害への抵抗性の低下をもたらしていると考えている。

オゾンや酸性霧による枝葉の被害を除いて、これらはすべて酸性降下物によるなんらかの土壌の変化を森林衰退の原因としてとらえるものである。しかし、実際には森林の酸性降下物の研究ではほとんどが地上部のみを対象としていて (SMITH, 1990), 土壌の変化と植物, あるいは樹上性動物の反応を同時に解析する研究は少ないようである (ULRICH, 1989)。

たとえば, BLANK らのグループは大がかりなオゾンと酸性霧の相互作用に関する実験をトウヒのクローン個体を用いて行ったが, オゾンと酸性霧の影響を明確に示すことができず, クローン間の反応の違いと土壌の影響を強調するに留まった (BLANK *et al.*, 1990). 彼らはオゾンと酸性霧が森林衰退の主要な原因とはいえないと結論づけている。また, SENSER (1990) も, オゾンと酸性霧の実験をノルウェートウヒのクローンを用いて行い, 耐凍性がこれらの処理によっては影響されないとした。耐凍性はむしろ, 土壌養分, 特にカルシウムとマグネシウムイオンの欠乏に影響されているとした。

これらの2つの結果は, 上にあげられた森林衰退の仮説のなかのオゾン説や酸性霧説を積極的に支持するものではなく, 土壌の変化を考慮する必要性を示している。これは, 森林衰退現象の解明には樹冠部に生じる変化だけではなく, 土壌の変化も含めて考えないと実際の森林衰退の評価ができないことを示している。

これまでに, 土壌生物が酸性降下物の影響をどのように受けるかについての研究はヨーロッパを中心に多く行われてきており, MYROLD (1990) や FRANCIS (1992) による詳細な総説にすでにまとめられている。MYROLD (1990) の総説によると, ほとんどの研究は個別の種の反応を追ったものが多く, 現段階では, 土壌生態系の変化から森林衰退の原因を説明する段階にまで至っているものはない。しかし, 土壌生物相の変化はオリジナルなシステムが破壊されつつあることを示す赤信号であり (HAGVAR, 1988), 環境モニタリングの項目のひとつとしてとりあげる必要がある。

酸性降下物のように森林の地上部だけでなく, 同時に地下部にも影響を与える汚染の影響調査を行うにあたっては, 森林をひとつの生態系としてとらえ, 森林というシステム全体の挙動を説明する必要がある (JOHNSON &

LINDBERG, 1992)。森林のみならず, 生態系を構成する生物は「地球共生系」(東・安部, 1992) として互いに密接な相互作用関係にある。酸性降下物による森林衰退を説明するための説が結局, 複合ストレス説に集約されつつあるように, 個別の分野の研究の集積では, この現象をとらえることが困難であるように思われる。このような立場から, やや専門分野を異にする我々3人が, 共通の視点から酸性降下物が森林に与える影響に関する既往の研究を検討することとした。森林における樹木を中心とした生物相互作用の中で, 分解微生物と土壌動物, 菌根菌と樹木, 樹木と一次消費者の3つの関係を特に重要であると考えた。

この一連の総説では酸性雨研究の全般的な紹介ではなく, 森林の生物間相互作用に人為的な汚染がどのように影響を与えるかについての研究をまとめることとした。本報ではまず金子が, 森林の土壌生態系における物質循環を規定している分解微生物と土壌動物との相互作用について注目し, 特に MYROLD (1990) や FRANCIS (1992) の総説以降に発表された, 酸性雨が土壌生物に与える影響についての研究を中心に紹介したい。次報では二井が, 樹木と共生するという特徴的な位置を占め, 酸性雨による森林の枯死との関係で興味もたれている菌根菌と樹木との関係についてまとめる。さらに第3報では肘井が, 主に一次消費者からなる樹上性の節足動物による食害が酸性降下物の影響をうけてどのように変化するかについてまとめる。

この総説は環境庁国立環境研究所の委託研究「酸性降下物が土壌生態系に与える影響に関する研究」の中で行った「既往の研究の検討」によって得られた成果の一部である。本稿をまとめるにあたり貴重なご助言をいただいた, 京都大学農学部 渡辺弘之教授, 島根大学農学部の片桐成夫教授, ならびに環境庁国立環境研究所の河合崇欣博士に厚く御礼申し上げる。

土壌生態系の研究単位

酸性降下物の土壌への影響を評価するために, 土壌カラムに大量の酸を短期間に負荷するという実験がよく行われている (脇, 1989)。このような調査は土壌のもつ酸に対する化学的な緩衝力を明らかにすることを目的として行われているものである。一方, 森林土壌には樹木の根を含めて多様な生物が生息している。森林の衰退現象を土壌の変化として考えるためには, 樹木に関係している生物のうち特に土壌に生息している生物群集の挙動を理解する必要がある。

土壌生態系は粘土鉱物のような微細な単位から、バクテリア、糸状菌といった微生物、土壌動物のような構成生物、樹木などの根系、さらにはその生息環境を含んでいて、地球規模の生態システムにまでつながる階層構造の一部をなしている (COLEMAN *et al.*, 1983; COLEMAN *et al.*, 1992). 土壌には単に多様な生物が生息するだけでなく、水や栄養塩類が多量に移動し、さらにメタンや二酸化炭素といった気体が気体と大気との間で交換されている (SCHLESINGER, 1991). これらの反応には生物が深くかかわっており、土壌中での微細な単位での生物反応が地球規模の環境変動に影響することもありうる。土壌中のプロセスはグローバルな生態系の動態を決める第一義的な要因の一つとなっているので、地球規模の環境問題に対処するためには、土壌からの様々な物質の移動の測定と制御の技術が今後重要となるだろう (COLEMAN *et al.*, 1992).

土壌微生物は土壌中で物質の速い回転の系を構成して、養分循環に重要な位置を占めている (COLEMAN *et al.*, 1984). 微生物を餌とする土壌動物の摂食活動や土壌中での土壌動物の動きによる微生物の生息環境の変化が微生物自体の活動を変化させるので、土壌中の養分の動きはさらに影響をうける (COLEMAN, 1985; PARKINSON, 1988). 微生物群集には従属栄養生物が多く、植物の根からのムシゲルや枯死根などの有機物の流れは土壌微生物個体群の維持に重要である (COLEMAN, 1985). 植物にとつての可給態養分を供給するという点では、植物から始まる土壌中の腐植連鎖はすべての陸上生態系のおもな食物連鎖の基礎であり、土壌微生物の存在を無視しては陸上の食物連鎖さえ考えることができない (PRICE, 1988). したがって、システムを構成する最小の研究単位としては、土壌と有機物に加え、土壌微生物、土壌動物、さらに植物根を含んだシステムを対象とする必要がある。このような土壌生態系が人為汚染物質によっていかに影響を受けるかを評価するためには相互に作用しあっているシステム全体としてとらえる必要があろう。現在、土壌動物—土壌微生物—植物根の間の相互作用についてはアメリカやカナダなどで研究が盛んとなってきている (COLEMAN *et al.*, 1984; COLEMAN, 1985; PARKINSON, 1988; LUSSENHOF, 1992; 金子, 1994).

COLEMAN *et al.* (1984) はバクテリアとそれを食べる線虫やアメーバといった単純な系を用いることにより、土壌生物間の相互作用と土壌養分の流れとの関連を明らかにすることに成功した。彼らの系では土壌動物による摂食がリンや窒素の無機化を促進し、土壌呼吸量を増大

させていた。つまり、土壌動物による摂食の影響を受けて、バクテリアの基質利用と無機化速度が増大し、活性が高まった。また、系の中での動物の群集構造の複雑化は系全体の無機化速度をより増大させていた。同じ線虫でも、バクテリア食では土壌養分の無機化を促進したが、菌食性の線虫は菌糸中の原形質を利用し、菌体をあとに残すので、菌体による土壌養分の不動化が多いというように、動物の摂食パターンが養分動態を左右する可能性が示された。さらに、より多様な土壌生物を含む土壌で生育した植物のほうが、植物体中の窒素含有率や乾物重が増大することが確かめられた。

土壌生態系の研究者はなんらかのレベルで土壌に微生物、土壌動物、植物を含んだマイクロコズムを利用して多くの場合が多い。土壌微生物や土壌動物は相互作用系で結ばれているので、このようなマイクロコズム手法の利用は、土壌微生物や土壌動物のように個体群に関するデータの積み上げでは野外での挙動を説明するのが困難な対象をシステムとして取り扱う (COLEMAN, 1985) のに有効であるといえる。マイクロコズムのなかに含まれる生物の種数はさまざまで、研究者の目的により扱う生物集団と系の複雑さは異なっている。しかし、野外観測よりも実験的手法になじみやすく、多くの成果が発表されてきている。今後、操作可能で十分複雑な系を構築することが必要となる。

森林ではバクテリアより糸状菌の活動が、有機物の分解過程にとって重要である (PARKINSON, 1988). 菌食性の土壌動物による糸状菌に対する選択性は、糸状菌の種組成や分解速度を変化させる (PARKINSON *et al.*, 1979; NEWELL, 1984a; b). また、たとえば、アンブロシア甲虫とアンブロシア菌の場合ほど密接な関係ではないが、トビムシやササラダニのような土壌に普遍的にしかも量的に多く生息する土壌動物が、体内や体の表面に孢子や菌糸を付着させて移動することが、糸状菌の分散を助けている可能性が示唆されている (VISSER, 1985).

以上、特に最近の10年間で土壌生態系中の生物間相互作用に関する活発な研究がなされてきたが、野外での定量データをとることは困難であり、多くの研究例は野外での定量データを欠いているのが現状である (LUSSENHOF, 1992).

森林土壌への汚染物質の負荷

酸性降下物のもたらす低 pH だけでなく、土壌中の有機態窒素の硝化にともなうプロトン (H^+) の生成、植物によるアンモニア態窒素の吸収によるプロトンの放出も

土壌の酸性化を引き起こしている (BINKLEY & RICHTER, 1987). 窒素は多くの森林土壌で不足がちな元素であり, 樹木の成長を規定していたが, 現在, 土壌には大量の窒素が降雨とともに供給されていて, 窒素飽和と考えられる森林もある (GUNDERSEN, 1991; TIETEMA & WESSEL, 1992). オランダでは畜産活動によるアンモニア態窒素の降下が非常に多く, たとえば, 年間の降下量は $3 \text{ kmol} \cdot \text{ha}^{-1}$ (40 kg-N ha^{-1}) という例がある. アンモニア態窒素は石灰岩質土壌では硝化されるが, 酸性土壌では10%程度しか硝化されない (STAMS *et al.*, 1990). しかし, 酸性土壌でも硝化が明らかに生じることが, アンモニア態窒素の降下によって土壌の酸性化が進行していることを示している (STAMS *et al.*, 1991). 酸性化にともなう土壌中のイオンの挙動の変化は, イオンバランスの乱れとして植物をストレス状態に追い込んでいると考えられている.

窒素のような大気汚染物質が土壌生態系に影響を与える可能性は, 農耕地に比べて森林土壌のような管理されていない土壌において大きいといえよう (FRANCIS, 1992). すなわち, 農耕地では施肥とともに石灰施用により土壌養分とpHの調節を行っているが, 森林土壌への施肥, 石灰施用は一般的ではない. 森林施業は農業に比べて従自然的であり, 土壌条件に応じた施業がとられている. 一方, 森林にはもともと酸性である環境に適応した生物群集が成立しているとすれば, 農耕地でのpHの低下の場合よりも影響が少ないかもしれない.

現在, 日本の森林で酸性降下物による樹木の被害が顕在化しているとの確かな証拠は得られていない (松本ら, 1992) が, 関東や瀬戸内地方のスギ林などで森林の衰退現象が観察されている (梨本・高橋, 1991). スギは日本を代表する造林樹種であるが, その樹幹流は林外雨や林内雨に比べてきわめてpHが低く (松浦, 1992), 樹幹に近いほど土壌のpHが低下することが認められている (亀岡ら, 1989).

国土の70%近くの面積を占める森林の土壌における汚染の状況, さらに人為的な影響による変化については, 注意深く見守る必要がある. 汚染により衰退が始まった森林を人為によりもとに戻すことはきわめて困難であるので, 汚染物質の負荷に対して森林がどの程度まで耐えられるのかについての答えが求められている (INESON, 1990). 森林のような広大な地域では一旦生じた被害に有効な対策を取りにくいので, 森林土壌における汚染物質の挙動を解明する必要がある.

ヨーロッパや北アメリカでは酸性降下物によると考え

られる森林生態系の変化がすでに観測されており, 我が国でも雨水の酸性化が確認されている (環境庁, 1990). それでは, 分解微生物や土壌動物といった土壌生物は酸性降下物の増大にどのように反応しているのだろうか.

酸性雨処理に対する土壌生物の反応

これまでになされた多くの土壌生物に対する酸性雨処理実験について MYROLD (1990) が総説にまとめているので, まずこの総説の時点でのまとめを検討してみたい. 彼の総説では, 1) 土壌生物に対する酸性降下物の直接の影響, すなわちバイオマスや個体数の変化について, 2) 土壌生物によって担われている土壌中の様々な物質変化などのプロセス, すなわち土壌呼吸や炭素の無機化速度, 窒素の無機化や硝酸化成, 酵素活性などについて検討が行われた.

窒素酸化物と硫黄酸化物はともに大気汚染のために土壌に降下している. MYROLD (1990) は窒素酸化物の降下が土壌生物に直接与える影響として, 窒素は不足がちなので硝酸態窒素を与えると土壌の微生物活性や窒素循環が盛んになるとしている. 一方, 硫黄酸化物が土壌生物に与える影響についての調査は窒素に比べて少ない. 窒素酸化物とともに硫黄酸化物は酸性降下物の主要な構成要素なので, 土壌中での硫黄に関わる生物過程を調べる必要がある.

多くの酸性雨実験では, 人工的に硝酸や硫酸, あるいは両者の混合液に水を加えて特定のpH値を得るように調整している. MYROLD (1990) はプロトンの負荷量として1ヘクタールあたり年間, 1 kmol 以下, $1 \sim 10 \text{ kmol}$, そして 10 kmol 以上の3段階に区別して, 散布による土壌生物の反応を整理しようと試みた. このヘクタールあたり年間 1 kmol と 10 kmol という値はそれぞれpH 4と3の雨が, 1000 mm 降った場合に相当する.

土壌動物は便宜的にそのサイズによってミミズやヤスデなどの土壌大型動物 (soil macrofauna) と, ヒメミミズ, トビムシや土壌ダニ類を含む土壌中型動物 (soil mesoafauna), 原生動物や線虫を含む土壌小型動物 (soil microfauna) に区別されている. これまで土壌動物に対して行われた調査はスカンジナビアのヒメミミズ (Enchytraeidae), およびトビムシ (Collembola) や土壌ダニ類といった小型節足動物についてが多く, ミミズや線虫に関するものは少ない.

土壌動物の個体数変化について Table 1に示す. 多くの場合, 結果はまちまちで, 個体数の増加, 減少そして

変化なしのいずれもがみられている。そのなかで、ヒメミミズは中、高レベルの処理で明らかに減少して酸性雨により個体数が減少することが示された。一方、トビムシはやや減少、そして土壤ダニ類では、増加する傾向が

Table 1 Effects of acid input on soil animal populations.

Organism	H ⁺ Load (kmol ha ⁻¹ yr ⁻¹)		
	<1	1-10	>10
Enchytraeidae			
<i>Cognettia sphagnetorum</i>	0	--	--
TOTAL	0	--	--
Collembola			
<i>Anurida pygmaea</i>	+	0	0
<i>Anurophorus binoculatus</i>	0	--	
<i>Anurophorus septentrionalis</i>	0	0	
<i>Folsomia litsteri</i>	0	--	
<i>Isotoma notabilis</i>	+	--	--
<i>Isotomiella minor</i>	-	-	--
<i>Mesophorura yosii</i>	+	+	++
<i>Neanura muscorum</i>	0	0	+
<i>Neelus minimus</i>	-	0	--
<i>Onychiurus absoloni</i>	+	0	
<i>Onychiurus armatus</i>	0	0	--
<i>Tullbergia krausbaueri</i>	+	++	
<i>Willemia anophtalma</i>	-	-	-
<i>Xenylla borneri</i>	-	-	
TOTAL	+	+	+/-
Acarina			
Astigmata	0	+/-	+
Cryptostigmata (Oribatei)			
Brachychthoniidae spp.	-	+/-	+/-
<i>Carabodes</i> spp.	0	-	
<i>Oppiella nova</i>	0	+/-	+/-
<i>Oppia obsoleta</i>	+/-	+/-	++
<i>Oppia ornata</i>	0	0	0
Oppioidea spp.	0	+	
<i>Steganacarus</i> spp.	0	+	++
<i>Suctobelba</i> spp.	0	-	-
<i>Tectocephus velatus</i>	+	++	++
TOTAL	+	++	++
Mesostigmata	0	0	0
Prostigmata	0	+/-	+/-
TOTAL	+	+	+
Protura			
TOTAL	0	0	0

++, significant increase; +, increase; 0, no significant difference; -, decrease; --, significant decrease; +/-; mixed results in different studies. From Myrold (1990) and modified.

あった。トビムシや土壤ダニ類のなかには種によって、酸性雨により減少するものと増加するものがあり、酸性処理下で個体数を増加させる好酸性 (acidophilic) 種と、逆に石灰の施用で増加する (calciophilic) 種がそれぞれ明らかにされている (HÅGVAR, 1987; 1990)。いずれの研究例でも、どうして酸性雨処理によって土壤動物の個体数が変化するのかについて明らかになったものはなく、また pH の他に鉛やカドミウムといった重金属の汚染についても考慮する必要があるとされている。ミミズは一般に酸性条件で個体数が減少することが知られているが、酸性雨処理による線虫 (Nematoda) や原尾目 (Protura) への影響は明らかではない。

土壤微生物への影響については、一般にこれまでの研究例では土壤動物の場合と同様、明瞭な傾向はみられないといえよう。バクテリアでは硫酸化細菌が SO₂ の増加により個体数が増加した例がみられ、種構成の変化が想定されたが、個体数の変化がみられない場合も多かった。一方、SO₂ による糸状菌のバイオマスの変化は少ない場合が多かった (MYROLD, 1990)。菌根についての研究例は本総説の続報 (二井ら, 1994) を参照していただ

Table 2 Effects of acid input on laboratory soil respiration.

Soil sample type	H ⁺ Load (kmol ha ⁻¹ yr ⁻¹)		
	<1	1-10	>10
Litter or organic soil		0	-
		-	
		-	
		-/0	-/+
	0	0	0
		0	
		0	-/+
		-	
		0	-
		0	
Organic and mineral soil	+/-	+/-	
		0	
	0	0	
Mineral soil		+/-	-/0
		+/-	+/-
	+/-	+	-
		0	
	0	0	

+: significant increase, 0: no significant difference, -: significant decrease, +/0, -/+, -/0: mixed results. (from Myrold (1990) and modified.)

きたい。

土壌微生物の動態を野外で種レベルで追跡することは困難であるが、硫黄酸化細菌や脱窒菌といった特定の機能をもったグループ(functional group (ELLIOTT *et al.*, 1988)) を想定して解析を行うことが有効かもしれない。

酸性降下物の微生物への影響は、土壌中のさまざまな反応にあらわれると考えられる。Table 2に土壌呼吸、Table 3に土壌酵素活性について示す。土壌呼吸や酵素活性は土壌中の有機物分解の活性の指標と考えることができる。土壌呼吸に関しては「野外での影響は一般にない」という研究例が多いが、実験室における高レベルの負荷では減少傾向が認められている。酵素活性についても高レベルの負荷で活性が低下するケースが多かった。その他にMYROLD (1990) の総説では窒素の無機化についても多くの研究例がまとめられているが、一般に窒素の無機化は酸性物質の負荷にはあまり影響を受けないが、酸の負荷を極端に多くした場合には抑制され、pH が低

くなった土壌では窒素の無機化が抑制されることが示された。また、酸性雨処理による一時的な無機化量の増大は酸によりアミノ酸が溶脱されて、無機化されやすくなったためではないかと考えられている。

以上、詳細については直接MYROLD (1990) の総説を参照していただきたいが、彼の総説によると、現時点では酸性降下物に対する土壌生態系の反応として土壌生物の挙動を一般化することは不可能に思える。

土壌動物はそれ自身で落葉分解速度を決めているわけではないが、微生物を摂食することにより、養分動態にさまざまな影響している。VERHOEF *et al.* (1989) によると、酸性降下物による窒素供給が多い土壌では、硝化細菌の活動が低下していた。そして、高い窒素供給を受けている森林のリター層、F層を用いたマイクロコズム実験ではトビムシが摂食することにより、窒素が排泄物としてアンモニア態の形で無機化され、L層では、微生物の増加を抑制して窒素の無機化を増大させていた。また、F層では逆に微生物による取り込みが増大して不動化を促進することを示した。トビムシの摂食はL層とF層で逆の結果をもたらしており、このことは、土壌生物間の相互作用を解析することともに、森林土壌では普通にみられる土壌構造の不均一性を考慮に入れた調査が必要であることを示している。MYROLD (1990) のまとめた結果が一見ばらばらであるように見えるのは、彼が整理したプロトンの負荷レベルの違いだけではなく、土壌中の生物間の相互作用と土壌条件の違い、あるいは生物間相互作用に関係する実験条件が整理しきれていないことに原因があるのではないだろうか。

酸性降下物と石灰施用が土壌生物に与える影響

MYROLD (1990) が総説で指摘したように、土壌生態系への酸性降下物の負荷実験において一見矛盾する結果が多く出されている現状を打破するためには、よく設計された野外実験が必要であろう。

工場や鉱山のような点汚染源 (point source) からの距離により汚染物質濃度が減衰する地域における野外調査は、野外の生物群集に与える汚染の影響を明らかにするための一種の野外実験とみなすことができる。フィンランドのOulu 鉱山の周辺の汚染では、窒素と硫黄濃度が鉱山から離れるにしたがって減少し、ヒメミミズ、土壌呼吸、菌根菌の多様性が逆に増加していた(OHTONEN *et al.*, 1992)。線虫の個体数は、土壌中のdehydrogenase活性、無機態窒素量、土壌のpH値と正の相関があり、酸性の土壌で線虫個体数は減少していた。このような点

Table 3 Effects of acid input on soil enzyme activities.

Enzyme	H ⁺ Load (kmol ha ⁻¹ yr ⁻¹)		
	<1	1-10	>10
Dehydrogenase	0	0	
		-/0	0
			-
	+/-0	+	-
	+	0	
Phosphatase	0	0	
		-/0	0
		+/-0	-/0
	+/-0	-/0	-/0
	0	-	
Urease	+	+	
			-
		0	-/0
	+/-0	+/-0	-
	0	+	
Arylsulfatase		+/-0	-/0
	+/-0	+	-/0
		-	
	0	0	
	0	+	
Protease		0	-/0
		0	-
Cellulase			

+: significant increase 0: no significant difference; -: significant decrease, +/-0, -/0: mixed results. (from Myrold (1990) and modified.)

汚染源からの距離で汚染物質の影響を評価する方法は、汚染の実態をよく示している。しかし、原因物質の中の何がこのような変化をもたらしたのかを明らかにする必要があり、汚染源からの距離に比例しない要因との相互作用を検出することが難しい。

MYROLD (1990) の総説以降、土壌への石灰散布の影響を調べた研究例が多くみられてきている。石灰の散布は、酸性化の逆の反応として検討する必要がある。この総説以降に発表された論文のなかからいくつかの結果を Table 4 にまとめた。

ALBERTI ら (1991) は森林土壌への石灰散布の野外実験で土壌ダニ類の個体数の変化を調査している。その予報によると、中気門ダニの Uropodida 亜目, Gamasida 亜目の種がやや増加する傾向をみせたが、ササラダニは変化していない。調査を続けるとおそらくゆるやかな個体数の変化が生じるものと予測している。

針葉樹林の線虫に対する石灰散布の影響が調べられたが、線虫への影響は少なかった (HYVÖNEN & PERSSON, 1990)。この研究ではバクテリア数が変化しなかったことが、少なくともバクテリア食の線虫に関しては理由として考えられた。しかし、ミミズが同じ土壌に生息しているとその影響をうけて線虫の個体数は減少した。ヒメミミズに対しては、酸性雨処理が弱い影響しかもたず、石灰散布の方が体内の xylase や trehalase などの酵素活性を減少させていた (URBASEK & CHALUPSKY, 1992)。これは好酸性の微生物が石灰散布により減少したことを反映したのではないかと考えられた。

HÅGVAR (1987) は、長年にわたり酸性雨と土壌動物の関係を調査している。彼は好酸性種と好アルカリ性種のように、酸性雨と石灰散布処理により個体数が変化する原因として検討したが、土壌の酸性化に伴う森林の下層植生の減退、とくにコケ類の減少、硫酸や石灰そのものの影響、pH の大小と相関のある土壌要因、捕食者の変化、食物条件(特に糸状菌の現存量)、卵への影響、個体群の増加率は、いずれも処理と相関が認められなかったり、例外が多いため否定された。彼は種間競争をもっとも重要なものと考えた。コナダニ、ササラダニ、トビムシなど酸性雨処理をした場合に群集中では個体数が増大する種も、単一の種で飼育した場合には個体数が減少するので、他種との競争状態において強い種が酸性環境下で相対的に増加すると考えられた (HÅGVAR, 1990)。このような種は野外で酸性土壌に多く分布することが知られている。処理による個体数の変動は種間の競争力の違いによると説明されているが、種間競争を定量化した

わけではなく、競争のメカニズムについては説明されていない。どうして酸性側やアルカリ性側で特定の種が増加するように見えるのかについては現時点では不明である。

ドイツのトウヒ林での石灰散布、散水、酸性雨処理による土壌生態系の季節変化に関する研究 (VON LUTZOW *et al.*, 1992) では、石灰散布により微生物態の窒素、土壌中の窒素量などが増大したが、逆に酸性雨処理では減少した。また、ドイツやカナダのトウヒ林では、土壌呼吸、炭素の無機化量は酸性雨処理によって減少した (WHILHELMI & ROTHE, 1990; SALONIUS, 1990)。さらに、ドイツのトウヒ林土壌で18年前に行われた石灰散布は18年たっても土壌の微生物活性の指標としての熱発生量を増大させ、C/N 比を減少させた (ZELLES *et al.*, 1990)。

ベルリンのマツ林で石灰散布を行ったところ土壌の pH 値を上げ、同時に土壌炭素量の減少を招いた (MARSCHNER & WILCZYNSKI, 1991)。これは土壌呼吸の増大によるものであるが、土壌微生物群集では糸状菌よりもバクテリアのほうがより優占するように変化した。林地に岩石粉末 (Rock powder) を散布すると、protease 活性、 NO_3^- 濃度、pH 値が増大して、phosphatase の活性が減少した。そして全般に、炭素、窒素の無機化を促進していた (VON MERSI *et al.*, 1992)。

PERSSON *et al.* (1989) は、スウェーデンのトウヒ林とマツ林で酸性雨と石灰散布による炭素と窒素の無機化速度の変化を調べた。酸性雨処理は炭素の無機化速度を低下させ、石灰処理は増大させた。ただし石灰処理による炭素放出量の増大は初期に限られていた。酸性雨処理は窒素の無機化を増大させたが、石灰処理は C/N=31 のトウヒ林腐植層で窒素無機化を増大させ、C/N=44 のマツ林腐植層では変化がなかった。酸性雨処理によって死亡した土壌生物からの窒素の放出は無機態窒素増加量の 25-30% 程度しか説明しなかった。酸性雨は微生物に利用可能な炭素、窒素の量を減少させ、石灰散布は増加させるのではないかと考えられた。線虫も両方の処理で減少したが、ヒメミミズは石灰処理で増加していた。この土壌では大型ミミズ類がいないので、ヒメミミズが石灰処理により増加したと考えられた。

野外で実際に生じている現象を検証するには実験期間の長さが不十分なことが多い。相互作用関係が実験期間の長さによって変化することは十分考えられることである。短期的には、酸性雨は針葉リターからのリーチングを促進し、トビムシが微生物を摂食して無機化を促進す

Table 4 Effects of acid input and liming on soil ecosystems.

Measured items	H ⁺ Load (kmol ha ⁻¹ yr ⁻¹)	Liming	Reference
Abundance of soil animals			
Beech-Spruce			
Acari			
Uropodida		+	ALBERTI <i>et al.</i> (1991)
Gamasida		+	ALBERTI <i>et al.</i> (1991)
Oribatida		0	
Spruce-Pine			
Nematoda		0	HYVÖNEN & PERSSON (1990)
		-	PERSSON <i>et al.</i> (1989)
Enchytraeidae	-/0	+/-	PERSSON <i>et al.</i> (1989)
Microbial Biomass			
F-layer in Beech forest	-	+	WOLTERS (1991b)
		+	BADALUCCO <i>et al.</i> (1992)
Oak			
bacteria		+	NODAR <i>et al.</i> (1992)
fungi		+/-	NODAR <i>et al.</i> (1992)
Spruce			
microbial-N	-	+	von LUTZOW <i>et al.</i> (1992)
FDA-active fungi	-	-	PERSSON <i>et al.</i> (1989)
Soil respiration / carbon mineralization			
Soil in beech forest	+		SCHEU & WOLTERS (1991)
F-layer in beech forest	-		SCHEU & WOLTERS (1991)
Beech litter	-		SCHEU & WOLTERS (1991)
Beech litter	-		WOLTERS (1991a)
LF-layer in beech forest	-	0	WOLTERS (1991b)
Spruce	-		WILHELM & ROTHE (1990)
Spruce	-		SALONIUS (1990)
Spruce		+	BADALUCCO <i>et al.</i> (1992)
Spruce		+	HAYNES & SWIFT (1988)
Spruce, Pine	-	+	PERSSON <i>et al.</i> (1989)
Soil organic matter			
Pine		-	MARSCHNER & WILCZYNSKI (1991)
Leaching of nitrate-N			
LF-layer in beech forest	-	+	WOLTERS (1991b)
Leaching of inorganic nitrogen			
LF-layer in beech forest	+	+	WOLTERS (1991b)
Spruce		+	HAYNES & SWIFT (1988)
Spruce	+	+	PERSSON <i>et al.</i> (1989)
Pine	+	0	PERSSON <i>et al.</i> (1989)
Sulphur mineralization		+	HAYNES & SWIFT (1988)
Metabolic Quotient			
LF-layer in beech forest	+	-	WOLTERS (1991b)
Spruce		+	BADALUCCO <i>et al.</i> (1992)
Enzymic activity			
protease		-	HAYNES & SWIFT (1988)
sulphatase		-	HAYNES & SWIFT (1988)
phosphatase		+	HAYNES & SWIFT (1988)
phosphatase		+/-	BADALUCCO <i>et al.</i> (1992)
dehydrogenase		+	BADALUCCO <i>et al.</i> (1992)

+: significant increase, 0: no significant difference, -: significant decrease, +/-, -/0: mixed results.

る効果が顕著ではなくなっていた (VERHOEF & MEINTSER, 1990). 一方, 長期に汚染されると針葉リター中の養分が減少し, おそらく微生物の組成も変わる. トビムシはこのような状況で摂食により微生物の活性を刺激し, その結果微生物による無機態養分の不動化を促進すると考えられている (VERHOEF & MEINTSER, 1990).

土壌動物による酸性雨の影響緩和

最近の研究成果で注目されるものとして, 土壌動物の活動特性が酸性雨の微生物に対する影響を緩和し, 結果的に落葉分解速度の低下を防いでいるという研究がある. 土壌生物のもつ特性が, 汚染に対して緩和的に作用するとすれば, 森林の衰退現象に対して土壌生物の活動を利用することにより被害を軽減することができるかもしれない.

WOLTERS (1991a) は, ドイツのブナ林で様々な濃度の硫酸溶液による酸性雨処理を野外で行ったリターを実験室に持ち帰り炭素の放出速度を測定した. 酸性雨処理によりリターからの炭素の無機化速度は低下し, このことはこの森林で観察されている近年の土壌表層のリター堆積量の増大がリターの分解速度の低下によることを示している. 無処理では土壌動物の有無は無機化速度に影響しないが, 酸性雨処理では土壌動物の存在によって無機化速度の低下の程度がゆるやかとなっていた. トビムシのような中型の土壌動物が土壌粒子を土壌層からリター層に運ぶので, リター層での酸性雨を中和していると考えられた. 土壌表層で酸性降下物が中和されるとしたら, それよりも下層に生息する土壌生物や樹木根系には酸性降下物の影響が及ばないことになる. これは, 森林土壌のもつ層構造がそこに生息する生物を通して, 外的な攪乱に対して緩衝能を持つことを示している.

また, WOLTERS (1991b) は実験室で酸性雨処理に石灰散布およびトビムシの効果を組み合わせたマイクロコズム実験を行った. 酸性雨処理によって土壌呼吸は低下, 微生物のバイオマスは減少し, 代謝比 (metabolic quotient; 微生物態炭素あたりの呼吸量) は増大していた. また, 無機態窒素の生成は増大したが硝酸態窒素の生成は減少した. 酸性雨処理により窒素は微生物が死亡して無機化され, 不動化も減少するので濃度が増大したが, 硝化速度は減少することが示された. 分解の初期にリターに定着する微生物の方が酸性雨の影響を受けやすいが, 酸性雨処理を中断するとこのような微生物はその現存量を回復することができ, 処理の初めにはむしろ呼

吸量が増大すること, また, 代謝比は酸性雨処理で増大するのでストレスに対する土壌微生物の反応の指標とすることが示された.

トビムシを導入すると, 酸性雨処理下で土壌呼吸速度は低下しなかったが, 微生物バイオマスは減少し, 代謝比の増加, 無機態窒素生成の減少が観察された. トビムシはリターとリターに付着した微生物を摂食することにより, 微生物バイオマスの減少をもたらし, さらに無機態窒素がトビムシの排泄物として放出されるので窒素のリーチングを促進していると考えられたが, 酸性雨処理下ではトビムシの存在により窒素のリーチングが減少していた. さらに, トビムシの存在は酸性雨処理中断後の微生物相の回復を助けていることがリターからの炭酸ガス放出量の測定で明らかとなった. この場合のトビムシの作用としては微生物の土壌からリターへの再定着を助ける効果と, リター上の微生物に窒素源を供給する効果が想定され, 摂食による微生物バイオマスの減少を上回っていたと考えられた.

土壌への石灰散布は北ヨーロッパでは森林施業として重要視されていて, 酸性雨の被害林に散布されている. WOLTERS (1991b) の実験では石灰散布により無処理の土壌に比べて土壌呼吸速度は違いがなく, 微生物バイオマス, 無機態および硝酸態窒素の生成量は有意に高くなっていた. そこに酸性雨処理をすると呼吸速度は, 酸性雨のみの処理よりも高く石灰散布のみよりも低い値を示した. 微生物バイオマス, 窒素の無機化も酸性雨のみの処理ほど低下しなかった. 特に硝酸態窒素の生成は酸性雨のみの処理よりもはるかに高かった. 石灰散布をすると土壌のもつ緩衝力は高まって, 土壌呼吸などの変化が少なくなったが, 酸性雨のみの処理と同様酸性雨で微生物活性はやや低下し, 酸性雨処理を中断した後の微生物の回復速度は酸性雨処理のみに比べてむしろ遅くなった. このことから通常の土壌でトビムシが果たしているような微生物相の回復を助ける効果が石灰散布の際には期待できない可能性が示唆された.

SCHEU & WOLTERS (1991) は, 実験室での系で, ^{14}C を吸収させた未分解のブナ葉とそれを食べたヤスデの糞を土壌の上に置き, それぞれから放出される ^{14}C が硫酸溶液の散布と2種のミミズを加えた処理でどのように変化するかを調べた. 実験には石灰岩質の土壌を用いたにもかかわらず, ミミズが存在しない場合にはブナ葉からの炭素放出量は酸性雨処理によって無処理に比べて43%に減少していた. ミミズは鉱物質土壌とリターやヤスデの糞を接触させる (bioturbation) ことにより, 前述

の WOLTERS (1991a) のトビムシと同様に炭素放出速度の低下をミミズがいない場合の50%に抑え、酸性雨の影響を緩和していた。すなわち、表層性 (epigeic) のミミズがブナのリターを食べたヤスデの糞をさらに食べることで、よりヤスデの糞を分散させるので、酸性雨処理による微生物活性の低下が和らげられ、酸性雨の影響が緩和された。地中性 (endogeic) のミミズは表層のリターを摂食の際に地中に移動させ、土壌中に分散させていた。酸性雨はまず、地表のリター層に触れて影響するので、リターの細片化と土壌中への移動は、このような土壌で酸性雨がリター上の微生物相におよぼす影響を緩和する

と考えられ、土壌動物の存在は酸性雨による土壌表層のリターの分解速度低下を抑制していた。

土壌動物が酸性雨による微生物活性への影響を緩和するメカニズムについて Fig. 1 に示す。酸性降水物は土壌表層の微生物活性を低下させるが、土壌中型動物 (mesofauna) は微生物を摂食したり、分散を助けることによって刺激し、土壌粒子を下方から運ぶことによりリター表面で中和している。土壌大型動物 (macrofauna) はヤスデのようにリターを粉碎したり、ミミズのようにリターを粉碎・移動させることにより土壌との接触を増加させたり酸性降水物との接触を減少させて

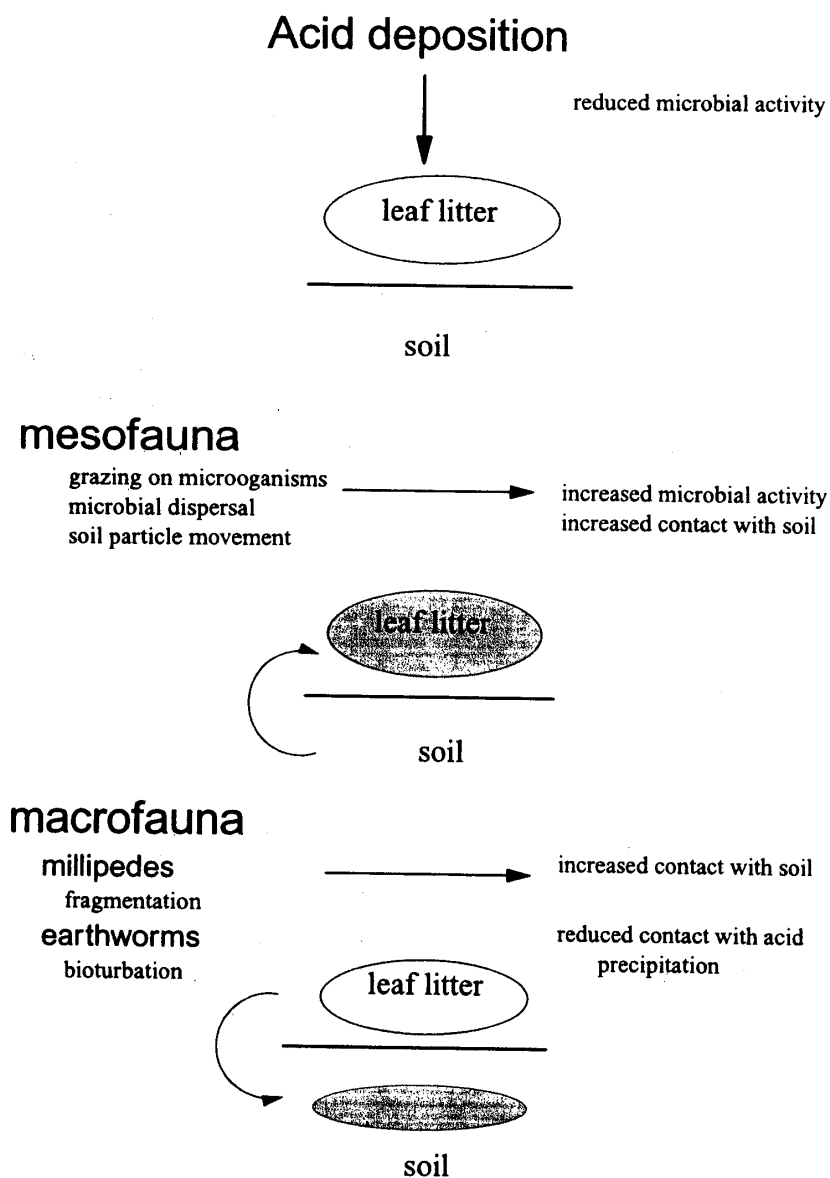


Fig. 1 Buffering of the effects of acid deposition on leaf litter decomposition by soil faunal activity.

いると考えられている。

これらドイツのグループの研究は土壌の持つ機能が土壌生物の反応や行動により変化することを示しており、酸性降下物の影響を生物の組み合わせによって緩和する研究の糸口を示したものとえよう。このように土壌生態系で生じている反応を明らかにするだけでも何種類かの生物の組み合わせによる生物間相互作用に関する知識が欠かせないといえよう。

ま と め

多くの研究努力にもかかわらず、酸性降下物の土壌生物への影響については実験結果がまちまちで不明な点が多い。MYROLD (1990) は、今後の研究に重要な方向として次の7つを示した。1) 長期間の実験、観察の必要性：汚染を受けていない土壌での通常の生物動態の観察が対照区としても、さらにそこで操作実験を行うためにも必要である。実験の手法による短期間の急激な汚染物質の負荷は現実性に欠けている。2) 大気から土壌への有機物の負荷量：影響は少ないかも知れないが、有機物の負荷に関しては調査データがまったくない。3) 土壌の天然酸性化の過程の評価：硝化、落葉の分解といったプロセスによる土壌の酸性化と人為的な酸性降下物によるそれとを区別する必要がある。4) イオウ循環への酸性降下物の影響：イオウ循環に関する生物の影響についてはほとんど情報がない。5) リンの循環：無機態のリンはpHが減少すると不可給態となるので、酸性条件下では有機態のリンが重要となるだろう。6) 汚染物質に対する土壌生物の反応機構：プロトンと他の汚染物質の影響を分離できるかもしれない。このためには土壌化学者、林学者、土壌生物学者の幅広い協同が必要であろう。7) 特定の生理機能をもつ微生物への酸性降下物の影響：菌根菌や植物病原菌の調査はなされているが、窒素固定菌などの調査は少ない。これは窒素やリンの循環の理解にも重要である。

土壌生態系への酸性降下物の影響を評価するには上にあげたような項目の理解は欠かせない。しかし、ほとんどの項目は特に目新しいものではなく、これまでも十分考慮されつつ、調査がすすめられてきた内容であるといえる。それにもかかわらず、酸性降下物による汚染によって土壌生態系がどのように変化するかについては定説がないのが現状である。これは、土壌生態系を構成する生物間の緊密な相互作用が十分に評価されていないことを反映しているようである。生物群集を構成するすべての種の情報を統合して、汚染に対する反応を予測す

ることは不可能に近い。一方で、土壌のもつさまざまな機能が、生物の相互作用によって左右されていることが明らかにされつつある。

現時点では、生物間相互作用と酸性雨の影響とを結び付ける研究はきわめて少ない。今後の土壌生態系における生物間相互作用研究の進展によって、酸性降下物が土壌生態系に与える影響を明らかにすることが期待される。さらに、現在多くの研究が主に地上部に関心が向けられている森林の衰退現象の理解に大きく寄与することであろう。

摘 要

1. 酸性降下物はヨーロッパ・北米で広がっている森林衰退の主要な原因と考えられている。酸性降下物が土壌生態系に与える影響についての研究を紹介した。

2. 土壌生態系は多様な生物を含む複雑な相互作用系であり、生物間の相互作用について近年多くの調査・研究がなされてきた。

3. 森林土壌は大気汚染の影響により酸性化したり窒素過多となってきたりしており、土壌の変化により森林が衰退する危険性が考えられる。

4. 酸性雨処理による土壌生物の反応は多くの研究例があり、土壌呼吸の減少、酵素活性の低下などが観察されているが、個々の生物の個体数変化には様々な結果があり、一定の傾向がみられない。

5. 酸性雨に対して石灰を散布することは酸性を矯正するが、一般に土壌呼吸量の増大をもたらし、さらに土壌生物の動態を変化させる。

6. 土壌生物の組み合わせにより酸性降下物の影響が緩和される場合がある。

引 用 文 献

- ALBERTI, G., KRATZMANN, M., BLASZAK, C., STREIT, H. & BLUMORDER, U. 1991. Soil mites and acidification: a comparative study of four forest stands near Heidelberg. "The Acari" (eds. SCHUSUTERM, R. & MARPHY, P. W.), 491-493. Chapman and Hall, London.
- BADALUCCO, L., GREGO, S., DELL'ORCO, S. & NANNIPEIRI, P. 1992. Effect of liming on some chemical, biochemical, and microbiological properties of acid soils under spruce (*Picea abies* L.). Biol. Fertil. Soils, 14: 76-83.
- BINKLEY, D., RICHTER, D. 1987. Nutrient cycles and

- H+ budgets of forest ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 16: 1-51.
- BLANK, L. W., PAYER, H. D., PFIRRMANN, T. & REHFUESS, K. E. 1990. Effects of ozone, acid mists and soil characteristics on clonal Norway Spruce (*Picea abies* (L.) KARST.): Overall results and conclusions of the joint 14 month tree exposure experiment in closed chambers. *Environmental Pollution*, 64: 385-395.
- COLEMAN, D. C. 1985. Through a ped darkley: an ecological assessment of root-soil-microbial-faunal interactions. "Ecological Interactions in Soil - Plants, Microbs and Animals" (eds. FITTER, A. H, ATKINSON, D., READ, D. J., & USHER, M. B.), 1-21. Blackwell, London.
- COLEMAN, D. C., REID, C. P. P. & COLE, C. V. 1983. Biological strategies for nutrient cycling in soil systems. *Advances in Ecological Research*, 13: 1-55.
- COLEMAN, D. C., INGHAM, R. E., MCCLELLAN, J. F., TROFYMOW, J. A. 1984. Soil nutrient transformations in the rhizosphere via animal- microbial interactions. "Invertebrate-Microbial Interactions" (eds. ANDERSON, J. M., RAYNER, A. D. M. & WALTON, D. W. H.), 35-58. Cambridge University Press, Cambridge.
- COLEMAN, D. C., ODUM, E. P. & CROSSLEY, Jr., D. A. 1992. Soil biology, soil ecology, and global change. *Biol. Fertil. Soils*, 14: 104-111.
- ELLIOTT, E. I., HUNT, H. W. & WALTER, D. E. 1988. Detrital foodweb interactions in North American grassland ecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 24: 41-56.
- 二井一禎・金子信博・肘井直樹. 1994. 酸性降下物が森林の生物群集の相互作用に与える影響. 2. 日生態会誌, 44 (印刷中).
- FRANCIS, A. J. 1992. Effects of acidic precipitation on soil microorganisms. "Acidic precipitation vol. 2. Biological and Ecological Effects." (eds. ADRIANO, D. C. & JOHNSON, A. H.), 305-326. Springer-Verlag, New York.
- GUNDERSEN, P. 1991. Nitrogen deposition and the forest nitrogen cycle: role of denitrification. *Forest Ecol. Manage.*, 44: 15-28.
- HÅGVAR, S. 1987. Why do collembolids and mites react to changes in soil acidity? *Ent. Meddr.*, 55: 115-119.
- HÅGVAR, S. 1988. Acid rain and soil fauna. "Biologia Ambiental, Tomo I. Proceedings of the Second Basque Congress, Bilbao, November 1987" (ed. ITURRONDOBEITIA, J. C.), 191-201. Universidad del Pais Vasco, Bilbao.
- HÅGVAR, S. 1990. Reactions to soil acidification in microarthropods: Is competition a key factor? *Biol. Fertil. Soils*, 9: 178-181.
- HAYNES, R. J., & SWIFT, R. S. 1988. Effects of lime and phosphate additions on changes in enzyme activities, microbial biomass and levels of extractable nitrogen, sulphur and phosphorus in an acid soil. *Biol. Fertil. Soils*, 6: 153-158.
- 東 正彦・安部琢哉 編著 1992. 「地球共生系とはなにか」 (シリーズ「地球共生系」第1巻), 164 pp. 平凡社, 東京.
- HYVÖNEN, R., & PERSSON, T. 1990. Effects of acidification and liming on feeding groups of nematodes in coniferous forest soils. *Biol. Fertil. Soils*, 9: 205-210.
- INERSON, P. 1990. 7 Summary chapter: Field methods for estimation of nutrient inputs to terrestrial ecosystems. "Nutrient Cycling in Terrestrial Ecosystems" (eds. HARRISON, A. F., INERSON, P., & HEAL, O. W.), 69-74. Elsevier, London.
- JOHNSON, D. W. & LINDBERG, S. E. eds. 1992. Atmospheric deposition and forest nutrient cycling. a analysis of the integrated forest study. 707 pp. Springer-Verlag, New York.
- 亀岡喜和子・三沢 彰・高橋啓二. 1989. 関東地方におけるスギの衰退と土壌の酸性化. 造園学雑誌, 52(5): 115-120.
- 金子信博. 1994. 森林土壌における糸状菌と土壌小型節足動物の相互作用. *Edaphologia*, 51: 33-45.
- 環境庁水質保全局土壌農業課監修. 1990. 「酸性雨・土壌・植生への影響」, 198 pp. 公害研究対策センター, 東京.
- 北島 薫. 1988. 中央ヨーロッパ森林衰退の現状と研究状況. 日生態会誌, 38: 269-277.
- LUSSENHOF, J. 1992. Mechanisms of microarthropod-microbial interactions in soil. *Advances in Eco-*

- logical Research, 23: 1-33.
- MARSCHNER, B., & WILCZYNSKI, A. W. 1991. The effect of liming on quantity and chemical composition of soil organic matter in a pine forest in Berlin, Germany. *Plant and Soil*, 137(2): 229-236.
- 松浦陽次郎. 1992. 樹幹流と土壌の酸性化の実態. 森林立地, 34(1): 20-25.
- 松本陽介・丸山 温・森川 靖・井上敏雄. 1992. 人工酸性雨(霧)およびオゾンがスギにおよぼす影響と近年の汚染状況の変動—樹木の衰退現象に関連して—. 森林立地, 34: 85-97.
- 村野健太郎. 1993. 「酸性雨と酸性霧」, 179 pp. 裳華房, 東京.
- MYROLD, D. D. 1990. Effects of acidic deposition on soil organisms. "Mechanisms of forest response to acidic deposition" (eds. LUCIER, A. A., & HAINES, S. G.), 163-187. Springer-Verlag, New York.
- 梨本 真・高橋啓二. 1991. 関東甲信・関西瀬戸内地方におけるスギの衰退現象. 森林立地, 32(2): 70-78.
- NEWELL, K. 1984a. Interaction between two decomposer Basidiomycete and a Collembolan under Sitka spruce: distribution, abundance and selective grazing. *Soil Biol. Biochem.*, 16(3): 227-233.
- NEWELL, K. 1984b. Interaction between two decomposer Basidiomycete and a Collembolan under Sitka spruce: grazing and its potential effects on fungal distribution and litter decomposition. *Soil Biol. Biochem.*, 16(3): 235-239.
- NODAR, R., ACEA, M. J., & CARBALLAS, T. 1992. Microbiological response to $\text{Ca}(\text{OH})_2$ treatments in a forest soil. *FEMS Microbiology Ecology*, 86: 213-219.
- OHTONEN, R., OHTONEN, A., LUTONEN, H. & MARKKOLA, A. M. 1992. Enchytraeid and nematode numbers in urban, polluted Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands in relation to other soil biological parameters. *Biol. Fertil. Soils*, 13: 50-54.
- PARKINSON, D. 1988. Linkages between resource availability, microorganisms and soil invertebrates. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 24: 21-32.
- PARKINSON, D., VISSER, S., & WHITAKER, J. B. 1979. Effect of Collembola grazing on fungal colonization of leaf litter. *Soil Biol. Biochem.*, 11: 529-535.
- PERSSON, T., LUNDKVIST, H., WIREN, A., HYVÖNEN, R. & WESSEN, B. 1989. Effects of acidification and liming on carbon and nitrogen mineralization and soil organisms in mor humus. *Water, Air and Soil Pollution*, 45: 77-96.
- PRICE, P. W. 1988. An overview of organismal interaction in ecosystems in evolutionary and ecological time. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 24: 117-134.
- SALONIUS, P. O. 1990. Respiration rates in forest soil organic horizon materials treated with simulated acid rain. *Can. J. For. Res.*, 20: 910-913.
- SCHEU, S., & WOLTERS, V. 1991. Buffering of the effect of acid rain on decomposition of C-14-labelled beech leaf litter by saprophagous invertebrate. *Biol. Fertil. Soils*, 11: 285-289.
- SCHLESINGER, W. H. 1991. Biogeochemistry: an analysis of global change, 443 pp. Academic Press, San Diego.
- SENDER, M. 1990. Influence of soil substrate and ozone plus acid mist on the forest resistance of young Norway spruce. *Environmental Pollution*, 64: 265-278.
- SMITH, W. H. 1990. The atmosphere and the rhizosphere: Linkages with potential significance for forest tree health. "Mechanisms of forest response to acidic deposition" (eds. LUCIER, A. A., HAINES, S. G.), 188-241. Springer-Verlag, New York.
- STAMS, A. J. M., LUTKE SCHIPHOLT, I. J., MARNETTE, E. C. L., BEEMSTERBOER, B. & WOITTEZ, J. R. W. 1990. Conversion of ^{15}N -ammonium in forest soils. *Plant and Soil*, 125: 129-134.
- STAMS, A. J. M., BOULTON, H. W. G., LUTKE SCHIPHOLT, I. J., BEEMSTERBOER, B., WOITTEZ, J. R. W., VAN BREEMEN, N. 1991. A field study on the fate of ^{15}N -ammonium to demonstrate nitrification of atmospheric ammonium in an acid forest soil. *Biogeochemistry*, 13: 241-255.
- TIETEMA, A., & WESSEL, W. W. 1992. Gross nitrogen

- transformations in the organic layer of acid forest ecosystems subjected to increased atmospheric nitrogen input. *Soil Biol. Biochem.*, 24: 943-950.
- ULRICH, B. 1989. Effects of acidic precipitation on forest ecosystems in Europe. "Acidic Precipitation vol. 2., Biological and Ecological Effects" (eds. ADRIANO, D. C. & JOHNSON, A. H.), 189-272. Springer-Verlag, New York.
- URBASEK, F., & CHALUPSKY, J. 1992. Effects of artificial acidification and liming on biomass and on the activity of digestive enzymes in Enchytraeidae (Oligochaete): Results of an ongoing study. *Biol. Fertil. Soils*, 14: 67-70.
- VERHOEF, H. A., DOREL, F. G. & ZOOMER, H. R. 1989. Effects of nitrogen deposition on animal-mediated nitrogen mobilization in coniferous litter. *Biol. Fertil. Soils*, 8: 255-259.
- VERHOEF, H. A., & MEINTSER, S. 1990. The role of soil arthropods in nutrient flow and the impact of atmospheric deposition. "Advances in management and conservation of soil fauna" (eds. VEERESH, G. K., RAJAGOPAL, D., & VIRAKTAMATH, C. A.), 497-504. Oxford & IBH Publishing, New Delhi.
- VISSER, S. 1985. Role of the soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. "Ecological Interactions in Soil. — Plants, Microbs and Animals" (eds. FITTER, A. H., ATKINSON, D., READ, D. J., & USHER, M. B.), 297-317. Blackwell, London.
- VON LUTZOW, M., ZELLES, L., SCHEUNERT, I. & OTTOW, J. C. G. 1992. Seasonal effects of liming, irrigation, and acid precipitation on microbial biomass N in a spruce (*Picea abies* L.) forest soil. *Biol. Fertil. Soils*, 13: 130-134.
- VON MERSI, W., KUHNERT-FINKERNAGEL, R. & SCHINNER, F. 1992. The influence of rock powders in microbial activity of three forest soils. *Z. Pflanzenernahr. Bodenk.*, 55: 29-33.
- 脇 孝介. 1989. 自然土壌への酸性雨の影響. 「酸性雨—生態系に与える影響—」, (社)ゴルファーの緑化推進協力会, 193-224.
- WILHELMI, V., & ROTHE, G. M. 1990. The effect of acid rain, soil temperature and humidity on C-mineralization rates in organic soil layers under spruce. *Plant and Soil*, 121: 197-202.
- WOLTERS, V. 1991a. Effects of acid rain on leaf-litter decomposition in a beech forest on calcareous soil. *Biol. Fertil. Soils*, 11: 151-156.
- WOLTERS, V. 1991b. Biological processes in two beech forest soils treated with simulated acid rain — a laboratory experiment with *Isotoma tigrina* (Insecta, Collembola). *Soil Biol. Biochem.*, 23(4): 381-390.
- ZELLES, L., STEPPER, K. & ZSOLNAY, A. 1990. The effect of lime on microbial activity in spruce (*Picea abies* L.) forests. *Biol. Fertil. Soils*, 9: 78-82.