

## オカダンゴムシにおけるクスノキ落葉の摂食について

Ingestion of *Cinnamomum camphora* leaf litter  
by *Armadillidium vulgare* (Crustacea: Isopoda)

豊 嶋 雅 智

唐 沢 重 考

Masatomo TOYOSHIMA

Shigenori KARASAWA

(福岡教育大学大学院)

(福岡教育大学)

(平成24年10月1日受理)

### 抄録

これまでクスノキにはカンファーと呼ばれる忌避物質が含まれるため、オカダンゴムシはクスノキの落葉は摂食しないと考えられてきたが、リターバッグを用いて落葉の分解程度を操作した摂食実験の結果、6カ月程度分解が進んだクスノキの落葉は摂食することが分かった。また、この選好性は、成長率に影響を及ぼすことが示唆された。

### 1. 序論

大型土壌動物は落葉を摂食し、粉碎して糞として排泄することで、微生物による無機化を促進する(金子, 2007a)。したがって、大型土壌動物に落葉樹種の選好性があるとすれば、それらが存在することで樹種ごとに分解速度が異なり、さらには落葉全体の分解に影響を与えると考えられる。

ワラジムシ類は等脚目の中で唯一陸上生活に適応したワラジムシ亜目(Isopoda)に属する動物の総称で、落葉などの腐植を摂食し、有機物の分解に大きく貢献すると考えられている(金子, 2007a)。現在、住宅地などで最も普通に見ることのできるワラジムシ類の一種であるオカダンゴムシ(*Armadillidium vulgare*)は、本来、地中海沿岸に生息する種で、明治時代に日本に持ち込まれた後(寺田, 1981)、日本全土に広がったと考えられている(渡辺, 2002)。したがって、オカダンゴムシの餌選好性は日本全土の落葉分解に影響を与える大きな要因の一つとなるため、オカダンゴムシの餌選好性を調べることは大きな意義がある。

先行研究により、オカダンゴムシには落葉樹種に対する選好性(餌選好性)があることが示されている。例えば、大形シャーレに、シナノキ、クワ、ダイズ、サクラ、オニグルミ、クリ、ポプラ、コナラ、ツバキ、アラカシの落葉、および、オカダンゴムシを入れて行った摂食実験では、オカダンゴムシはシナノキ、クワ、ダイズを最も好み、次いで、サクラ、オニグルミ、クリ、ポプラ、コナラを好み、ツバキ、アラカシは他の落葉がなくなるにしたがいやっと食べ始めたという(渡辺, 1978)。これは大まかにはCaやNの含有率の高いものを好んでいるが、ダイズ、サクラやシナノキのCaやNの含有率はそれほど高くなく、選好性とCaやNの含有率との間に単純な相関関係は認められなかった。また、オカダンゴムシは植食性昆虫への忌避成分カンファーを含むクスノキの落葉は摂食せず、それを含まないシイノキ(コジイ)の落葉は好んで摂食するとされ、クスノキの落葉に関しては、全く食べずに餓死するという(青木, 1988)。これらのことから、オカダンゴムシの餌選好性にはCaやNなどの無機物質のみだけでなく忌避成分も影響していると考えられる。

しかし、九州北部では普通、シイノキは山地などの森林環境に多く生育し、クスノキは公園などの街路樹として植えられており(尼川・長田, 1988)、住宅地の周りなど人為的な環境に多く生息するオカダンゴム

シは、むしろクスノキの落葉下で発見されることが多い。このように先行研究の結果と実際の分布状況に矛盾が生じる原因として、これまでの先行研究が、新鮮な落葉のみを使って実験していることが挙げられる。落葉は分解するにつれて相対的に窒素の割合が高くなるなど化学組成の変化が生じるため（金子, 2007a）、落葉の分解程度にともなうオカダンゴムシの餌選好性が変化する可能性がある。しかし、これまでにオカダンゴムシについては、様々な研究が行われてきたが（武田, 1980；寺田, 1981；森・松良, 2005 など）、落葉分解の過程にともなうオカダンゴムシの餌選好性の変化については、これまでほとんど研究されていない。

また、オカダンゴムシが落葉を選好することは多くの研究で明らかにされているものの（渡辺, 1978；青木, 1988 など）、なぜ、オカダンゴムシは餌を選ぶのか、とくに、その進化的な意義、すなわち、究極要因についてはよく分かっていない。オカダンゴムシのメスは体サイズが大きいほど臓卵数が増え（寺田, 1995）、コシビロダンゴムシ科の一種では、大きなオスの方が繁殖に有利であると考えられている（Johnson, 1985）。これらのことから、オカダンゴムシは栄養価が高く、より成長率が高くなる餌を好んで摂食していると考えられる。

これらを踏まえ、本研究では、まず、1) 福岡教育大学構内のシイノキとクスノキ落葉下におけるオカダンゴムシの分布状況を明らかにした後、2) リターバッグにより分解程度を操作したシイノキとクスノキの落葉を用いて、落葉分解の程度がオカダンゴムシの餌選好性に及ぼす影響を解明することを目的とする。また、3) オカダンゴムシが餌選択をすることの究極要因として、好んで摂食する落葉は高い成長率をもたらすという仮説を立て、その検証も行う。

## 2. 材料と方法

### 2-1. 野外におけるオカダンゴムシの樹種選好

2010年12月12日に、福岡教育大学構内の二次林内（自然科学教棟裏、および、美術棟裏）においてコジイ（*Castanopsis cuspidata*, 以下シイ）、家政教棟周辺、および、定年坂周辺の人工的環境下に植えられているクスノキ（*Cinnamomum camphora*, 以下クス）をそれぞれ5本任意に選び、それらの根元から半径約1 m以内のオカダンゴムシ（*Armadillidium vulgare*）を1人で5分間採集した。それぞれの樹木の間隔は最低10 m以上空けた。

### 2-2. 餌選好実験

#### 2-2-1. 供試落葉

コジイとクスノキの落葉は2009年2～4月に大学構内において落下直後のものを採取し、室温で1カ月以上乾燥させたものを用いた。落葉の分解にはリターバッグ法を用いた（金子, 2007b）。リターバッグは、1 mmのナイロンメッシュ（45 cm × 45 cm）でできており、その中にシイ53.4 g（風乾重量）、もしくは、クス54.3 g（風乾重量）を入れた。各樹種ごとに7個のリターバッグを作製した。リターバッグ内の落葉重量は、1 haあたり2.46 t（70℃で72時間乾燥後の重量）に相当し、暖温帯照葉樹林の一般的な落葉量より少ない（堤, 1989）。これは、リターバッグ内で落葉が過剰に厚くなり分解が妨げられるのを避けるために落葉量を少なくしたためである。リターバッグは、2009年6月22日に、福岡教育大学美術棟裏の二次林内に、同じ樹種の落葉同士が隣り合わないよう間隔を15 cm空けて設置した。その後、2009年7月22日（1カ月後落葉）、9月22日（3カ月後落葉）、12月22日（6カ月後落葉）、2010年3月23日（9カ月後落葉）、6月22日（12カ月後落葉）に各樹種のリターバッグを任意に1個選定し回収した。回収した落葉はビニール袋に入れ密封し、冷蔵庫に入れ保管しておき、実験直前に取り出して使用した。また、未分解の落葉を水に1時間浸した後、密封した袋に入れ冷蔵庫に保管しておいたものを未分解落葉として用いた。

さらに、落葉の窒素量がオカダンゴムシの摂食量に及ぼす影響を明らかにするために、落葉内の窒素量、および、炭素量を求めた。窒素量と炭素量は、1カ月以上室温で乾燥させた落葉を粉末にし、0.5 mmのふるいにかけたものをSUMIGRAPH NCH - 22F（住化分析センター社）で調べた。落葉内における窒素量は炭素量に対する割合C/N値で表した。すなわち、C/N値が低いほど、落葉内の窒素の割合が高いことを示す。

## 2-2-2. 供試動物

実験に使用するオカダンゴムシは福岡教育大学構内で採集した。胃内容物が餌選好性に影響を及ぼす可能性があるため、実験前に、各個体の胃内容物を均一にする目的で、厚さ約 1 cm の砂を敷いた容器 (30 cm × 25 cm) でニンジンを与えながら 2 週間以上室温で飼育した。飼育中、ニンジンは 2, 3 日に 1 回交換した。その後、胃の中を空にするため、実験直前に餌の無いセッコウ培地を厚さ約 1 cm 敷いた容器 (20 cm × 15 cm) にオカダンゴムシを入れ、25℃で 2 日間飼育し、絶食状態にしてから実験に用いた。セッコウ培地は、セッコウと活性炭を 9:1 で混ぜたものに水を加えてよくかき混ぜ固めたもので、活性炭を含んでいるため、排泄物が吸着され、排泄物による飼育容器の汚染が軽減される (金子, 1995)。砂培地以外の飼育中、絶食中、および、実験中は糞取りと水やりを毎日行った。また、飼育中、絶食中、実験中に死亡個体が出た場合はすぐに遺体を取り除いた。

## 2-2-3. 摂食実験

実験はセッコウ培地を厚さ約 5 mm 敷いた直径 9 cm の実験シャーレを用いて行った。処理は次の 3 つを行った。1) 実験シャーレ内にシイの落葉を 1 枚入れる (以下, 単独シイ), 2) 実験シャーレ内にクスの落葉を 1 枚入れる (以下, 単独クス), および, 3) 実験シャーレ内にシイの落葉とクスの落葉を 1 枚ずつ入れる (以下, 混合シイ, 混合クス)。

3 処理をそれぞれ 16 個ずつ用意し、そのうち 13 個に平均体重が 90 ~ 100 mg になるように 5 個体のオカダンゴムシを入れた。13 個のうち 10 個で実験を行い (反復 10), 残りの 3 個は予備として用い、実験中にオカダンゴムシが死亡した場合は、この予備から同程度の大きさの個体を移し、常にシャーレ内には 5 個体のオカダンゴムシがいるようにした。また、オカダンゴムシを入れない各処理 3 個のシャーレは、オカダンゴムシを入れたものと同条件に置き、微生物による落葉の消失がないか調べるために用いた。

実験中、落葉含水率は変動するため、本研究では、落葉の摂食量を面積の減少率にて評価した。実験は 7 日間行い、実験開始直前 (初日), および, 7 日後に落葉をスキャナ (Canon Scan Lide 200; Canon 社) で画像として取り込んだ後、画像解析ソフト Lia32 (<http://hp.vector.co.jp/authors/VA008416>) を用いて落葉の面積を測定し、落葉残存率を以下の式にて求めた: 落葉残存率 = (7 日後の面積 / 開始直前の面積) × 100。したがって、落葉残存率が大きいほど、オカダンゴムシの摂食量が小さいことを意味する。

## 2-3. 成長率

体重 63.1 ~ 199.4 mg のオカダンゴムシ 1 個体と落葉を飼育容器に入れて摂食実験を行った。処理は次の 3 つを行なった。1) 飼育容器内にシイの落葉を 3 枚入れる (以下, 単独シイ), 2) 飼育容器内にクスの落葉を 2 枚入れる (以下, 単独クス), および, 3) 飼育容器内にシイの落葉とクスの落葉を 1 枚ずつ入れる (以下, 混合)。オカダンゴムシと体重を実験開始直前 (初日), および, 1 カ月後に計測し、成長率を以下の式にて求めた: 成長率 = ((1 カ月後の体重 - 開始直前の体重) / 開始直前の体重) × 100。飼育容器は 13 個準備し、実験中にオカダンゴムシが死亡したものは解析から除いた。落葉と動物に関しては、摂食実験と同様のものを用いた。

## 2-4. 解析方法

野外におけるシイとクスの根元から採集されたオカダンゴムシの個体数は、等分散を仮定しない Welch の t 検定を用いて平均値の差の比較を行った。処理間における平均残存落葉率、および、成長率の平均値の差は、まず、等分散を仮定しない Welch 法の一元配置の分散分析を行い、有意な差が見られた場合は、さらに Holm 法を用いた多重比較を行って求めた。

## 3. 結果

### 3-1. 野外におけるオカダンゴムシの樹種選好

シイの根元から半径約 1 m 以内におけるオカダンゴムシの平均個体数は  $0.2 \pm 0.45$  個体 (平均 ± 標準偏差) で、クスの根元から半径約 1 m 以内におけるオカダンゴムシの平均個体数は  $4.2 \pm 2.95$  個体で有意な差があった ( $P < 0.05$ )。

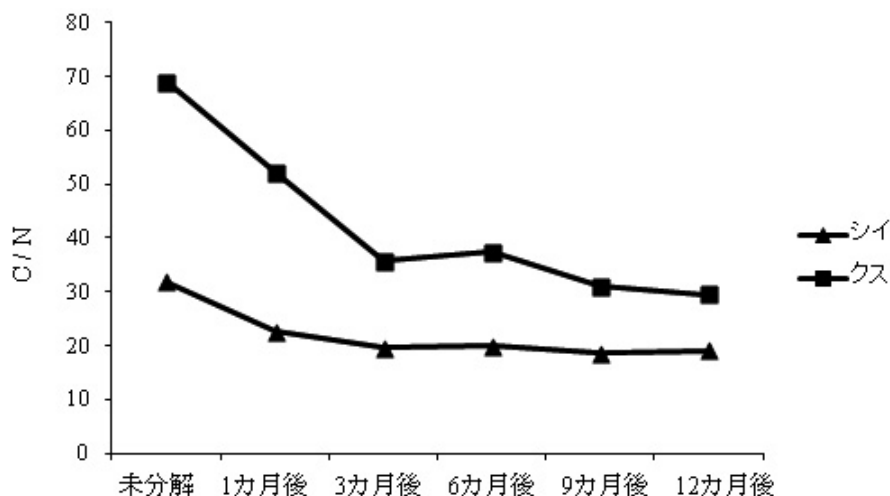


図1. シイおよびクスの落葉分解にともなう C / N の変化

### 3-2. 落葉残存率

落葉の C / N 値は、未分解、1 カ月後、3 カ月後、6 カ月後、9 カ月後、および、12 カ月後の順に、シイは、31.8, 22.7, 19.5, 19.9, 18.6, および、19.0, クスは、68.9, 52.2, 35.6, 37.4, 30.9, および、29.5 であった (図1)。

未分解落葉の残存率は、単独クスと混合クスともに 100% で、単独シイ、および、混合シイはそれぞれ 95%, 97% であり、実験期間中の単独シイと混合シイの落葉残存率には有意な差はなかった ( $P > 0.05$ , 図2)。1 カ月後落葉の残存率は、単独クス、および、混合クスともに 100% であったのに対し、単独シイは 33%, 混合シイは 25% であった。ただし、単独シイと混合シイの落葉残存率に有意な差はなかった ( $P > 0.05$ )。3 カ月後落葉の残存率は単独シイが 4%, クスが約 76% で、混合シイの落葉は完全に消滅し、単独シイと単独クスおよび混合クスの落葉残存率に有意な差がみられた ( $P < 0.05$ )。6 カ月後落葉では、残存率は単独シイが 1%, 単独クスが 39%, および、混合クスが 44% で、単独シイと単独クスおよび混合クスの落葉残存率の間に有意な差がみられた ( $P < 0.05$ )。また、混合シイの落葉は完全に消滅した。9 カ月後落葉の残存率は単独シイが 0.2%, 単独クスが 17%, および、混合クスが 36% で、単独シイ、単独クス、および、混合クスのそれぞれの落葉残存率の間に有意な差がみられた ( $P < 0.05$ )。また、混合シイの落葉は完全に消失した。12 カ月後落葉の残存率は、単独クスが 7%, 混合クスが 11% なのに対し、シイは単独および混合の両方とも落葉が完全に消失した。また、単独クスと混合クス落葉残存率に有意な差はなかった ( $P > 0.05$ )。オカダンゴムシを入れない各処理 3 個のシャーレは、いずれも、落葉の減少は認められなかった。

### 3-3. 成長率

オカダンゴムシの成長率は、未分解落葉では単独シイが最も高く -2.10%, 次いで、シイとクスの混合の -3.45% で、最も低かったのは単独クスで -4.73% であった。6 カ月後落葉では、シイで -2.80%, 混合で -3.93%, クスで -3.97%, 9 カ月後落葉では、シイで -2.70%, 混合で -3.79%, クスで -5.19%, 12 カ月後落葉では、シイで 0.20%, 混合で -0.46%, クスで -3.39% と、いずれも、未分解落葉と同様に、単独シイ、シイとクス混合、および、単独クスの順で成長率が高い傾向にあった。ただし、樹種の違いによる有意な成長率の違いはみられなかった ( $P > 0.05$ , 図3)。

## 4. 考察

### 4-1. 分解程度が餌選好性に及ぼす影響

シイの落葉もクスの落葉も大まかには分解が進んだものほどオカダンゴムシによる摂食が多くなる傾向にあった。シイの落葉に関しては、単独と混合ともに 6 カ月後までは分解が進むにつれてオカダンゴムシの摂食量が急速に増加し、それ以降は、ほとんど全ての落葉が完全に摂食された。これは、落葉が分解過程にと

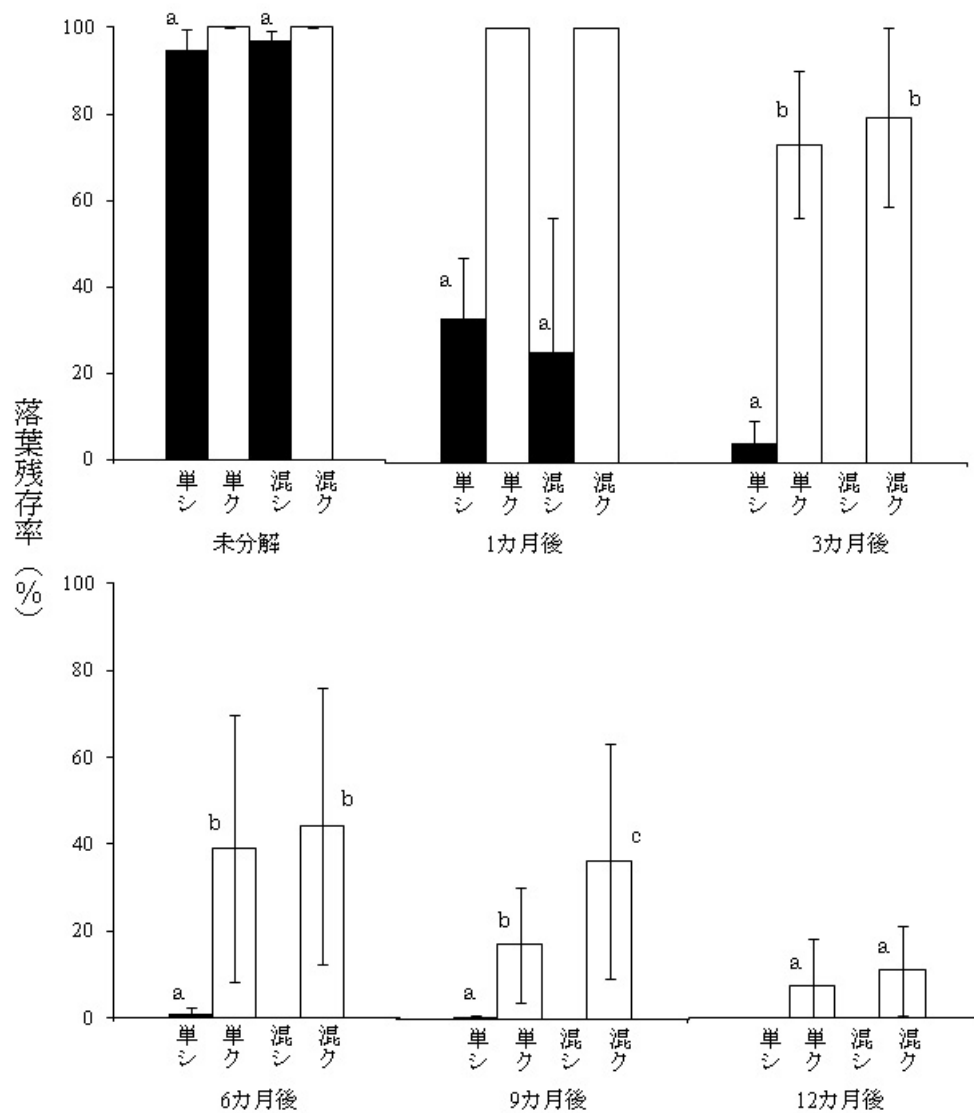


図2. 単独シイ, 単独クス, 混合シイ, および, 混合クスにおける落葉分解の程度(未分解, および, 1, 3, 6, 9, 12 カ月後)と落葉残存率の関係。単シ: 単独シイ, 単ク: 単独クス, 混シ: 混合シイ, 混ク: 混合クス。同一分解程度において, 異なるアルファベットは Holm 法の多重比較において有意な差があったことを示す。

もない, 葉内の化学成分や, 葉に付着している菌類が変化した影響だと考えられる。落葉は分解時間の経過にともない, 大まかに3つの相に分けられ (Couteaux et al, 1995), 第1相では細胞の死亡に伴って残っている細胞質に含まれる可溶性の糖類などが降雨で容易に溶出する。続いて第2相では, 落葉上に腐生菌が繁茂し, 菌糸を落葉内に伸ばすようになる。また, 分解初期のリターは一般に窒素の含有率が低く, C / N 値が高い。窒素の含有率は分解の進行につれて増加し, C / N 値は減少していく。そして, 第3相になると, リグニンなどの難分解性物質の割合が高くなり, 落葉の消失速度が低下する (金子, 2007a)。本研究においても, シイとクスの落葉ともに, 分解の程度が進むにともない C / N 値は低くなった。シイの落葉に関しては, C / N 値は約 30% から始まり, 3 カ月後には約 20% となり, それ以降はほぼ一定で, この変化の傾向は, オカダンゴムシの摂食率の増加の傾向とほぼ一致していた。このことから, シイの摂食を制限する要因として C / N 値が関係していると考えられる。クスの落葉に関しては, 未分解落葉では, C / N 値は 70% 程度であり, 3 カ月後に向けて急激に減少し約 35% 程度になり, その後は, シイと同様にほぼ一定と

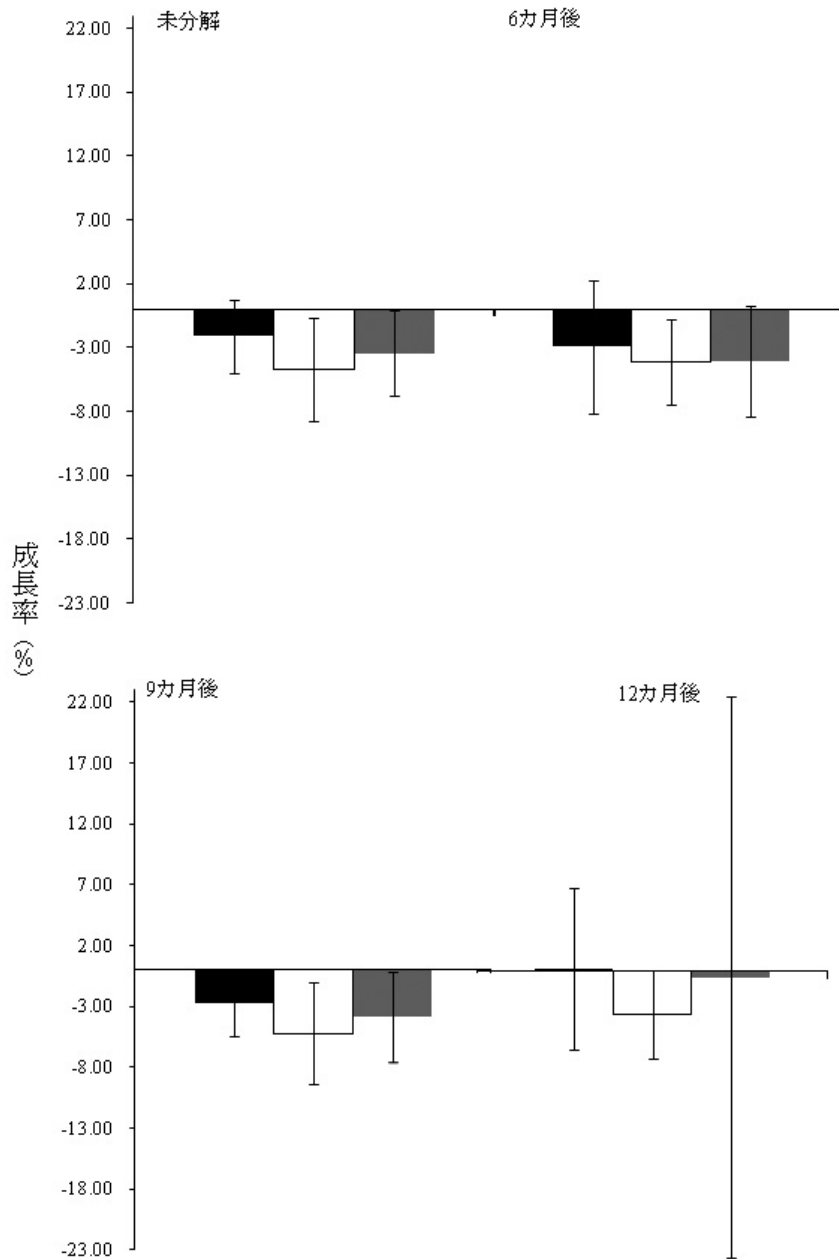


図3. 単独シイ、単独クス、および、シイとクスの混合における落葉分解の程度（未分解、および、6、9、12 カ月後）とオカダンゴムシの成長率の関係（黒：単独シイ、白：単クス、灰：シイとクスの混合）。

なった。クスは3カ月後から摂食が可能になることから、C / N 値が35% 程度にならないと摂食できないと推定された。一方、3カ月後からはC / N 値はほぼ一定になっているが、摂食量は増加することから、C / N 値以外の要因も大きく関わっていると考えられる。

#### 4-2. カンファーが餌選好性に及ぼす影響

上述したように、シイ、および、クスの落葉に対するオカダンゴムシの摂食量、つまり、選好性は窒素の含有割合（C / N 値）で大まかに説明できる。しかし、クスの落葉は、3カ月後以降、C / N 値がほぼ一定に維持されているが、オカダンゴムシによる摂食量は、3カ月後以降も明瞭に増加している。この原因の一つとして、クスの落葉に含まれる忌避成分カンファーが影響していると考えられる。予備実験として、ガ

スクロマトグラフィーにてクス落葉のカンファー量を調べた結果、未分解落葉に比べ、6カ月後落葉のカンファー量は明瞭に減少しており、12カ月後落葉では、ほとんど検出されなかった。オカダンゴムシは第1触角で様々な臭いを嗅いでいると考えられている（武田，1980）。したがって、クス落葉は、C/N値がオカダンゴムシに摂食可能になってもカンファーが含まれているために、その臭いを嫌うオカダンゴムシはクスの落葉を好んで摂食しないと考えられる。また、未分解と12カ月後のシイ落葉もまたガスクロマトグラフィーにてカンファーを測定したが、全く検出されなかった。したがって、シイ落葉とクス落葉に対するオカダンゴムシの選好性には、カンファーも影響を及ぼしていると考えられる。

また、落葉上では、分解の進行につれて腐生菌相が変化することが知られている（金子 2007a）。さらに、本研究では定量的な測定はしていないが、シイ、および、クスの落葉ともに、分解が進むにつれて、薄く柔くなっており、これらもまた、オカダンゴムシの樹種選好性に影響を及ぼす可能性があり、これらも含めた統合的な議論が今後の課題である。

#### 4.3. 好き、嫌いの2極化ではない

単独と混合の摂食量に注目すると、シイにおいては分解の程度に関わらず、処理間でほとんど差がないのに対し、クスは、6カ月後までは単独と混合の間でオカダンゴムシの摂食量に大きな違いはみられないが、9カ月後落葉では、単独の方が混合に比べて有意に摂食量が多くなり、さらに、12カ月後落葉では、各処理間で摂食量に有意な差はみられなくなった。この結果は、まず、落葉分解が始まってから6カ月後までは、オカダンゴムシはクスの落葉よりもシイの落葉の方を好み、シイの落葉が少なくなるまでクスの落葉はあまり摂食されなかったためと考えられる。次いで、9カ月が経つと、クスの落葉も単独の状態では好んで摂食するようになるが、シイと選択が可能な条件下ではあまり好まれず、単独の条件下の摂食量よりも有意に少なくなることが分かった。そして、落葉の分解開始から12カ月が経つとシイとクスの摂食量に差がなくなることから、オカダンゴムシの選好性は、落葉が地面に落下した後、12ヶ月が経つとほぼなくなると考えられる。

#### 4.4. 餌選好性は成長率には関係していない？

樹種の違いによる成長量の違いは、統計的には有意な差はみられなかった。しかし、成長率の平均値は落葉の分解程度に関係なく常に、単独シイ、シイとクスの混合、単独クスの順で高い傾向にあったことから、落葉樹種と成長率との関係性は本研究では完全には否定できない。このような結果となった理由として、実験に用いたオカダンゴムシが比較的体サイズの大きい個体であったことが挙げられる。体サイズの大きいオカダンゴムシの成長速度が減少することは寺田・大島（1970）も述べている。今後、体サイズの小さい個体を用いて実験を行う必要がある。

本研究から、オカダンゴムシは分解の進んだクス落葉は摂食可能になることがわかり、樹種が成長率に影響を及ぼすことが示唆されたが、本研究からはシイ林にオカダンゴムシが生息しない理由は分からなかった。

#### 5. 謝辞

本研究を行うにあたり、供試動物採集、分布状況確認作業を手伝って下さった福岡教育大学動物生態学研究室の皆さん、および、落葉の窒素量と炭素量の測定を行なって下さった国立環境研究所の仁科一哉氏に深く感謝の意を表します。

#### 6. 引用文献

- 青木淳一（1988）死んでも食べないクスノキの葉. *Edaphologia*, 38 : 40.
- 尼川大録・長田武正（1988）樹木①. 保育社, 大阪, 207 pp.
- Johnson, C. (1985) Mating Behavior of the Terrestrial Isopod, *Venezillo evergladensis* (Oniscoidea, Armadillidae), *The American Midland Naturalist*, 114 : 216-224.
- Couteaux, M.M., Bottner, P. and Berg, B. (1995) Litter decomposition, climate and litter quality. *Trends in Ecology and Evolution*, 10 : 63-66.
- 金子信博（1995）ササラダニの飼育と観察, 「土の中の生き物 観察と飼育のしかた」（青木淳一・渡辺弘之

- 監修), pp. 84-94. 築地書館, 東京, 183pp.
- 金子信博 (2007a) 土壤生態学入門—土壤動物の多様性と機能—. 東海大学出版会, 神奈川, 199 pp.
- 金子信博 (2007b) 土壤動物の機能研究法, 「土壤動物学への招待 [採集からデータ解析まで]」(日本土壤動物学会編), pp. 91-99. 東海大学出版会, 神奈川, 261 pp.
- 森正恵・松良俊明 (2005) 小学校理科教材としての土壤動物オカダンゴムシによる落葉の摂食に関する諸実験. 京都教育大学環境教育研究年報, 13 : 1-9.
- 武田直邦 (1980) 陸生等脚類の集合フェロモン. 遺伝, 34 : 67-74.
- 寺田美奈子 (1981) ダンゴムシの行動—土壤動物としての生態学的側面から—. 遺伝, 35 : 13-19.
- 寺田美奈子 (1995) ダンゴムシの飼育と観察, 「土の中の生き物—観察と飼育のしかた」(青木淳一・渡辺弘之監), pp. 96-105. 築地書館, 東京, 183 pp.
- 寺田美奈子・大島康之 (1970) オカダンゴムシ実験個体群の成長と窒素収支について (予報). 早稲田大学教育学部学術研究—生物学・地学篇, 19 : 17-34.
- 堤利夫 (1989) 森林生態学. 朝倉書店. 東京, 166 pp
- 渡辺弘之 (1978) オカダンゴムシの食物嗜好性についての一実験. *Edaphologia*, 18 : 2-8.
- 渡辺弘之 (2002) 土壤動物の世界. 東海大学出版, 東京, 160 pp