



Title	北海道の森林における樹洞木と立枯れ木の動態及び機能に関する研究
Author(s)	小野寺, 賢介
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	乙第7052号
Issue Date	2018-03-22
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.r7052
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/70218
Type	doctoral thesis
File Information	Kensuke_Onodera.pdf



北海道の森林における樹洞木と立枯れ木の
動態及び機能に関する研究

小野寺 賢介

平成 30 年 3 月

目次

要約	1
第1章 序論	5
1-1 研究の意義と目的	5
1-2 従来の研究	11
1-2-1 樹洞木の発生確率	11
1-2-2 立枯れ木の発生と倒伏確率	12
1-2-3 樹洞木と立枯れ木の生物多様性保全機能	14
1-2-4 森林管理における樹洞木と立枯れ木の管理技術	17
1-3 研究の構成	18
第2章 樹洞木の発生確率の推定	22
2-1 はじめに	22
2-2 方法	23
2-2-1 調査地	23
2-2-2 入口幅による分類	25
2-2-3 内部サイズによる分類	25
2-2-4 データ分析	26
2-3 結果	30
2-3-1 分布特性	30
2-3-2 入口幅で分類した樹洞の発生確率	33

2-3-3	内部サイズで分類した樹洞の発生確率	33
2-4	考察	38
2-5	森林管理への適用	43
第3章	立枯れ木の倒伏確率の推定 —大きな立枯れ木ほど寿命は長いのか—	45
3-1	はじめに	45
3-2	方法	47
3-2-1	調査地	47
3-2-2	長期プロットデータ	47
3-2-3	枯死木の現況調査	48
3-2-4	データ分析	49
3-3	結果	50
3-3-1	枯死木の現況	50
3-3-2	倒伏率の推定	50
3-4	考察	53
3-5	森林管理への適用	63
第4章	人工林に保残された立枯れ木の樹幹内部に生息する甲虫の垂直分布	65
4-1	はじめに	65
4-2	方法	66
4-2-1	調査地	66
4-2-2	丸太と甲虫の採取	67

4-2-3	データ分析	69
4-3	結果	70
4-3-1	種数	70
4-3-2	甲虫群集の種構成	70
4-3-3	各種の生息環境の嗜好性	76
4-4	考察	76
4-5	森林管理への適用：保残間伐（retention thinning）	79
第5章	総合考察 —森林施業技術と生物多様性保全技術の融合—	81
5-1	天然林施業と樹洞木・立枯れ木管理の融合	81
5-1-1	森林動態モデルによる将来予測	81
5-1-2	保残パッチの設定と管理	82
5-2	人工林施業と立枯れ木管理の融合	83
5-2-1	保残間伐の現場での展開方法	84
	学名及び和名	87
	謝辞	88
	引用文献	90
	付表	112

Dynamics and functions of cavity trees and snags in forests in Hokkaido, Japan

Kensuke Onodera

Wise use of multiple ecosystem functions is critical to the sustainable development of human society. As a result of the continued increase in demand for timber production, declines in forest biodiversity have become serious problems worldwide. Cavity trees and snags provide essential habitat for many species, and are considered important elements in forest biodiversity conservation. The objectives of this study were to develop cavity and snag management plans, integrating biodiversity conservation with timber production in managed forests.

Various species, from small-bodied rodents to large-bodied raptors, use cavities as their essential habitat (e.g. breeding and foraging sites). Because the size of a functional cavity varies for the different cavity users, I classified cavities by their entrance width and internal dimensions, and estimated the occurrence probabilities of cavities of each size. Internal dimensions were measured using a charge-coupled device camera attached to a 5-m pole. The results showed that most cavities were too small for occupation by cavity users. The occurrence probability of a cavity having a 5-cm entrance width and internal dimensions of both >10 cm lateral depth and >5 cm downward or upward depth was only about 5% in the case of *Fagus crenata* trees having 60 cm diameter at breast height (DBH). This study indicates that the classification of cavities by their sizes contributes to reliable estimates of cavity availability.

Recruitment and fall down drive the dynamics of snags in forests. Information on snag longevity is necessary to manage snag availability. Several studies have reported that snag longevity increased with increasing DBH of snag in conifer-dominated forests, but the DBH effect on hardwood snags is inadequately understood. I investigated whether and how the DBH effect varies by tree species, and estimated snag longevity of the main species in mixed forests. This study showed that DBH positively affected snag longevity only for *Abies sachalinensis* and *Phellodendron amurense* among the six main species in this study. Managers of species-rich mixed forests should consider the variability in DBH effects and their longevity in tree species.

Saproxylic beetles are part of a diverse group of species that contributes to overall forest biodiversity. The beetles depend on deadwood substrate for all or part of their life cycle. Shortage of deadwood will have a significant effect on many species and may lead to a decline in forest biodiversity. A snag is a vertical structure that may provide stratified habitats for saproxylic beetles, and so I studied the vertical distribution of saproxylic beetles within snag trunks to examine methods for retaining snags in plantation forests. The results showed that the species richness was not significantly different between three vertical positions of snag trunk, but that the species composition of beetle assemblages within the sample logs was different among the vertical positions. Many snags should be retained, tall enough to promote species richness and composition, to conserve saproxylic beetle assemblages within plantation forests.

On the basis of the results of this study, I propose “retention thinning” as a method for integrating snag retention plans with plantation forest management. Plantation managers can ensure an abundance of snags during thinning operations, which are often conducted several times before final harvest. The required abundance of snags to be retained during plantation management can be estimated by snag longevity models. The economic cost of snag creation can be minimized by girdling or topping trees with defects such as wood decay or multiple trunks. I also propose a “retention patch” as a plan for cavity tree management in naturally regenerated forests. By combining the cavity occurrence models with a forest growth model, forest managers can calculate the area needed for a retention patch that will provide a sufficient number of cavities. Combining snag longevity models with forest growth and tree mortality models also allows snag and cavity abundance – as well as timber yield – to be managed simultaneously.

要約

第1章 序論

多岐にわたる生態系機能を同時に高度発揮することは容易ではない。人類は多くの地域で食料や木材の増産に成功する一方で、生物資源の衰退や在来種の地域的絶滅等を引き起こし、生産機能以外の生態系機能を低下させてきた。現在も世界の木材需要は増加を続けており、天然林の伐採や針葉樹人工林への転換が進行した結果、生物多様性保全機能が低下する傾向が世界的な問題になっている。限られた森林の中で、生物多様性を保全しながら増加を続ける木材需要に対応するためには、木材生産林で生物多様性保全機能を高度発揮する技術を開発しなければならない。そこで、重要な生息地要素を保全のターゲットとする戦略が新たに提案された。重要な生息地要素として提案されているのは樹洞木や立枯れ木等である。樹洞木や立枯れ木は、多くの種に繁殖場や採餌場などの生息地を提供している特別な構造である。いわば小さな保護区とも考えられるこれらの構造を、保全と利用の共存を目指す地域に配置することで、森林の多様な機能の高度化が期待できる。そこで、本研究は、樹洞木と立枯れ木の発生や消失に関わる要因や立枯れ木を利用する甲虫の分布様式を明らかにし、樹洞木や立枯れ木の効果的な管理手法を提案することで、木材生産と生物多様性保全の両機能の同時高度発揮を推進することを目的とした。

第2章 樹洞木の発生確率の推定

樹木の一部が腐朽することにより形成された樹洞は、野生動物にとって風雨や外敵から身を守るシェルターとなるので、多くの種が樹洞を利用する。例えば、北海道では森林を生息地としている哺乳類の約6割である21種、鳥類の約3割である36種が繁殖場やねぐらとして樹洞を利用している。エゾモモンガのような小型のげっ歯類からシマフクロウのような大型の猛禽類まで様々な体サイズの種が樹洞を利用しているので、多様な種を保全するためには樹洞をサイズで分類して管理しなければならない。しかし、地上から樹洞内部を直接観察することは容易ではない。そこで、本研究では小型カ

メラを用いた樹洞計測システムを用いて樹洞内部を計測し、内部サイズまで考慮して樹洞を分類して発生確率を推定した。その結果、外見からは機能的な樹洞のように見える穴のほとんどは、奥行きが 10 cm 以下あるいは上下の深さが 5 cm 以下で、樹洞利用種の多くが利用できないことが分かった。また、入口の短径が 5 cm 以上で内部の奥行きが 10 cm 以上、深さが 5 cm 以上の樹洞の発生確率は、胸高直径 60 cm のブナで 5 % 程度しかないことが分かった。本研究によって、樹洞を内部サイズまで考慮して分類しなければ精度の高い生息地評価が困難であることや、樹洞を管理するために 100 年単位の計画を森林施業計画に組み込む必要があることが示された。

第 3 章 立枯れ木の倒伏確率の推定 —大きな立枯れ木ほど寿命は長いのか—

立枯れ木は枯死材を利用する多くの生物にとって重要な生息場である。キツツキが巣穴を掘って繁殖場としたり、枯死材を摂食する昆虫などが立枯れ木を餌場として利用したりする。立枯れ木の動態は生立木の枯死と立枯れ木の倒伏によって規定される。立枯れ木の数を計画的に管理するためには立枯れ木の寿命（立枯れ木が発生してから倒伏するまでの時間）を知ることが必須である。立枯れ木の寿命は、立地条件や枯死の原因など様々な要因で変化することが知られている。例えば、針葉樹林では立枯れ木の DBH が大きいほど寿命が長くなる事例が報告されてきた。一方、広葉樹林では、立枯れ木の DBH と寿命の間に関係が認められない事例が報告された。そこで、本研究は、針広混交林では DBH と寿命の関係は樹種によって異なるという仮説を検証するとともに、主要樹種について立枯れ木の寿命を推定した。その結果、トドマツとキハダでは DBH が寿命に正の影響があることが確認された。しかし、トウヒ属や 3 種の広葉樹では胸高直径の影響は確認されなかった。DBH が大きくても枯死前に心材腐朽などで材部の強度が低下していれば、枯死した後の寿命は短くなると考えられ、その場合、予想より早期に倒伏してしまう可能性が高くなる。DBH は保残する立枯れ木を選定する時の基準として利用しやすい計測値である。多様な樹種が共存している北海道の針広混交林においては、生立木のみならず立枯れ木についても樹種特性を明確にして管理することの重要性が明らかになった。

第4章 針葉樹人工林に保残された立枯れ木の樹幹内部に生息する甲虫の垂直分布

枯死材を利用する生物は非常に多様で、森林の生物多様性を構成する重要な要素を担っている。枯死材が減少すると多様な生物群が影響を受けるので、生物多様性が急速に劣化する可能性がある。特に垂直構造である立枯れ木は森林内の枯死材を利用する甲虫に多層の生息場を提供している可能性があり、立枯れ木を適切に管理することは枯死材を利用する甲虫の多様性保全のために重要である可能性が高い。しかし、枯死材を利用する甲虫の樹幹内における垂直分布についての情報はほとんどない。そこで、針葉樹人工林における立枯れ木の保残方法を検討するためにトドマツ人工林内に保残されていた立枯れ木を伐倒し、材内に生息している甲虫の多様性および垂直的分布の特性を調査した。その結果、1 m の丸太 1 本からは平均で 2.69 種の甲虫しか出現しなかったが、サンプルした丸太 99 本全体では 51 種の甲虫が生息していることが確認された。また、樹幹の垂直的位置による species richness の違いは確認されなかったが、群集の種構成は地際部の丸太と樹幹上部の丸太で異なることが明らかになった。本研究の結果は、人工林内の立枯れ木に生息する甲虫の群集構成は変異性が高いことを示している。本研究によって、人工林の立枯れ木は甲虫の垂直分布を生み出し、多様な甲虫に生息場を提供していることが示された。

第5章 総合考察 —森林施業技術と生物多様性保全技術の融合—

本研究で得られた樹洞木や立枯れ木に関する知見を基にして、樹洞木と立枯れ木の管理計画を人工林の施業技術と融合する新たな森林管理技術として、保残間伐 (retention thinning) を提案する。間伐時に間伐候補木の一部を立枯れ木として保残する作業を従来の人工林施業体系に組み込むことで生立木と立枯れ木の密度管理を同時に達成することが可能になる。主伐までに数回実施される間伐作業の中で、立枯れ木の寿命予測に基づいて対象木を選定し、巻き枯らしや断幹によって立枯れ木を創出することでほとんど経済的・労力的負担を増大させずに生物多様性保全機能をより高度に発揮できるだろう。樹洞木や立枯れ木の数量は確率に基づく変動が大きいので、順応性の高い管理技術が必要である。間伐のたびに立枯れ木の創出あるいは除去を行う保残間伐は順応性が高い手法である。樹洞木に

については、保残パッチ管理を提案する。必要とされる樹洞木量を安定的に提供するために、樹洞木を単木的にではなく面的に管理する場所を天然林の一部に設定する。森林成長モデルに樹洞発生モデルを組み込むことで、保残パッチの長期管理計画の策定が可能になる。保残パッチに必要な面積は樹洞発生モデルから計算し検討が可能である。このモデルに生立木の枯死と立枯れ木の寿命のモデルも組み込むことができれば、天然林の木材生産量と立枯れ木と樹洞木の数量を同時に管理できるだろう。

第1章 序論

1-1 研究の意義と目的

森林生態系の生物多様性保全は人類の存続にとって最も重要な課題の一つである (Secretariat of the Convention on Biological Diversity 2014)。生物多様性は生態系の多面的機能の基盤であり (Science for Environment Policy 2015)、多様な生物で構成されている生態系ほど、環境の安定性や生態系の生産力が高い傾向にあることが知られている (Tilman 2000)。森林には絶滅が危惧される陸生哺乳類、鳥類、両生類のうち約半数の種が生息している (Vié *et al.* 2009)。すべての生物は生態系の多面的機能に依存しており、森林の生物多様性を保全しなければ人類も持続的発展が可能な社会を構築することは出来ない (Science for Environment Policy 2015)。森林の多面的機能には、木材生産、炭素吸収・貯留、気候緩和、水源涵養、土砂災害防止、保健・レクリエーション、文化創造といった機能が含まれる (日本学術会議 2001)。森林管理者は、生物多様性を保全すると同時に、再生産可能な資源である木材の生産や災害を防止する気候緩和といった森林の多面的機能を高度に発揮させることが求められている。

森林面積が大きい北海道は森林の多面的機能の発揮が特に期待されてきた。森林の多面的機能の解明と高度発揮技術の開発は、林学の重要課題の一つである。その研究成果は、戦前から「新編森林美学」(新島・村山 1918)などに発表されており、その後も森林の多面的機能の解明は数多くの先人によって進められてきた (例えば、中野 1976 ; 山畑 1984 ; 北方森林学会 2011)。森林機能の解明が進むとともに、様々なタイプの森林の保存の重要性も明確にされ、厚沢部町のヒノキアスナロ (*Thujaopsis dolabrata* var. *hondae*) 林や黒松内のブナ (*Fagus crenata*) 林などの学術上からも重要な森林や、野幌原始林などの貴重な森林が保存されてきた (黒松内町 1993)。明治 38 年には大沼の道立公園の経営が始まり、昭和 9 年には阿寒および大雪国立公園が指定されるなど、森林機能の維持のために北海道の保護地域の面積は増加してきた。

しかし、過去には、森林機能への社会的要望が木材生産機能に大きく偏り、豊富な天然林資源に依存した収奪的な林業が展開されていた時代があった (松井 1965 ; 俵 1979)。戦後も 1950 年代から始ま

った拡大造林計画により低標高地域を中心に天然林の針葉樹人工林への転換が急激に進められ（松井 1965）、多面的機能発揮を重視した森林管理を実施することが難しい社会的状況が長く続いた。森林の生物多様性保全機能への社会的関心が高まってきたのは近年の傾向で、大径木の多くが失われるなど開拓時代から大きく変化した北海道の森林生態系の管理技術の再構築が求められている（表 1979）。

多岐にわたる生態系機能を同時に高度発揮することは容易ではない（藤森 2003）。人類は多くの地域で食料や木材の増産に成功する一方で、生物資源の衰退や在来種の地域的絶滅等を引き起こし、生産機能以外の生態系機能を低下させてきた。例えば草原生態系が広がる中国内モンゴル自治区では、食料生産機能への過剰な期待による過放牧が牧草の害獣となるげっ歯類の大発生や草原植生の衰退を招き（丸山ら 1996；Onodera *et al.* 2000）、草原植生に依存していた鳥類や草食獣など多くの種の地域的絶滅を引き起こした（丸山ら 1996；Shi *et al.* 2000）。生態系に関する知識の不足や不完全な機能発揮技術、さらには未熟で画一的な管理計画によって、結果として多面的機能の高度発揮へと導くことができなかつた例が多い。

森林生態系においては、木材増産のための森林生態系の大幅な改変によって生物多様性が劣化することが多い（Moore & Allen 1999；Barlow *et al.* 2007）。そのため、木材生産機能と生物多様性保全機能を同所で同時に高度発揮することは容易ではなかつた（柿沢 1989；Hunter 1999；Lindenmayer & Franklin 2002）。拡大造林時に典型的であつたが、広域の人工造林などの人為的攪乱によるシカやげっ歯類の増加も指摘されている（齋藤 2002；Akashi 2009）。増加したニホンジカ（*Cervus Nippon*）やエゾヤチネズミ（*Myodes rufocanus bedfordiae*）は植栽木を食害する害獣で、大規模な駆除活動を要するなど社会問題となつてきた（西口 1989）。ニホンジカは食害によって下層植生の衰退も引き起こす（Akashi 2009）。限られた森林の中で木材増産が優先された結果、生物多様性保全機能が低下する傾向は世界的な問題になつてきた（Warren-Thomas *et al.* 2015）。

そこで、木材生産を主目的に造成された針葉樹人工林において生物多様性保全機能を高める技術が森林科学の新たな研究課題となつた（Carnus *et al.* 2006；Seiwa 2012）。森林生態系では高木や低木など様々な樹種の樹冠が多層構造を形成しており、それにより生じる複雑な林内環境が多様な生息場を提

供する (Basset *et al.* 2003)。多樹種で齡構成も幅広い天然林の生物多様性は高い傾向にある一方で、針葉樹人工林のような林内環境が単純な森林の生物多様性は天然林より低い傾向にある (MacArthur & MacArthur 1961)。そこで、人工林の生物多様性保全機能を高度化するために、例えばスギ (*Cryptomeria japonica*) の単層人工林の下層に耐陰性の高い樹種を植栽して複層林を仕立てる等の技術開発が試みられてきた (湊ら 1989 ; 門松ら 1997 ; 小野寺・今 2006)。しかし、複層林の施業は従来の単層人工林の施業技術より複雑な技術が必要であり、数多くの失敗例を産んできた (藤森 1991)。植栽から収穫までのスパンが長い林業で新たな施業技術を短期間で確立することは容易ではない。人工林における生物多様性の課題を早期解決するためには、従来の森林施業技術と融合可能で、すぐに実践できる新たな森林管理技術が必要である。

保全生物学の分野でも新たな保全戦略の開発が重要課題になっている (Hunter 1999 ; 日野 2009)。高度な土地利用が既に展開されている地域では、新たに自然保護区を設定することは困難である。また、従来行われてきた希少種の指定と保全計画の策定については、コスト面の問題から指定できる種数に限界がある。保全計画の策定に不可欠な希少種の生態情報は不足しており、調査研究の進展を待つ必要もある。そこで、土地利用が高度に進む地域においては、重要な生息地要素を保全のターゲットとすることで土地利用と保全の良好な関係を創出する戦略が提唱された (Hunter 2004 ; Crous *et al.* 2013)。重要な生息地要素とは、多くの種が利用する環境や一部の種にとっては代替不可能な環境を提供する構造やプロセスである。この新しい管理技術を実践するためには、重要な生息地要素の選択とそれらの形成・発生過程などについての情報収集が不可欠である。従って、重要な生息地要素を維持管理するための基礎となる科学的情報の蓄積が急務になっている (Schulte *et al.* 2006)。

高度な土地利用が展開されている地域においても、鳥類やコウモリ類を保全することができれば生物多様性保全と同時に生態系の一次生産物の収量を増加できる可能性がある。鳥類やコウモリ類の多くは昆虫などを摂食する生態系の高次捕食者である。捕食によって葉食性昆虫の個体数が減少するとカスケード効果によって間接的に樹木が受ける葉食害が減少し、結果的に樹木の成長量が高くなる (Marquis & Whelan 1994 ; Murakami & Nakano 2000 ; Kalka *et al.* 2011)。このような捕食者がもたらす

効果は森林のみならず湖沼などの様々な生態系でも報告されている (Carpenter *et al.* 1987 ; Spiller & Schoener 1990 ; Nakano *et al.* 1999)。コーヒー農園のような単純な生態系でも鳥類やコウモリ類によるカスケード効果は確認されている (Perfecto *et al.* 2004 ; Karp & Daily 2014)。針葉樹人工林に多くの捕食者を誘致できれば、生物多様性を高めながら虫害を抑制し収量を増加できる可能性がある。木材生産作業と競合しない方法で鳥類やコウモリ類の生息場を形成することが、新たな森林管理技術の目標の一つになるだろう。

そこで本研究は、新しい森林管理技術の対象として樹洞木と立枯れ木に着目した。樹洞とは、樹木の一部が腐朽することにより出来た穴や、キツツキ類が営巣のために掘った穴を総称したものである。コウモリ類やエゾモモンガ (*Pteromys volans*) などの哺乳類やフクロウ類やカラ類などの鳥類といった多様な生物が樹洞を繁殖場やねぐらとして利用している (Gibbons & Lindenmayer 2002)。北海道の森林で樹洞を利用している哺乳類と鳥類は、それぞれ 21 種と 36 種にのぼる (Table 1)。これは森林を生息地としている哺乳類 35 種の約 6 割、鳥類 113 種の約 3 割である。なお、樹洞利用種はレッドリスト記載種が多いのも特徴である。環境省が 2015 年に作成したレッドリストには、北海道に現在も生息している種のうち、哺乳類 10 種と鳥類 16 種が記載されており、このうち樹洞を利用するのは哺乳類で 6 種、鳥類で 8 種である。

立枯れ木も多くの生物の繁殖場や採餌場といった重要な生息地になる。キツツキ類など多くの鳥類が立枯れ木を利用する他に、多くの節足動物が枯死木の樹皮や材部を栄養源としており、枯死木がなければ生息できない生物は多い (Nieto & Alexander 2010)。例えばアメリカヤマナラシ (*Populus tremuloides*) の枯死木を利用する生物として 2,000 種以上の節足動物がカナダで記録されている (Hammond 1997)。また、多くの菌類にとっても枯死木は重要な定着場である (Stokland *et al.* 2012)。枯死木を利用する生物の捕食者や寄生者、枯死木に定着した菌類を餌資源とする菌食性昆虫にとっても枯死木は生息の基盤である (Kaila *et al.* 1994 ; Stokland *et al.* 2012)。

多様な生物の生息地となる樹洞木及び立枯れ木の管理技術と木材生産を主目的とした従来の森林施業技術を融合することができれば、木材生産と生物多様性保全の両立問題の解決に貢献できる可能性

Table 1 List of cavity users with records of minimum cavity size they used and their status in the red data books.

Scientific name	Japanese name	Minimum entrance width of recorded cavity	Status in red lists		References
			Min. Env. ^a	Hok. ^b	
Mammals					
Sciuridae					
<i>Sciurus vulgaris</i>	エゾリス	4			柳川 (1994)
<i>Tamias sibiricus</i>	エゾシマリス		DD		
<i>Pteromys volans</i>	エゾモモンガ	2.5			増田 (2003)
Muridae					
<i>Apodemus argenteus</i>	ヒメネズミ	3			小池・樋口 (1989), 阿部 (1989)
Procyonidae					
<i>Procyon lotor</i>	アライグマ*				
Mustelidae					
<i>Martes melampus</i>	ニホンテン*	15			阿部 (1989)
<i>Martes zibellina</i>	エゾクロテン		NT		
Vespertilionidae					
<i>Eptesicus nilssonii</i>	キタクビワコウモリ				
<i>Nyctalus aviator</i>	ヤマコウモリ	4	VU	R	柳川 (1994)
<i>Barbastella leucomelas</i>	チチブコウモリ			R	
<i>Plecotus auritus</i>	ニホンウサギコウモリ				
<i>Vespertilio superans</i>	ヒナコウモリ			R	
<i>Vespertilio murinus</i>	ヒメヒナコウモリ			DD	
<i>Myotis frater</i>	カグヤコウモリ			R	
<i>Myotis gracilis</i>	ウスリホオヒゲコウモリ		VU	R	
<i>Myotis ikonnikovi</i>	ヒメホオヒゲコウモリ			Vu	
<i>Myotis nattereri</i>	ホンドノレンコウモリ		VU	R	
<i>Myotis daubentonii</i>	ウスリドーバントンコウモリ			R	
<i>Murina leucogaster</i>	テングコウモリ	4		R	柳川 (1994)
<i>Murina ussuriensis</i>	コテングコウモリ			R	
<i>Hypsugo alaschanicus</i>	オオアブラコウモリ		DD		
Birds					
Anatidae					
<i>Aix galericulata</i>	オシドリ	10	DD	R	小林・深町 (2005)
<i>Mergus albellus</i>	ミコアイサ			Vu	
<i>Mergus merganser</i>	カワアイサ				
Alcidae					
<i>Brachyramphus perdix</i>	マダラウミスズメ		DD	R	
Strigidae					
<i>Bubo bubo</i>	ワシミズク		CR	Cr	
<i>Ketupa blakistoni</i>	シマフクロウ	30	CR	Cr	小池・樋口 (1989)
<i>Asio otus</i>	トラフズク			R	
<i>Otus sunia</i>	コノハズク	6			小池・樋口 (1989)
<i>Otus lempiji</i>	オオコノハズク	8			飯田 (2001)
<i>Aegolius funereus</i>	キンメフクロウ	5	CR	R	小池・樋口 (1989)
<i>Ninox scutulata</i>	アオバズク	12			柳澤 (1976)
<i>Strix uralensis</i>	エゾフクロウ	20			小池・樋口 (1989)
Apodidae					
<i>Hirundapus caudacutus</i>	ハリオアマツバメ	18			米川・川辺 (1994)
Alcedinidae					
<i>Halcyon coromanda</i>	アカショウビン			R	

(continued)

Scientific name	Japanese name	Minimum entrance width of recorded cavity	Status in red lists		References
			Min. Env. ^a	Hok. ^b	
Coraciidae					
<i>Eurystomus orientalis</i>	ブッポウソウ	9	EN		柳澤(1976)
Picidae					
<i>Jynx torquilla</i>	アリスイ	2.8			柳澤(1976)
<i>Picus canus</i>	ヤマゲラ				
<i>Dryocopus martius</i>	クマゲラ	7	VU	Vu	北海道保健環境部自然保護課(1990)
<i>Dendrocopos major</i>	アカゲラ	3.8			山内ら(1997)
<i>Dendrocopos leucotos</i>	オオアカゲラ				
<i>Dendrocopos minor</i>	コアカゲラ	2.9		R	山内ら(1997)
<i>Dendrocopos kizuki</i>	コゲラ	3.2			多賀(1988)
<i>Picoides tridactylus</i>	ミュビゲラ		CR	Cr	
Muscicapidae					
<i>Ficedula narcissina</i>	キビタキ	3			小池・樋口(1989)
<i>Cyanoptila cyanomelana</i>	オオルリ				
Paridae					
<i>Poecile montanus</i>	コガラ	3			鈴木ら(1991)
<i>Periparus ater</i>	ヒガラ	2.5			柳澤(1976)
<i>Parus palustris</i>	ハシブトガラ	4			増田(2003)
<i>Parus varius</i>	ヤマガラ	2.8			柳澤(1976)
<i>Parus minor</i>	シジュウカラ	2.8			小池・樋口(1989), 柳澤(1976)
Sittidae					
<i>Sitta europaea</i>	ゴジュウカラ	3			小池・樋口(1989)
Certhiidae					
<i>Certhia familiaris</i>	キバシリ				
Ploceidae					
<i>Passer rutilans</i>	ニューナイスズメ	3			小池・樋口(1989), 柳澤(1976)
<i>Passer montanus</i>	スズメ	3			小池・樋口(1989), 柳澤(1976)
Sturnidae					
<i>Agropsar philippensis</i>	コムクドリ	4			小池・樋口(1989), 増田(2003)
<i>Spodiopsar cineraceus</i>	ムクドリ	5			柳澤(1976)

a The Ministry of Environment (2015), CR: 絶滅危惧I類, EN: 絶滅危惧IB類, VU: 絶滅危惧II類, NT: 準絶滅危惧, DD: 情報不足

b Hokkaido Government(2001), Cr: 絶滅危機種, Vu: 絶滅危急種, R: 希少種

* Non-native species

がある。そこで、本研究は、樹洞や立枯れ木の発生や消失といった動態を明らかにし、また、立枯れ木を利用する生物の中でも特に多様な甲虫類の生態を明らかにすることで、北海道の森林における樹洞木や立枯れ木の管理方法を提案することを目的とした。

1-2 従来の研究

1-2-1 樹洞木の発生確率

樹洞が形成されるためには、樹木の腐朽と心材の崩壊による内部空間の形成といった長期で不確実性の高いプロセスを経る必要がある。そのため、森林内における樹洞の密度は低く分布は不均質で、1 haのプロットを設定しても樹洞を発見できないことも珍しくない(Lindenmayer *et al.* 1991; Bennett *et al.* 1994)。低密度で不均質に分布する樹洞は、データ採取や分析が困難な研究対象であった。しかし、大規模調査データにポアソン回帰分析やワイブル回帰分析を適用したことで、林分の樹洞密度は伐採履歴、優占樹種、斜面の斜度、斜面位置、林齢、胸高断面積合計に影響を受けていることが明らかにされた(Lindenmayer *et al.* 1991; Fan *et al.* 2003a)。例えばオーストラリア南東部では、斜面下部で傾斜が緩い場所にある高齢の林分ほど樹洞数が多い傾向にあることが示されている(Lindenmayer *et al.* 1991)。

林分間の樹洞密度のばらつきを規定する要因を明らかにするためには、林分レベルでの変数を用いた分析のみではなく樹木個体レベルでの樹洞発生確率の分析も必要である。そこで、樹木個体レベルでの樹洞発生確率について、ロジスティック回帰モデルや決定木モデル(Classification and regression tree model)を用いた分析が進められた(Fan *et al.* 2003b; Holloway *et al.* 2007; Fox *et al.* 2008)。これらの研究によって、樹木の直径や樹種などの変数が樹洞発生確率に関わる重要な要因で、ほとんどの樹種でDBHが40 cmを越えないと樹洞発生確率が50%に達しないことなどが明らかにされてきた(Fan *et al.* 2003b; Holloway *et al.* 2007)。

樹洞密度に関する研究はいくらか進展したが、樹洞のサイズに関わる問題は、ほとんど解決されていない。樹洞利用種は体サイズや生態が様々で、利用可能な樹洞のサイズは各種で異なる(Carlson *et al.* 1998)。例えば、各種が使用した樹洞の入口幅の最小記録値は、エゾモモンガで2.5 cm(増田 2003)。

オシドリ (*Aix galericulata*) で 10 cm (小林・深町 2005) である (Table 1)。また、内部の深さといった樹洞の形状は、繁殖成功にも関わる重要な要因である (Gibbons *et al.* 2002)。内部の奥行きがない浅い樹洞では、捕食者に巣が襲われる確率が高くなる (Wiebe & Swift 2001 ; Wesolowski 2002)。樹洞の底部の面積が狭いとヒナ数が少ない傾向も報告されている (Karlsson & Nilsson 1977)。そのため内部サイズを考慮しないと、樹洞の利用可能量の推定値は実際より高くなってしまう。しかし、高所にある樹洞の内部の観察が困難であることが研究の妨げになってきた。これまで樹洞発生確率を推定した研究の多くは、地上からの目視のみを頼りに樹洞の発生を判断しており、実際は浅くて利用できない樹洞を除外できないまま分析を実施してきた。

1-2-2 立枯れ木の発生と倒伏確率

立枯れ木の動態を予測し現存量を管理するためには樹木の枯死率と立枯れ木の倒伏率を知る必要がある。樹木の枯死によって発生する立枯れ木は、主に生立木の内部の腐朽によって発生する樹洞木と比べて発生率および消失率が高いため、立枯れ木の動態研究の重要性は大きかった (Cline 1980)。

(1) 立枯れ木の発生

生態系に様々なインパクトを与える樹木の枯死という現象は、多くの生態学者の興味を集めてきた (Franklin *et al.* 1987)。森林動態は樹木の更新、競争、枯死として認識される。樹木の枯死によって林内の光や温度などの環境や樹木個体間の競争関係が変化する。また、森林の空間や樹体に蓄積されていた栄養分は樹木の枯死によって開放され、下層にあって資源利用が制限されていた若齢木や小さな更新木に提供される。樹木の枯死に関する研究は森林動態モデルの高度化において中核の一つをなしてきた (Glover & Hool 1979 ; Hara 1985 ; Hamilton 1986 ; Monserud & Sterba 1999 ; Temesgen & Mitchell 2005)。北海道の主要 6 樹種については、多地点のモニタリングデータを用いることで立地条件と枯死率の関係が経験的に示されている (Umeki 2002)。また、森林の分断化や択伐施業といった人為的攪乱が枯死率に与える影響についても研究が行われている (Yoshida *et al.* 2006 ; Yoshida *et al.* 2011)。彼ら

の研究成果は立枯れ木の管理技術に応用可能である。

しかし、枯死した樹木は必ずしも立枯れ木になるわけではない。強風による倒伏が原因で樹木が枯死した場合、その枯死木は立枯れ木にならない。樹木の枯死をモデル化した研究のほとんどは、枯死後の状態までは考慮していない。枯死木が立枯れ木になる確率は不明であることが多い。一方、立枯れ木の倒伏率をモデル化した研究の多くは、倒伏によって枯死した樹木をデータに含めて分析していない (Keen 1955 ; Garber *et al.* 2005)。生立木と立枯れ木それぞれの動態モデルを結合するには枯死木が立枯れ木になる確率を明らかにする必要があるが研究事例は少ない (Vanderwel *et al.* 2006a)。

(2) 立枯れ木の倒伏確率

立枯れ木の倒伏確率は様々な要因に影響を受ける。多くの針葉樹で立枯れ木の胸高直径が大きいほど倒伏率が低いことが示されている (Keen 1929 ; Dahms 1949 ; Lyon 1977 ; Garber *et al.* 2005 ; Parish *et al.* 2010)。例えば、カナダのブリティッシュコロンビア州におけるアメリカツガ (*Tsuga heterophylla*) では、立枯れ木の半減期間 (半数の立枯れ木が倒伏すると期待される年数) は DBH が 20~30 cm クラスで 14 年だったが 40~50 cm クラスでは 19 年だった (Parish *et al.* 2010)。樹種によっても倒伏率は異なり (Aakara *et al.* 2008)、例えばテーダマツ (*Pinus taeda*) の方がダイオウマツ (*Pinus palustris*) より倒伏率が低い (Conner & Saenz 2005)。枯死原因も影響があり、害虫によって枯死すると風害で枯死した場合より倒伏率が高かった (Conner & Saenz 2005)。また、土壌などの立地条件、施業履歴などといった周囲の環境条件が立枯れ木の寿命に影響していることも報告されている (Mielke 1950 ; Keen 1955 ; Lee 1998 ; Garber *et al.* 2005)。しかし、これらの要因は地域によっては影響が認められないこともあり、多くの地域であてはまる普遍的な影響であるのかどうか、依然不明な点も多い。要因は相互に影響し合い、特に樹種によって重要な要因が変化することが予想される (Parish *et al.* 2010)。このことは、多様な樹種が混交する冷温帯林における立枯れ木の管理において特に重要である。しかし、立枯れ木の寿命に関する研究は北米や北欧の北方林で先行しており (Stokland *et al.* 2012)、本研究が対象とする日本の冷温帯林では研究蓄積は全くないと思われる。

1-2-3 樹洞木と立枯れ木の生物多様性保全機能

様々な生物の重要な生息地になる樹洞木や立枯れ木は、多くの研究者の関心を引きつけてきた。樹洞を利用する生物の生態に始まり、樹洞の形態や利用可能性に関する研究 (Dalke 1948 ; Gysel 1961) や樹洞を利用する鳥類の行動の適応進化についても早くから論じられてきた (von Haartman 1957)。樹洞木や立枯れ木の機能の定量的評価については、野外での観察が比較的容易である鳥類や昆虫類を対象とした研究がいくつか試みられてきた。しかし、樹洞や立枯れ木を利用する種の多くは野外での観察が困難であるため研究事例が豊富とは言えない。

(1) 樹洞木と立枯れ木を利用する鳥類

樹洞木あるいは立枯れ木の増減が鳥類の生息に及ぼす影響を明らかにし、生息地管理の有効性を検証するために操作実験が行われてきた。樹洞数の操作のために巣箱の設置、樹洞入口の閉塞が行われた (Brush 1983 ; Waters *et al.* 1990)。また、樹洞木や立枯れ木の密度が異なる調査地で種数や個体数を比較する研究も行われた (Scott 1979 ; Zarnowitz & Manuwal 1985 ; Lõmus 2003 ; Spiering & Knight 2005)。以下に、その概要を述べる。

樹洞の密度の増減に対する樹洞利用種の反応は、樹洞の利用可能性が個体群の制限要因になっているかどうかで異なっていた。樹洞を人為的に閉塞して利用可能性を低下させた場合、ハイノドオオヒタキモドキ (*Myiarchus cinerascens*) の繁殖ペア数が減少し、樹洞の少ない林分で巣箱を設置すると繁殖ペア数は増加した (Brush 1983)。しかしながら、樹洞が豊富にある林分では一部の樹洞を閉塞してもホシムクドリ (*Sturnus vulgaris*) などの小型鳥類の繁殖ペア数に変化はなかった (Waters *et al.* 1990)。サイズの大きな樹洞しか利用できないフクロウ (*Strix uralensis*) の場合には、樹洞数の多い地域の方が明らかに繁殖ペアの密度が高かった (Lõmus 2003)。大きな樹洞は、元々密度が低い上に土地利用によって密度が低下しやすいために大型の樹洞利用種の個体群の制限要因になっている可能性がある。

立枯れ木については、本数密度が異なる林分で鳥類の種数及び個体数を比較すると、立枯れ木の密度が高いほど樹洞を利用する鳥類の種数あるいは個体密度は高かった (Scott 1979 ; Zarnowitz &

Manuwal 1985)。ただし、鳥類に対する効果は立枯れ木の胸高直径も重要な要因で、胸高直径 24cm 以上の立枯れ木の密度が高いほど、樹洞を利用する鳥類の多様性が高く個体数も多かった (Zamowitz & Manuwal 1985)。一方、胸高直径が 25 cm 以下の立枯れ木の密度が高くても樹洞を利用する鳥類の個体数は増えなかった (Spiering & Knight 2005)。

(2) 枯死材を利用する甲虫類

ライフサイクルのすべてあるいは一部を枯死材に依存している甲虫は、種数が非常に多く、各種の食性は材食、樹皮食、菌食、肉食 (捕食性) と様々である (Haack & Slansky 1987 ; Speight 1989 ; 岩田 2015)。生活パターンも様々でカミキリムシ (Cerambycidae) のように幼虫時代は枯死材の中のみで生活し、成虫になると材中から羽化する種や、キクイムシ (Scolytidae) のように幼虫時代も成虫時代もほとんど材の中で生活する種もいる (柴田・富樫 2006)。また、キノコムシ (Ciidae) のように材に定着した菌を生活の場とする種も含まれる (Lawrence 1973)。枯死材を様々な形で利用する彼らは、森林生態系では材の分解過程で重要な役割を担っている (Zhong & Schowalter 1989)。

木材生産を主目標とした森林が増加したことで枯死材が減少したために、枯死材を利用する昆虫の減少が危惧されるようになった (Speight 1989)。ヨーロッパでは、枯死材を利用する甲虫のうち 27% の種が“threatened”あるいは“near threatened”に分類されている (Nieto & Alexander 2010)。北海道においてもアイヌホソコバネカミキリ (*Nycydalis major*) やエゾアオタマムシ (*Eurythyrea eoa*) など多くの甲虫がレッドデータブックに記載されている (北海道 2001)。

枯死材を利用する甲虫の環境嗜好性は種によって様々で、枯死材の状態によって群集の種組成や種数に変化する。枯死材の樹種、枯死材に当たる日射量、枯死材の腐朽度、枯死材の直径が甲虫の種組成に影響することが知られている (山上 1982 ; Irmiler *et al.* 1996 ; Jonsell *et al.* 1998 ; Kappes & Topp 2004 ; Lindbladh *et al.* 2007 ; Brunet & Isacsson 2009)。また、被陰された枯死材より日射を受けている枯死材の方が、生息している甲虫の種数が多いことが報告されている (Ranius & Jansson 2000 ; Kappes & Topp 2004)。そこで、枯死材を利用する甲虫の生態を考慮して様々な状態の枯死木を提供することで、より

多様な甲虫が保全できると考えられている (Jonsell *et al.* 1998)。

垂直的な構造物である立枯れ木は、森林の高い層に枯死材を提供できることから、代替の難しい保全機能を持った重要な管理対象と考えられている。一本の立枯れ木の中でも、その樹幹の位置によって直径や日射量、水分量など多くの要因は様々に変化し、多様な生息環境が創出される。枯死木を利用する甲虫の中でも倒木よりも立枯れ木を好んで利用する種は少なくない (Jonsell & Weslien 2003)。飛翔している甲虫の捕獲試験においても、林冠と林床など森林内の垂直的位置によって、枯死材を利用する甲虫の群集が異なることが示されている (Yoshikawa 1987 ; Wermelinger *et al.* 2007 ; Vodka *et al.* 2009 ; Gossner *et al.* 2013a)。保残された立枯れ木は枯死材を利用する生物の垂直的分布をもたらし、豊かな生物多様性の維持に貢献すると考えられる。しかし、樹冠と林床の中間の層において枯死材を利用する生物の分布を研究した事例は少なく (Foit 2010 ; Weiss *et al.* 2016)、樹幹層に生息する甲虫に関する情報は限られている。

枯死材を利用する甲虫の生態は様々であることから、その生態調査においてはサンプリング方法の選択にも注意が必要である。枯死材を利用する甲虫の種組成を調査する方法は、枯死材に衝突板を設置して飛来する成虫を捕獲する方法、枯死材から羽化してくる成虫を捕獲する方法、枯死材を割材して幼虫あるいは成虫を捕獲する方法の3つに大別される (Kaila 1993 ; Wikars *et al.* 2005 ; Saint-Germain *et al.* 2007)。衝突板を用いる方法は簡単に設置できる上に捕獲数も多い傾向にあるのでよく用いられるが、偶然飛来した甲虫も誤って捕獲してしまう。そのため、環境嗜好性を評価する際には注意が必要である。実際にこれまでの研究の多くは衝突板型トラップを用いているが、捕獲された甲虫が飛来地点の枯死材を確実に利用しているのかは定かでない (Wikars *et al.* 2005)。

枯死材から羽化してくる成虫を捕獲する方法は、その材を利用している甲虫を間違いなく捕獲できる。特に丸太を容器に保管する方法は最も信頼性が高い。しかし、容器の準備や管理に手間がかかること、羽化まで時間がかかること、捕獲数が少ないことなど短所も多くこの方法を採用した研究は数少ない。サンプリングにかかる時間を短縮する方法として、枯死材を細かく分割して内部に穿孔している幼虫あるいは成虫を捕獲する方法もある。斧などを用いて割材することで、枯死材を利用してい

る甲虫を間違いなく捕獲できるうえ、羽化まで待つ必要がないので、すぐに正確なデータを採取できる利点がある。しかし、幼虫の同定が難しいため多様性の調査には向いておらず、同定可能な特定の種の生態調査に採用は限られている (Saint-Germain *et al.* 2007)。

1-2-4 森林管理における樹洞木と立枯れ木の管理技術

過去においては、針葉樹人工林のみならず天然下種更新によって管理されていた天然林でも樹洞木や立枯れ木は不良木として除去の対象とされていた。針葉樹人工林の施業技術体系は、植栽や間伐などの集約的な管理によって木材収穫量を最大化する観点で構築されてきており (滝谷ら 2015)、材の腐朽により生じる樹洞木や立枯れ木を発生させない前提であった。戦前には、「新編森林保護学」(新島 1923) のように、樹洞木や巣箱を配置すると鳥類による害虫捕食の効果が期待できることを解説した専門書もあったが、その後しばらくは、日本で出版された林学関連の専門書では樹洞木や立枯れ木が取り上げられることはなく、樹洞木や立枯れ木の管理に関する研究は停滞していた。森林保護学の専門書で再び樹洞が取り上げられるようになったのは 1990 年代になってからである (真宮 1992)。そのため、日本の森林における樹洞木や立枯れ木の動態に関する研究蓄積は非常に少なく (橋本ら 2006 ; Nagaike 2009 ; Kikuchi *et al.* 2013)、針葉樹人工林が広く造成されている森林地域における具体的な管理技術について記載した教科書は今のところない。とはいえ、日本においても、樹洞に関連する研究としては巣箱の利用実態の報告 (阿部 1989 ; 小池・樋口 1989 ; 柳川 1994 ; 飯田 2001 ; 鈴木ら 2008) や樹洞利用種の種間関係 (堀田・江崎 2001 ; Kotaka & Matsuoka 2002) など動物生態学の研究は数例あった。90 年代後半からは、樹洞の形態の記載 (佐野 2002 ; 増田 2003 ; Nakama & Yanagawa 2009) やキツツキ類など樹洞利用種保全のための立枯れ木の重要性を扱った自由集会 (由井 1998) やレビュー (松岡・高田 1999 ; 小高 2013) がなされるようになった。また、樹洞利用種の保全と樹木保全に関するシンポジウム (佐野・繁田 2004) が 2004 年に開催されるなど、森林における樹洞木や立枯れ木の管理は徐々に注目されてきている。

狩猟が盛んで野生動物管理学が発展している欧米でも、山火事など災害の拡大原因となる立枯れ木

は管理の対象ではない時代があった (Keen 1929 ; Dahms 1949)。しかし、1970 年代になると樹洞木と立枯れ木は重要で管理すべき生息地として認識されるようになり (McClelland *et al.* 1975 ; Sanderson 1975), 1980 年代には立枯れ木管理に関するシンポジウムが開催されるようになった (Davis *et al.* 1983)。客観的な生息適地指標 (Habitat Suitability Index) に基づいた生息地評価手法 (Habitat Evaluation Procedure) (Schamberger & Krohn 1982 ; Allen 1983 ; Sousa & Farmer 1983) が徐々に注目されてくると、樹洞木や立枯れ木の利用可能量についての研究も増加していった (Balen 1982 ; Saunders 1982 ; Carey 1983 ; McComb 1986 ; Soulliere 1988)。

生息地管理における樹洞木や立枯れ木の重要性や樹洞の形成過程などを解説したガイドブックも一層増加していった (DeGraaf & Shigo 1985 ; Tubbs *et al.* 1987)。これらガイドブックでは、択伐施業をしている天然林で大型の樹洞を利用する種に生息地を提供するために、伐期をより長期 (例えば 110 年以上) にすること、伐採作業の前に樹洞木をマーキングして残すことを推奨している。また、立枯れ木は最終的には倒伏してしまうので将来にわたって立枯れ木を維持できるように長期的な計画を立案することなどを提案している。しかし、ガイドブックの内容は、樹洞木や立枯れ木の保残による木材生産量の減少にはほとんど触れておらず、木材生産と樹洞木及び立枯れ木の管理の両立を目指した内容になっているとは言い難い。

1-3 研究の構成

日本の森林は、森林域の約 4 割にもおよぶ針葉樹人工林とそれを取り巻く天然林が混在している世界でも稀な特徴を持っている。土地利用の高度化が進む日本では人工林、天然林ともに高度な木材生産機能が期待されるとともに、生物多様性保全機能についても天然林のみならず人工林でも機能発揮が期待されている (Seiwa *et al.* 2012)。人工林の面積は世界中で増加傾向にあり、人工林の優占度が高い地域における生物多様性の保全技術の開発は急務となっている。人工林の管理技術を発展させてきた日本の森林技術は世界の森林管理において大きな貢献が可能であろう。

そこで本研究では、人工林と天然林それぞれの特徴を最大限に活用して多様な森林機能の高度発揮

を達成するために、樹洞木および立枯れ木の動態や機能の解明を進めると共に、それらの管理技術を従来の天然林施業技術および針葉樹人工林施業技術と融合することを目標として、Fig. 1 に示すような構成で進めた。各章の概要を以下に示す。

樹洞木の発生確率の推定（第2章）

樹洞の現存量を管理するためには、その動態を明らかにし林分における樹洞の密度を推定する技術が必要である。樹洞密度の推定においては、樹洞利用種はエゾモモンガなどの小型のげっ歯類からフクロウ類などの大型の猛禽類まで多岐にわたるので、それぞれが利用可能な樹洞を分類して推定する必要がある。そこで本研究は、まず入口の大きさを樹洞を2分類して発生確率を推定した。次に、樹洞内部のサイズで樹洞を3分類して発生確率を推定した。その結果、樹洞発生確率はサイズ分類毎に大きな差があり、樹洞を適切に分類しないと樹洞利用可能量の推定誤差が大きくなることが分かった。

立枯れ木の倒伏確率の推定（第3章）

立枯れ木の寿命（発生してから倒伏するまでの期間）を知らなければ、立枯れ木の現存量を管理することはできない。立枯れ木の寿命に関わる要因は様々あり、それぞれの影響は樹種間で異なると考えられる。しかし、立枯れ木の動態研究は主に北方の針葉樹林で実施されてきたため、広葉樹の立枯れ木の動態は不明な点が多い。そこで本研究は、特に樹種間の違いに注目し針広混交林における立枯れ木の寿命について検討した。その結果、ほとんどの樹種で10年以内に半数以上の枯死木が倒伏することが分かった。また、胸高直径が大きくなると立枯れ木の寿命が長くなる樹種と胸高直径によって変化しない樹種があることが分かった。

人工林に保残された立枯れ木の樹幹内部に生息する甲虫の垂直分布（第4章）

垂直的構造である立枯れ木は、単層で空間的異質性が低い傾向にある人工林に多層の生息場を提供し、多様な甲虫に生息地を提供できる可能性がある。そこで本研究は、トドマツ (*Abies sachalinensis*)

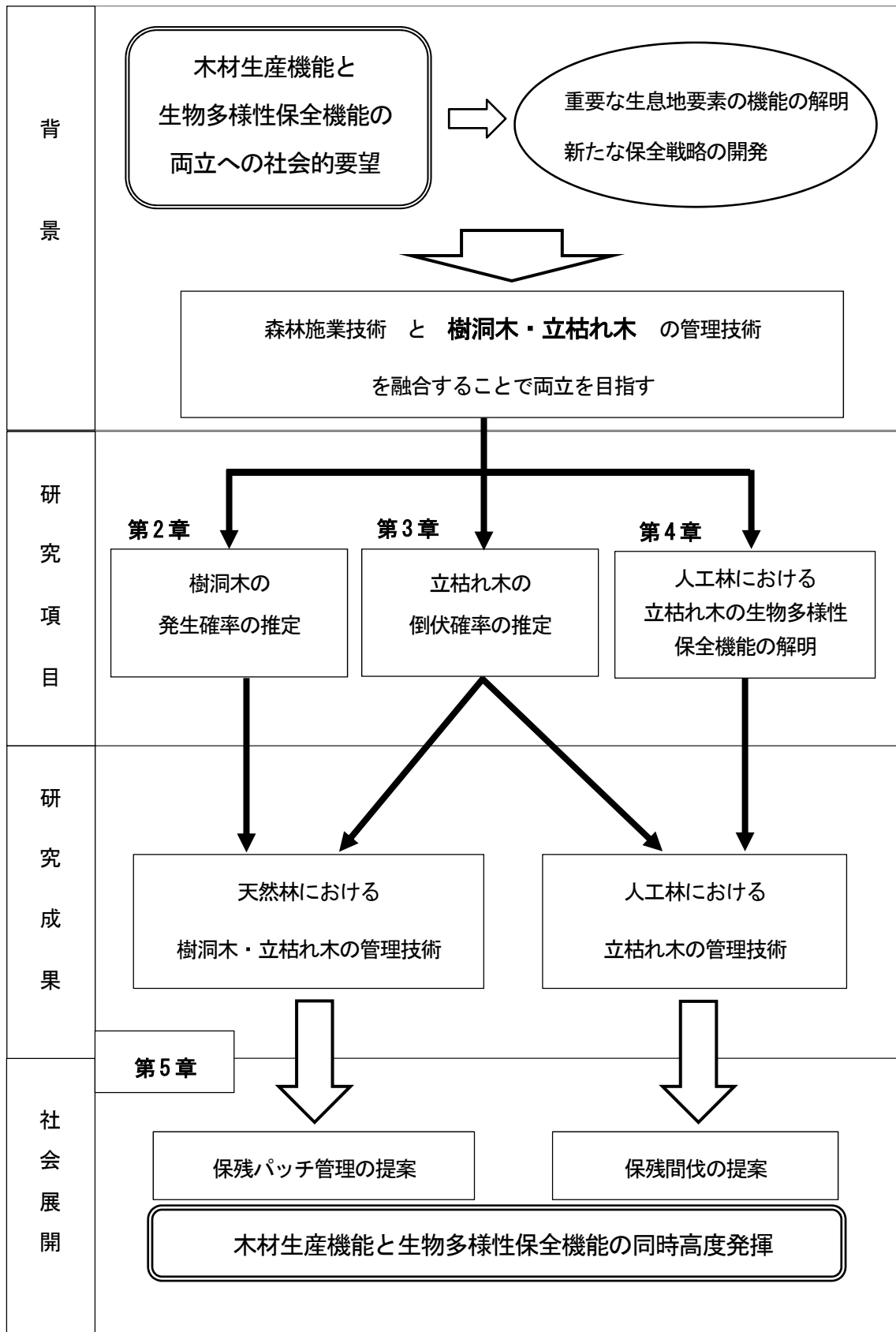


Fig. 1 Flow diagram of this study

人工林内のトドマツ立枯れ木を伐倒し、垂直的位置の異なる樹幹部位から発生してくる甲虫を捕獲した。その結果、地上からの高さによって出現種数の差は確認されなかったが、種構成は異なることが分かった。このことから、人工林の間伐時に立枯れ木を創出、保残することで（保残間伐）、生物多様性保全機能の高度発揮が期待できると考えられた。

総合考察 —森林施業技術と生物多様性保全技術の融合—（第5章）

木材生産と生物多様性保全の両立を日本の森林で実践していくためには、これまでに構築されてきた人工林及び天然林の施業技術に樹洞木・立枯れ木の管理技術を融合する必要がある。そこで、本研究の結果に基づいて樹洞木・立枯れ木を安定的に提供するために保残パッチの設定と管理を提案する。さらに立枯れ木の管理作業を従来の人工林施業体系に組み込むことで計画的に立枯れ木の数量を維持する保残間伐を提案し、その適用方法について考察する。

第2章 樹洞木の発生確率の推定

2-1 はじめに

樹木の内部に形成された空間である樹洞は、野生動物にとって風雨や外敵から身を守るシェルターになる。そのため、多くの動物が樹洞を繁殖場やねぐらとして利用している。例えば、鳥類ではキツツキ類のみならずシジュウカラ (*Parus major*) やフクロウ類、哺乳類ではエゾモモンガ (*Pteromys volans*) や数種のコウモリ類が樹洞を利用する。絶滅危惧種シマフクロウ (*Ketupa blakistoni*) やエゾクロテン (*Martes zibellina*) も樹洞を利用しており、樹洞は森林における野生動物の生息場として重要な機能を果たしている。

樹洞の利用可能量は樹洞利用種の個体群サイズの制限要因になる (von Haartman 1957 ; Brush 1983 ; Löhmus 2003)。そのため樹洞利用可能量は、フィッシャー (*Martes pennanti*) (Allen 1983)、アメリカオシドリ (*Aix sponsa*) (Sousa & Farmer 1983)、トウブハイイロリス (*Sciurus carolinensis*) (Larson *et al.* 2003)、コウモリ的一种 (和名なし ; northern long-eared bat) (*Myotis septentrionalis*) (Larson *et al.* 2003) など多くの種の生息地の質を表す指標となると考えられてきた。しかし、樹洞の利用可能量に関する情報を得ること自体が容易でなかったために、結局は大木の数などが代替の指標となっていた。

そこで、樹洞の利用可能量を精度良く推定するために、樹洞の分布特性に関する研究が様々な森林で行われてきた (Lindenmayer *et al.* 1993 ; Bennett *et al.* 1994 ; Fan *et al.* 2003a)。これらの研究によって、樹木の直径の増加と共に樹洞発生確率が高くなることや、樹種によって発生確率が異なることなどが明らかにされてきた。毎木調査で得られた樹木データについて、樹木個体レベルで樹洞発生確率を推定し積算することで林分の樹洞利用可能量を推定できるので、樹木個体レベルのモデルは樹種構成や直径分布が異なる林分の樹洞利用可能量を比較するうえでも有用である。

樹洞利用可能量の推定を精度よく行うために、樹洞のサイズ分布特性を明らかにすることは必要不可欠である。樹洞のサイズは、キツツキの採餌痕程度の浅い樹洞から、樹体内部がほとんど空洞になっているほどの大きい樹洞まで様々で、樹洞利用種それぞれで利用する樹洞のサイズが異なる。例

えば大きすぎる樹洞は小型の鳥類の繁殖場としては不向きである一方で、コウモリ類の集団繁殖場となる。樹洞利用種によっては、樹洞の深さは繁殖成功に関わることもある (Wiebe & Swift 2001 ; Wesolowski 2002)。そのため、樹洞をサイズによって分類して、生息地評価の対象種が利用できない樹洞を除外しなければ、その種にとっての樹洞利用可能量の推定値を過大評価することになる (Lindenmayer *et al.* 2000)。様々な樹洞利用種の生息地評価において精度の高い生息地指標を提示するためには、樹洞の奥行きや深さなどのサイズを考慮して樹洞を分類したうえで、それぞれの分布特性を明らかにする必要がある。

樹洞は、時間の経過と共に樹木内部の腐朽が進行してサイズが大きくなっていく。例えば、Fox *et al.* (2008) は、伐倒された樹洞木の内部を計測し、樹木の胸高直径が大きいほど樹洞の直径が大きい傾向にあることを示している。大きな樹洞が小さくなることはまれであろう。そのため、樹洞をサイズで分類するだけでなく順序のある変数として扱う必要がある。こうした樹洞のサイズ特性を考慮しながら様々な形状の樹洞の発生確率を分析することは、有り無しデータのみを取り扱うロジスティック回帰モデルでは困難である。そこで、本研究では、順序のある事象の発生に関わる要因を分析するためにロジスティック回帰モデルを拡張して開発された順序ロジスティック回帰モデル (Hosmer & Lemeshow 2000) を適用することで、サイズの異なる樹洞の発生確率を推定することを試みた。

2-2 方法

2-2-1 調査地

北海道南西部に位置する 8 つの広葉樹林で調査を行った (Table 2)。調査地の歌才は、北海道の黒松内低地帯に残された人為的攪乱の少ない天然林で、面積約 92 ha が保護林に指定・管理されている。遊楽部は、遊楽部岳の裾野の比較的標高の高い地域に位置する人為的攪乱の少ない天然林で、森林施業は現在行われていない。大沼は明治 38 年から道立公園として維持管理されてきた地域である。以上の 3 つの調査地では、過去に択伐などの人為的攪乱がまったくなかったとは言えないが、少なくとも森林管理の履歴に関する報告は残っていない。他の 5 つの調査地は、かつて伐採による攪乱のあった

Table 2 Description of the study sites used for estimating the occurrence probabilities of cavities in southwestern Hokkaido, Japan

Site	DBH (cm)		No. of trees/ha	Patch size (ha)	Plot size (m)	No. of plots	Elevation (m)	Latitude	Longitude
	Mean	Max.							
Utasai	34.6	130	226	92	150 × 150	2	60–90	42°39'N	140°19'E
Soibetsu	24	74	660	50	25 × 25	8	65–90	42°41'N	140°15'E
Yakumo	25.8	48	672	9	25 × 25	2	110–120	42°18'N	140°14'E
Yurappu	39.5	85	368	65	25 × 25	3	450–540	42°15'N	139°59'E
Onuma	34.8	108	322	45	25 × 25	8	130–170	41°58'N	140°38'E
Assabu	19.1	49	888	3	25 × 25	2	120–130	41°55'N	140°14'E
Kamiiso	25.6	61	570	30	25 × 25	2	110–150	41°51'N	140°35'E
Esan	30.9	124	345	9	25 × 25	13	200–250	41°46'N	141°01'E

DBH: diameter at breast height

天然生の二次林である。ただし、添別、上磯、恵山では1945年以降に人為的攪乱はなかった。恵山は、その中でも平均直径が高く、1975年に一部が保護林に指定されている。添別は、平成8年に約50 haが黒松内町の自然環境保全林に指定された。上磯は、平成7年に約30 haが北斗市の公園として整備された。それぞれの森林の最寄りの気象観測所のデータ（1978～2008）では、年降水量の平均値は、1,041～1,461 mm、年平均気温の平均値は、7.3～9.0°Cである（気象庁2009）。調査地では、少なくとも12月から4月の間は積雪が見られる。優占樹種は、ブナ（*F. crenata*）、エゾイタヤ（*Acer pictum*）、ミズナラ（*Quercus crispula*, シノニム：*Q. Mongolica* var. *grosseserrata*）で、この他にシラカンバ（*Betula platyphylla* var. *japonica*）、ダケカンバ（*Betula ermanii*）、ハルニレ（*Ulmus davidiana* var. *japonica*）、コブシ（*Magnolia kobus*）、キハダ（*Phellodendron amurense*）、シナノキ（*Tilia japonica*）、ナナカマド（*Sorbus commixta*）、ヤチダモ（*Fraxinus mandshurica*）などが見られる。調査区内の林床は最大で2 mに達するササ（*Sasa* spp.）が優占している。

2-2-2 入口幅による分類

2004年から2006年にかけて、歌才に150 m×150 mの方形区を2点、他の7つの広葉樹林で25 m×25 mの方形区を合計38点設定した（Table 2）。各方形区で胸高直径（DBH）10 cm以上の生立木と立枯れ木について、その樹種、DBHおよび樹洞の有無、樹洞の地上からの高さを記録した。樹洞は入口幅の最も狭い部分が2.5 cm以上ある穴と定義した。この調査では、樹洞内部の観察は行わなかったが、キツツキの採餌痕のように明らかに奥行きがなく身を隠すスペースのない穴や枯れ枝が落ちた跡の浅い窪みは除外した。樹洞の探索は、落葉期間に地上から双眼鏡で行った。調査期間は積雪によって樹幹下部を観察できなかったため、地上から2 m以上にある樹洞のみを記録した。樹洞は入口幅が5 cmに満たない場合 small、5 cm以上の場合 large に分類した。

2-2-3 内部サイズによる分類

2009年、歌才および添別（Table 2）において、樹洞の入口が地上より7 m以下にある樹洞木269本

を任意に選定し、各樹洞木の DBH、樹洞の入口の最も狭い部分の幅、樹洞入口の高さを計測した。さらに、樹洞観察カメラ (松岡 2002 ; 松岡 2010) に計測器具を追加した樹洞内部計測システム (Photo 1) を用いて樹洞内部を観察し内部サイズを測定した。樹洞観察カメラはワイヤレスの CCD カメラを 6 つの発光ダイオード (LED) とともに直径 2.2 cm のアルミチューブに納めたもので、5 m まで延長できるポールに取り付けて使用した。CCD カメラで捉えられた映像は無線でディスプレイに転送される。樹洞内部の側方の深さ (Fig. 2b) は、CCD カメラを収納したアルミチューブに付けた目盛で計測した (Photo 1a)。樹洞内部の下方の深さ (Fig. 2c) を計測するために取り付けた計測器は、アルミチューブの先端に付けた釣り糸と重り、ポールに取り付けたリールである (Photo 1)。アルミチューブ先端と釣り糸ガイドを経由して重りをつなげた釣り糸を手元のリールで操作し、重りが樹洞底面につくまで送り出した釣り糸の長さを計測した。樹洞の上方の深さ (Fig. 2d) については、5 cm より近距離にある対象物に焦点が合わないよう CCD カメラを設定し、樹洞の天井部までの距離が 5 cm 以上あるかどうか画像から判断した。また、樹洞の天井部が LED とカメラの有効範囲外 (約 3 m 以上) にあって画像から確認不能であるか記録した。

樹洞内部の計測値に基づいて、樹洞を 3 つのカテゴリー (shallow : 側方の深さが 10 cm 以下もしくは上方と下方の深さが 5 cm 以下 ; moderate : 側方の深さが 10 cm 以上かつ下方の深さが 5~70 cm もしくは上方の深さが 5 cm 以上 ; deep : 側方の深さが 10 cm 以上かつ下方の深さが 70 cm 以上もしくは上方の深さが確認不能) に分類した。この分類は、樹洞営巣性鳥類が使用した樹洞の多くで下方の深さが 5~70 cm であったことに基づいた (Johnsson *et al.* 1993 ; Remm *et al.* 2006)。側方の深さの基準 (10 cm) については、ヒガラ (*Periparus ater*) とシジュウカラが使用した巣箱の深さの記録 (12 cm ; 小池・樋口 (1989) に記載された巣箱の板の厚さを 1.5 cm として計算) よりやや浅く設定した。

2-2-4 データ分析

入口幅で分類した樹洞の発生確率について比例オッズモデルの順序ロジスティック回帰 (Hosmer & Lemeshow 2000) を用いて分析した。一本の樹木に複数の樹洞が確認された場合は、最も大きな樹洞

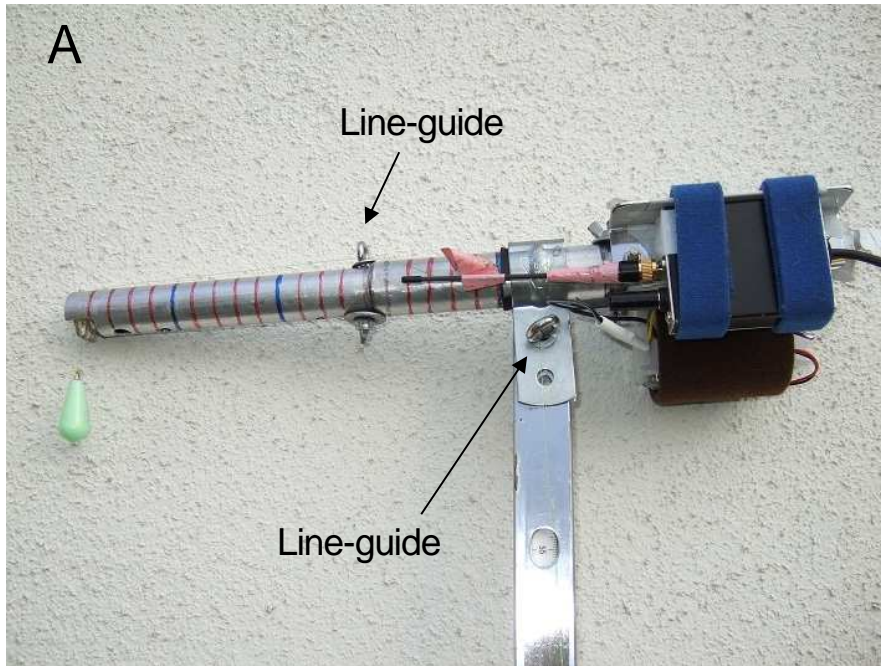


Photo 1 A cavity measurement system. A cavity viewer using a wireless CCD camera was originally developed by Matsuoka (2002; 2010).

A: the aluminum tube in which a CCD camera was installed and a fishing sinker tied to a fishing line (a fishing line runs through line-guides attached to the pole and tube), B: CCD camera and LEDs on the tip of the tube, C: The 5-m pole and a fishing reel.

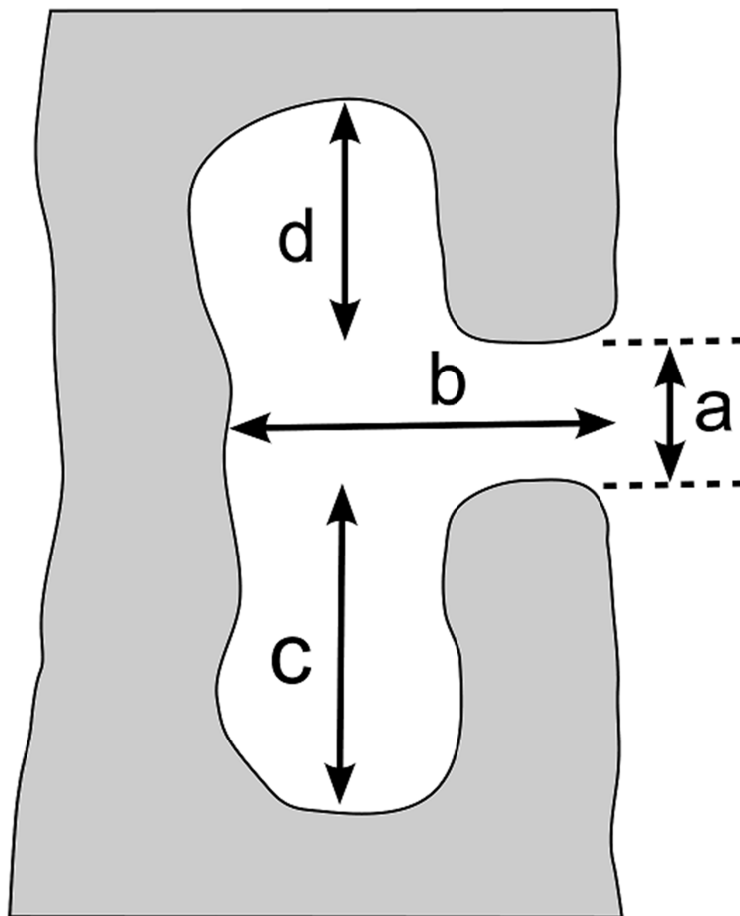


Fig.2 Illustration of the cavity measurements. a: entrance width (at the narrowest point), b: lateral dimension, c: downward depth, d: upward dimension

のサイズ分類を変数に用いた。順序のある応答変数を扱うことの出来る比例オッズモデルは、あるカテゴリー以下のカテゴリーに属する確率を推測する。K 個のカテゴリーがあった場合は K-1 個の推測が行われ、それぞれの推測は、下位のカテゴリーとの累積確率になる。i 番目のカテゴリー (i=1,2,...,K-1) 以下に属する確率を $P(Y \leq i | x_1, x_2, \dots, x_j) = P_i(x)$ とすると、それぞれの i についての累積確率が得られる。最後のカテゴリーの累積確率は常に 1.0 になる。比例オッズモデルは、説明変数がすべてのカテゴリーに同じ効果を持つことを仮定している。つまり、モデルの係数はすべてのカテゴリーで同じになる。この仮定はスコアテストで検証される。推定は、累積確率のロジットで、以下のように表される。

$$\ln\left(\frac{P_i(x)}{1-P_i(x)}\right) = \alpha_i + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_j X_j$$

比例オッズの仮定が満たされていなかった場合には、多項ロジスティック回帰モデルを用いた。多項ロジスティック回帰モデルは順序のない 3 つ以上の変数を扱う場合に用いられる。K 個の変数に対して、i 番目のカテゴリー (i=1,2,...,K-1) に属する確率を $P(Y = i | x_1, x_2, \dots, x_j) = P_i(x)$ とした場合、モデルは以下のようなになる。

$$(x' \beta_i) = \ln\left(\frac{P_i(x)}{P_K(x)}\right) = \beta_{0i} + \beta_{1i} X_1 + \beta_{2i} X_2 + \dots + \beta_{ji} X_j$$

K 番目のカテゴリーはベースラインのカテゴリーとして扱われ、K-1 個の推定が行われる。ベースラインのカテゴリーの係数は 0 と仮定される。推定される確率は以下のようなになる。

$$P_i(x) = \frac{\exp(x' \beta_i)}{\sum_{i=1 \sim k} \exp(x' \beta_i)}$$

Small および large の樹洞の発生確率の推定において (この場合、サイズのカテゴリー数 2 に“樹洞無し”のカテゴリーを足して K=3)、説明変数として DBH のみを用いた。4 つの樹種グループ (ブナ、ミズナラ、エゾイタヤ、その他) と立枯れ木については、別個にモデルを適用し分析を行った。低木の樹種も樹洞形成に関して異なる特性を持っていると考えられたが、サンプル数が少なかったため分

析から除外した。モデルの適合度は separate binary regression approach (Hosmer & Lemeshow 2000) によって評価した。このアプローチは、二項分布のロジスティックモデルの適合度を判定する Hosmer-Lemeshow 検定を (K-1) 回実施して、最終的にすべての評価から統合的に判断する方法である。本研究では、2 回分のテスト (樹洞なし vs. small の樹洞あり, 樹洞なし vs. large の樹洞あり) で評価した。

樹洞の内部サイズに関する分析においても、3 つに分類された樹洞 (K=3; shallow, moderate, deep) の発生確率を推定するために、比例オッズモデルの順序ロジスティック回帰を行った。説明変数として DBH, 入口幅, 入口の地上からの高さ, 樹種 (ブナ, エゾイタヤ, その他樹種についてダミー変数を指定) を用いた。モデル構築には各変数の主効果に加えて樹種と他の変数の交互作用を用い、AIC が最小のモデルを最適モデルとした。また、モデルの適合度は separate binary regressions approach で判定した。統計解析は R version 3.3.2 (R Core Team 2016) およびパッケージ 'MASS' (Venables & Ripley 2002) を用いて行った。

2-3 結果

2-3-1 分布特性

8 カ所の調査地で合計 766 個の樹洞を発見した。大部分の樹洞は入口幅が 5 cm 未満の small の樹洞であり、特に二次林の厚沢部, 上磯, 添別, 八雲の 4 調査地では 7.5cm 以上の樹洞を確認できなかった (Fig. 3a)。一方、林分内の立木の平均直径が 30 cm 以上だった恵山, 大沼, 遊楽部の 3 調査地における入口幅 5cm 以上の large の樹洞の平均密度は 29.3 個/ha, 歌才における large の樹洞の平均密度は 39.3 個/ha であった (Fig. 3b,c)。

地上からの高さ別の樹洞の分布は、林分によって異なり、二次林である厚沢部, 上磯, 添別, 八雲では、ほとんどの樹洞は低い場所に分布し、高さ 8 m 以上に分布している樹洞の数は急激に低下した (Fig. 4a)。恵山, 大沼, 遊楽部では、36 %が 8 m 以上の高さに分布していたが、16 m 以上には分布を確認できなかった。一方、歌才では、8 m 以上の高さに分布していた樹洞は 53 %に達し、16 m 以上

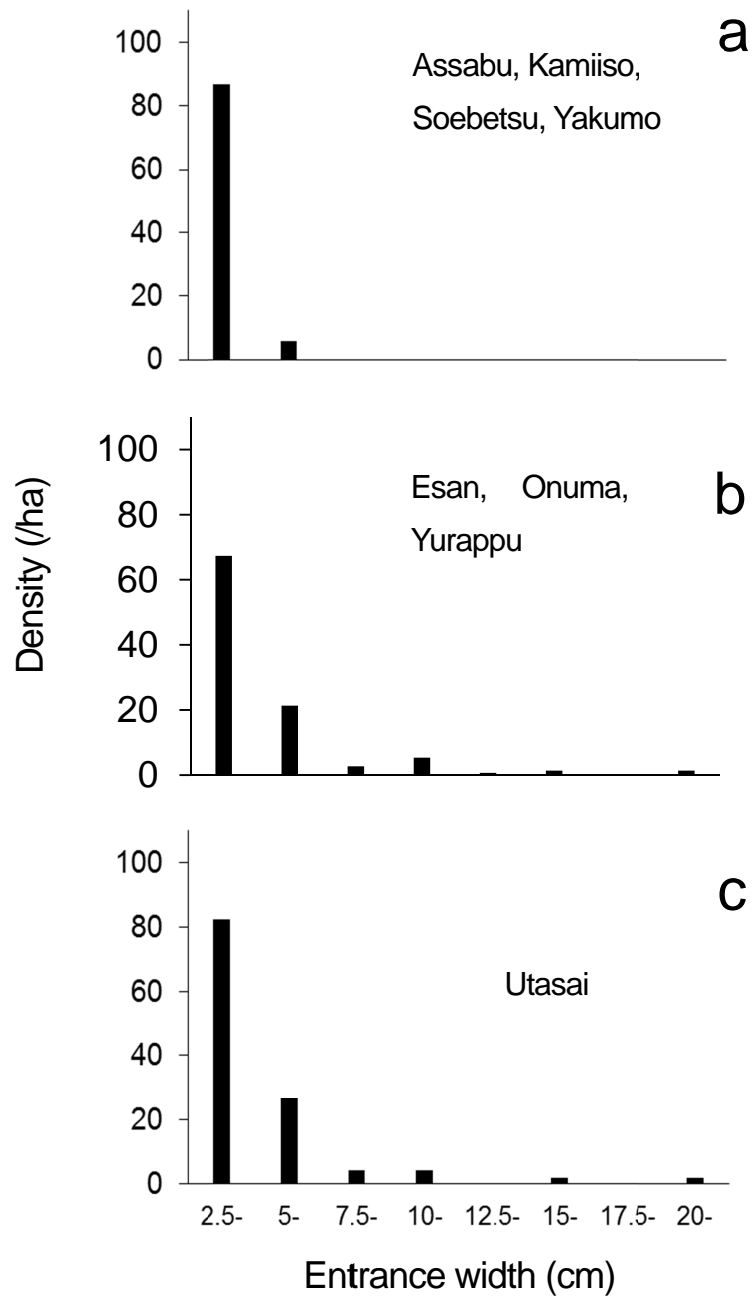


Fig.3 Density of cavities with different entrance width.

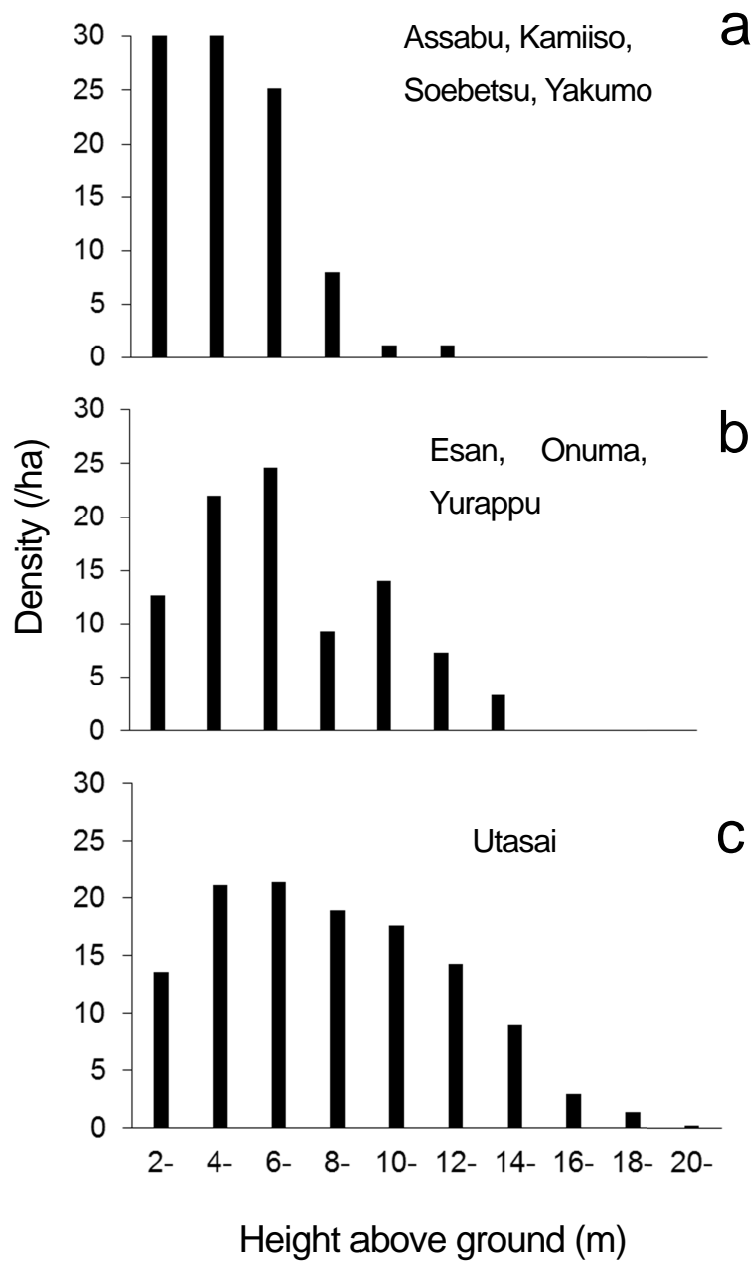


Fig. 4 Density of cavities at different heights above ground.

の高さにも分布していた (Fig. 4c)。

2-3-2 入口幅で分類した樹洞の発生確率

合計 2,581 本の生立木および立枯れ木について、樹洞の有無を記録した (そのうち 80 本の低木は分析から除外した) (Table 3)。順序ロジスティック回帰分析における比例オッズの仮定はブナ、ミズナラ、エゾイタヤ、立枯れ木では有効で (Score test の p 値は、それぞれ 0.088, 0.126, 0.493, 0.078)、その他の樹種では仮定は有効でなかった (Score test の p 値 0.006)。すべての樹種グループについて、Hosmer-Lemeshow 検定によるモデルの大きな不適合は見いだされなかったが、Nagelkerke R^2 の値は 0.39 以下だった (Table 4)。立枯れ木は、small の樹洞のモデルの適合度が Hosmer-Lemeshow 検定でも Nagelkerke R^2 でも最も低かった。

樹洞の発生確率は DBH の増加と共に上昇した (Fig. 5a-e)。また、樹種によって確率は異なった。Small と large の樹洞の累積発生確率が 0.5 に達した DBH は、エゾイタヤで 40 cm、ブナで 60 cm、ミズナラで 82 cm、その他の樹種で 70 cm だった。Large の樹洞の発生確率は低く、例えば DBH40 cm の生立木では、エゾイタヤを除いたすべての樹種で 0.08 未満だった (Fig. 5a-d)。立枯れ木の樹洞発生確率は、DBH が低くても樹洞発生確率が高い傾向にあり、DBH48 cm で small と large の樹洞の累積発生確率が 0.5 に達した (Fig. 5e)。

2-3-3 内部サイズで分類した樹洞の発生確率

樹洞観察カメラにより 218 個の shallow, 35 個の moderate, 16 個の deep の樹洞を記録した。説明変数間に多重共線性は確認されなかった (variance inflation factor は 5.77 以下)。4 つの説明変数 (DBH, 入口幅, 樹洞入口の高さ, エゾイタヤのダミー変数) が含まれるモデルが最適モデルに選択された (Table 5)。比例オッズの仮定は最適モデルで有効だった (Score test, $p=0.243$)。最適モデルの Hosmer-Lemeshow 検定は moderate と deep の樹洞それぞれで 0.4 と 0.92 で、Nagelkerke R^2 は 0.328 だった。樹洞木の DBH が小さく、樹洞の入口幅が小さい場合、moderate あるいは deep の樹洞である累積確率

Table 3 Species groups and their status used for estimating the occurrence probabilities of small and large cavities (entrance width category)

Species group	No. of trees sampled	DBH (cm)			No. of trees with small or large cavities	
		Mean (SE)	Median	Max.	Small ^a	Large ^b
<i>Fagus crenata</i>	583	36 (0.8)	31	125	92	46
<i>Quercus crispula</i>	210	41 (1.6)	35	130	17	15
<i>Acer pictum</i>	361	21 (0.6)	17	79	32	25
Other species	1,170	27 (0.5)	22	115	148	66
Snags	177	21 (1.0)	16	108	26	22

DBH: diameter at breast height

^a Trees with cavities with an entrance width of 2.5–5 cm

^b Trees with cavities with an entrance width ≥ 5 cm

Table 4 Estimated coefficients from the proportional odds model or multinomial logistic regression model describing the occurrence probabilities of small and large cavities (entrance width category)

Parameter	Coeff. (SE)	Wald	p value	Hosmer–Lemeshow goodness-of-fit test ^a
<i>Fagus crenata</i> (Nagelkerke R ² =0.258)				
Intercept				
Large	-5.131 (0.335)	233.960	< 0.001	0.58
Small	-3.556 (0.275)	167.577	< 0.001	0.26
DBH	0.060 (0.006)	107.542	< 0.001	
<i>Quercus crispula</i> (Nagelkerke R ² =0.273)				
Intercept				
Large	-5.341 (0.622)	73.725	< 0.001	0.56
Small	-4.264 (0.543)	61.684	< 0.001	0.60
DBH	0.052 (0.009)	34.895	< 0.001	
<i>Acer pictum</i> (Nagelkerke R ² =0.390)				
Intercept				
Large	-6.011 (0.511)	138.379	< 0.001	0.83
Small	-4.619 (0.412)	125.777	< 0.001	0.18
DBH	0.116 (0.013)	77.165	< 0.001	
Other species (Nagelkerke R ² =0.110)				
Intercept				
Large	-4.550 (0.289)	247.476	< 0.001	0.33
Small	-2.619 (0.179)	213.676	< 0.001	0.51
DBH				
Large	0.056 (0.006)	79.640	< 0.001	
Small	0.027 (0.005)	27.449	< 0.001	
Snags (Nagelkerke R ² =0.078)				
Intercept				
Large	-2.876 (0.375)	58.700	< 0.001	0.52
Small	-1.853 (0.320)	33.486	< 0.001	0.12
DBH	0.040 (0.012)	11.714	0.001	

^a The Hosmer–lemeshow goodness-of-fit test was used in the separate binary regressions approach

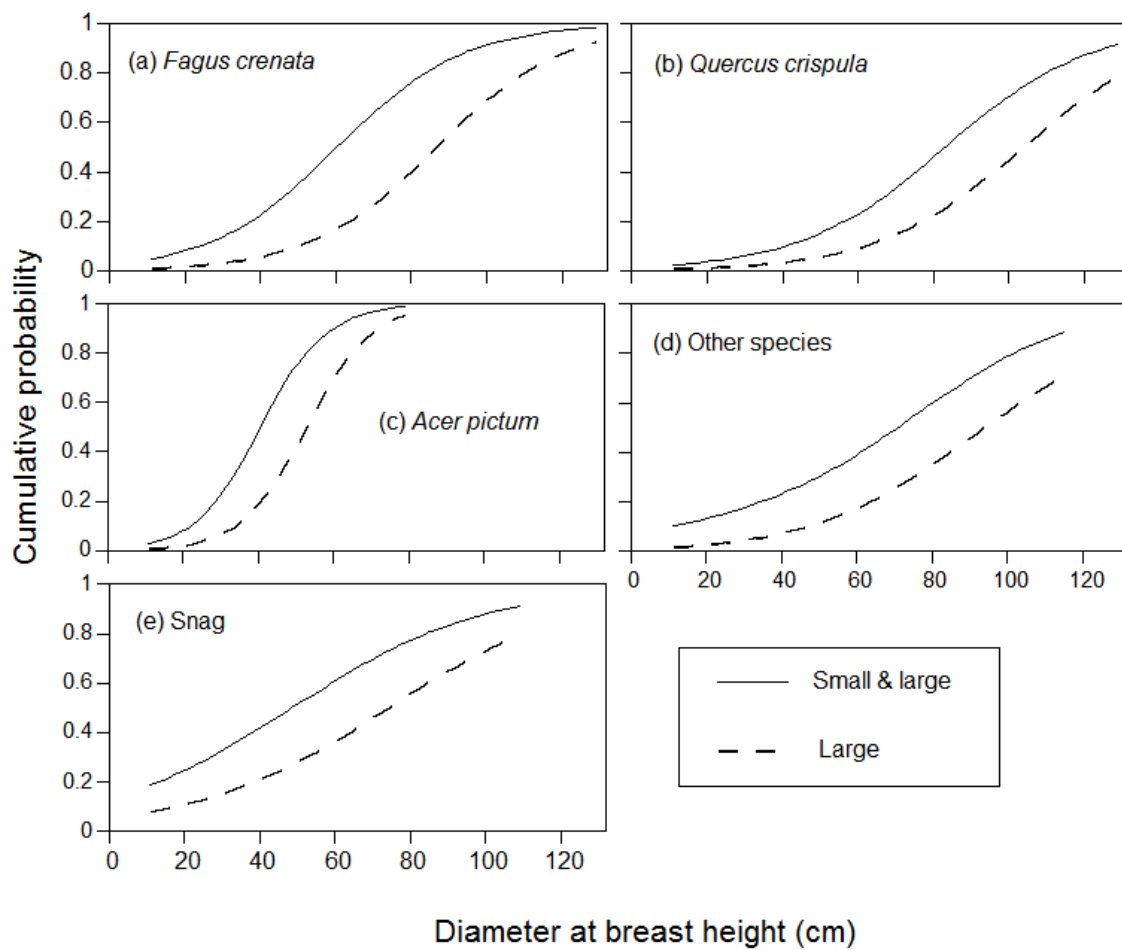


Fig. 5 Cumulative occurrence probabilities of small and large cavities by diameter at breast height, based on the proportional odds model or the multinomial logistic regression model. Estimated coefficients are given in Table 3

Table 5 AIC and delta AIC values of the candidate models in ordinal logistic regression analysis for internal dimensions of tree cavities in forests in Hokkaido, Japan

Model	AIC	Δ AIC
DBH + W + H + Ap	266.44	
DBH + W + H	267.41	0.97
DBH + W + Ap + Fc	268.40	1.96
DBH + W	274.51	8.07
DBH + H	297.27	30.83
DBH	299.00	32.56

DBH: diameter at breast height, W: entrance width, H: height of cavity entrance above ground, Ap: dummy variable for *Acer pictum*, Fc: dummy variable for *Fagus crenata*

は低く、累積確率はDBHと入口幅が増加するにつれて高くなった (Table 6, Fig. 6)。一方で、樹洞入口の高さが低い方が累積確率は高かった。樹種については、エゾイタヤにある樹洞が moderate あるいは deep である確率が高く、DBH 36 cm, 入口幅 5 cm, 入口高さ 3.8 m の場合、エゾイタヤで 0.25, 他の樹種で 0.13 だった。

2-4 考察

本研究では、入口幅と内部サイズの分類の組み合わせで small-shallow から large-deep までの 6 つに樹洞を分類した。それぞれのサイズのカテゴリーの樹洞は、様々な樹洞利用種に重要な生息場を提供する一方で、一部の種には使用できない樹洞ともなる。例えば、small-shallow と large-shallow の樹洞は、材の割れ目のような狭い隙間をねぐらとして利用するヒメミミナガコウモリ (*Nyctophilus geoffroyi*) (Lumsden *et al.* 2002) などの小型のコウモリ類が利用できる可能性があるが、利用可能な種は少ないだろう。Small-moderate の樹洞はカラ類などの鳥類 (Johnsson *et al.* 1993 ; Remm *et al.* 2006) やエゾモモンガなどの哺乳類に利用される (Nakama & Yanagawa 2009)。Large-moderate の樹洞はコノハズク (*Otus sunia*) などのフクロウ類やオシドリなどに利用される (小池・樋口 1989 ; 小林・深町 2005)。Small-deep や large-deep の樹洞は多くの鳥類の繁殖場としては不適だが、哺乳類の避難場所、ハリオアマツバメ (*Hirundapus caudacutus*) の繁殖場、キツツキなどの一部の鳥類のねぐらとなる (DeGraaf & Shigo 1985 ; 米川・川辺 1994)。

Small と large の樹洞の累積発生確率は、ミズナラを除けば DBH 20 cm で 8~25 % であった。また DBH 40 cm では、すべての樹種で 10~51 % だった (Fig. 5)。この結果のみに基づけば、DBH 40 cm の樹木個体が 100 本あれば、small の樹洞がある樹木は 10~51 本あると推定される。実際に今回の調査地における入口幅 2.5~5 cm の small の樹洞密度は、樹木の密度が 226 本/ha の歌才で 82 個/ha であった (Fig. 3)。Wesolowski (2007) も樹木の平均直径が大きい森林においては、入口幅 1.8 cm 以上の樹洞は、樹洞を利用する鳥類の密度に対して非常に多いと報告している。また、今回の結果は樹木の平均直径が 20 cm 程度の森林でも小さい樹洞は提供可能であることを示している。本調査地の二次林に

Table 6 Estimated coefficients of the best model in the ordinal logistic regression describing the probabilities that cavities were classified as moderate or deep (internal dimension categories) in Utsai and Soebetsu forests

Variable	Coeff. (SE)	Wald	p value
Intercept			
Deep	-4.287 (0.641)	44.688	< 0.001
Moderate	-2.479 (0.549)	20.397	< 0.001
DBH	0.035 (0.008)	17.884	< 0.001
Entrance width	0.251 (0.051)	24.017	< 0.001
Height of cavity entrance above ground	-0.500 (0.158)	10.047	0.002
<i>Acer pictum</i>	0.783 (0.453)	2.986	0.084

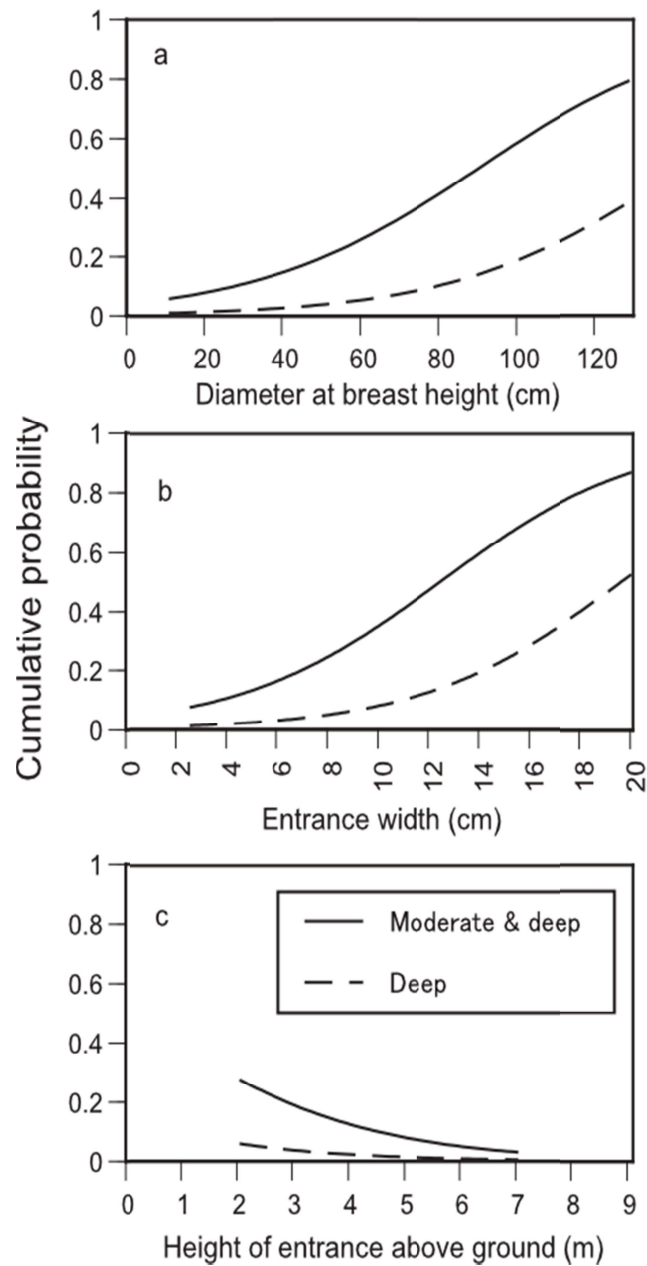


Fig. 6 Cumulative probabilities that cavities were classified as moderate or deep by diameter at breast height, entrance width, and height of entrance above ground, based on the proportional odds model. Estimated coefficients are given in Table 5. Two (of three) continuous variables other than that used for the x-axis of each graph were held at their mean values and the dummy variable for *Acer pictum* was held at zero. Mean of DBH, entrance width, and height of entrance above ground was 36 cm, 5 cm, and 3.8 m, respectively.

における small の樹洞密度は 89 個/ ha で歌才の密度と同等であった (Fig. 3)。樹木 100 本当たりの樹洞木数で比較すると歌才では 5.3 本であったが二次林では 1.4 本であったことから、二次林の樹木の本数が非常に多いために (Table 2)、樹洞木と判断された本数が歌才と同等になったと考えられる。ただし、この結果の解釈には注意が必要である。二次林の樹木の平均直径は歌才より小さいので、樹洞と判断された穴の内部が shallow である確率は二次林の方が高い。外見上樹洞のように見えるが実際は内部が狭い窪みも多く含まれている可能性がある。

Large の樹洞の発生確率は、立枯れ木を除くと DBH 20 cm では 2~3% しかなく、DBH 40cm でも 4~20% であった (Fig. 5)。このことは、大型の樹洞利用種に関する先行研究の結果と一致しており、北米でアメリカオシドリが利用できる樹洞は二次林ではヘクタールあたり 0.65 個しかなく、保護林でも 100 本の樹木の中に樹洞は 3.4~4.7 個しかなかった (Soulliere 1988 ; Nielsen *et al.* 2007)。本研究でも、オシドリが利用した記録のある入口幅 10 cm 以上の樹洞は二次林には一つもなかった。また、歌才でも樹木 100 本当たりの樹洞数は、入口幅 10 cm 以上の樹洞で 1.9 個、7.5 cm 以上で 3.9 個しかなかった (Fig. 3)。Small と large の樹洞の発生率の違いは、生息地管理においてサイズで樹洞を区別して管理することの重要性を示している。

先行研究で報告されてきた樹洞利用可能量の過大評価率 (観察された樹洞のうち機能的ではなかった樹洞の割合) は 45~82 % と様々であった (Gysel 1961 ; Weier 1966 ; Jensen *et al.* 2002)。この変動は、対象とする樹洞利用種の違いや調査した森林における DBH や樹種の違いによって生じていると思われる。それぞれの調査地における過大評価率をそのまま他の地域に当てはめることは当然困難である。フクロウ類のような large-moderate の樹洞を利用する種をターゲットにした場合、small, large-shallow, large-deep の樹洞が機能の無い樹洞に位置づけられる。DBH の小さい樹木にある樹洞の入口は小さい傾向にあり (Fig. 5)、入口の小さい樹洞は内部が浅い可能性が高いので (Fig. 6b)、平均 DBH が小さい若齢の林分ほど樹洞利用可能量が過大評価される傾向にあるだろう。また、樹洞の機能性は入口の高さとも関係がある。入口が低い位置にある樹洞の利用者は、ヘビなどによる捕食を受けやすいと考えられる。二次林は樹洞の位置が低い傾向にあるので (Fig. 4)、樹洞利用種の保護を中心に考えた場

合、機能の高い樹洞は少ない可能性が考えられる。

生立木の中では樹洞の発生確率が最も高かったのはエゾイタヤ、次いでブナで、ミズナラが最も低かった (Fig. 5)。また、内部の大きさが moderate あるいは deep である確率は、エゾイタヤで最も高かった。北海道の広葉樹二次林において萌芽再生した樹木の心材腐朽の発生確率は、一林分の報告ではあるが、ミズナラ<シラカンバ<エゾイタヤの順に高くなった (浅井ら 1996)。樹洞が心材腐朽の進行によって形成されるという前提に従えば、心材腐朽の発生率と樹洞の発生率に関してミズナラとエゾイタヤの順位に食い違いはない。心材腐朽は広葉樹材生産を目的とした天然林施業において収穫量を減少させる大きな問題である。エゾイタヤは楽器材などに使用される有用な樹木で、多面的機能が低い樹種である。エゾイタヤの心材腐朽への感受性について、データの収集を進めるべきであろう。

風雪害への抵抗性も樹洞の発生確率に影響があるだろう。腐朽菌は、風雪害による枝折れなどの傷害部から侵入する。風雪害への抵抗性の樹種による違い (Nykänen *et al.* 1997 ; 鳥田 2006) も樹洞の発生確率が樹種で異なる要因の一つだろう。風雪の影響は、各地域の気象や地形条件とも関わるので、林分や景観レベルでの樹洞の分布にも影響するだろう。本研究における低い Nagelkerke R^2 は、個体レベル以外の要因が樹洞発生に様々に影響していることを示唆している。

各樹種の成長率の違いも重要な要因と考えられる。同齢の樹木でも樹種によって DBH は異なる。橋本ら (2006) はクスノキの DBH に対する樹洞発生率の低さは、腐朽への耐性よりも成長率の高さが原因として大きいと推測した。北海道では成長率はエゾイタヤよりミズナラの方が高い (Umeki 2001)。DBH に対する樹洞発生率が他の樹種よりエゾイタヤで高いことは、エゾイタヤの成長率の低さが影響しているかもしれない。樹木の成長モデルと樹洞発生モデルを結合し樹齢と樹洞発生の関係を明確にすることで、樹洞発生のプロセスへの理解がより深まるだろう (橋本ら 2006)。

立枯れ木の small の樹洞の発生率のモデルの適合度は生立木のモデルと比較して低かった (Table 4)。この結果の一つの原因としてキツツキ類の活動が考えられる。本研究の調査地では、樹洞を自ら掘るコゲラ (*Dendrocopos kizuki*) とアカゲラ (*D. major*) がよく観察され、オオアカゲラ (*D. leucotos*)、ヤマゲラ (*Picus canus*)、クマゲラ (*Dryocopus martius*)、コガラ (*Poecile montanus*) の出現数が少ないこ

とが過去のセンサデータで明らかになっている（福井ら 2005）。アカゲラとコゲラは営巣のために樹洞を掘る時、生立木より腐朽した立枯れ木を好む傾向にある（石田・多賀 1988；山内ら 1997；Unno 2004）。アカゲラは DBH 21 cm 以下の樹木にも樹洞を掘る（山内ら 1997）ので、直径の小さい立枯れ木にもキツツキ類が樹洞を形成する。その影響によって樹洞発生に対する DBH の影響が小さくなり、モデルの適合度も低下したと考えられる。

樹洞の内部サイズを予測する最適モデルの変数として DBH と入口の地上からの高さが選択された（Table 6）。DBH と内部サイズの正の関係性は樹洞形成に必要な時間経過を示していると思われる。Saunders（1979）は、樹洞の底部が毎年平均 3.2~4.3 cm ずつ深くなったことを報告した。樹洞入口の高さと内部の大きさの負の関係性は、樹幹下部の方が古い材の部位が多いことと心材部の割合が多いことが関係しているだろう。心材腐朽が広い範囲で進行していないと deep の樹洞は形成されないので、樹幹の下部ほど大きな樹洞が形成される確率が高くなると考えられる。しかし、本研究における樹洞内部の調査では、樹洞内部の観察手法の限界から地上から 2~7 m の間の樹洞しか観察できていない。樹幹や枝の位置によって樹洞の形成過程は少し異なる可能性がある。例えば樹幹下部は、近隣の樹木の倒伏や大枝の落下によって傷害を受けるが、樹幹の高い位置では、自らの折損などによって傷害部位が発生する。樹幹の高い位置では、樹洞内部のサイズと地上からの高さの間には異なる関係性があるかもしれない。

2-5 森林管理への適用

樹洞利用種の群集全体を管理するためには、それぞれの種の樹洞利用可能量を適切に推定し過大評価を避けることが重要である。DBH 60 cm のブナに large の樹洞がある確率は 18 % である（Fig. 5）。その large の樹洞の内部が moderate である確率は 21 %、deep である確率は 6 % しかない（Fig. 6、樹洞入口の幅を 5cm、高さを 3.8 m とした場合）。内部に十分な広さがあっても開口部が上を向いていて雨水が流入する条件の悪い樹洞もあると思われる。入口が低い位置にあつて捕食などのリスクの高い樹洞もあると考えられる。大きな樹洞を確実に供給するためには相応の本数の巨木を保残しなければな

らない。北海道の狩場山における DBH 60 cm のブナの樹齢は推定 230 年であった (Kitamura *et al.* 2007)。伐採などによって樹洞木が無くなれば、樹洞利用種の生息地を回復させるのに 100 年単位の計画が必要である。

樹洞木の保残が困難な場合は、立枯れ木を積極的に保残することが有効であろう。Large-moderate あるいは large-deep の樹洞が発生する確率は、DBH 25 cm、樹洞入口の幅を 5 cm、高さを 3.8 m とした場合、ブナやミズナラでは 0.2% しかないが、立枯れ木では 1.2% である。エゾイタヤでも確率は 0.7% であるが、エゾイタヤはミズナラなどに比べて成長が遅い (Umeki 2001)。キツツキ類は DBH の小さい立枯れ木にも樹洞を掘るので、林齢が若い林分でも樹洞の形成を期待できる (山内ら 1997)。キツツキ類が掘った樹洞は様々な樹洞利用種に生息場を提供する (Kohata & Matsuoka 2002 ; Martin *et al.* 2004 ; Aitken & Martin 2007)。樹洞内部の空間が形成されるのに必要な時間は、心材が自然に崩壊するよりも、キツツキ類の営巣活動の方が短期間であろう。

第3章 立枯れ木の倒伏確率の推定 —大きな立枯れ木ほど寿命は長いのか—

3-1 はじめに

立枯れ木は、多くの生物に繁殖場や餌場といった重要な生息場を提供している (Davis *et al.* 1983)。枯死材を利用する生物の中で、倒木よりも立枯れ木を好んで利用する種は少なくない (Jonsell & Weslien 2003)。キツキ類などの立枯れ木を採餌場や繁殖場として利用する種は、多くの立枯れ木がなければ個体群を維持できない (Bütler *et al.* 2004)。立枯れ木の動態を把握して数量を管理することは生物多様性保全のために重要である。

炭素固定や森林生態系の栄養循環においても立枯れ木は重要な役割を担っている (Bradford *et al.* 2009 ; Holub *et al.* 2001)。立枯れ木が分解する速度は、倒木より通常遅いので炭素貯蔵期間が長い (酒井ら 2008)。また、立枯れ木が徐々に分解することで、窒素などの基礎的な栄養物質はゆっくり放出される (Lambert *et al.* 1980 ; Yatskov *et al.* 2003)。立枯れ木は最終的には倒伏して林床に大きな枯死材のデブリを供給する。大きな枯死材のデブリは種子の定着床となるほか (Takahashi *et al.* 2000)、土壌の有機物量 (Graham *et al.* 1994)、山火事による攪乱体制 (Metz *et al.* 2011) に影響を与える。

立枯れ木の発生から倒伏までの期間である立枯れ木の寿命は、立枯れ木の動態と現存量を規定するのみならず、立枯れ木が造り出す生息地の質にも大きく関わっている。立枯れ木を利用する生物群の種組成は、立枯れ木の樹種、直径、日射量、山火事による燃焼、材の腐朽度といった立枯れ木の状態に影響を受ける (Jonsell *et al.* 1998 ; Gibb *et al.* 2006 ; Saint-Germain *et al.* 2007 ; Drapeau *et al.* 2009 ; Ulyshen & Hanula 2009)。そのうち腐朽度は時間と共に変化する形質で、立枯れ木の寿命が短いと腐朽が進行する前に立枯れ木が倒伏してしまう。立枯れ木の寿命は、生態系に現存する立枯れ木の腐朽度を規定する重要な要因で、枯死木を利用する生物の多様性に大きく影響している (Vanderwel *et al.* 2006a ; Vanderwel *et al.* 2006b)。

枯死材を利用する生物の種組成は、枯死材の腐朽の進行とともに遷移する (Vanderwel *et al.* 2006b)。腐朽進行の過程は通常 5 つかそれ以上の段階に区分される。第 1 段階は、樹木の枯死直後である。第

2段階から第4段階まで、樹皮は徐々に剥離、離脱し、材の分解が心材まで広がっていく。最終的に第5段階では、材は激しく分解され、バラバラに崩れていく。報告事例は少ないが、針葉樹の立枯れ木では枯死材を利用する甲虫の種数は第1段階と第2段階で最も多かった (Ulyshen & Hanula 2010)。広葉樹の立枯れ木では異なっていて、枯死材を利用する甲虫の種数は中間の腐朽段階で最も多かった (Hammond *et al.* 2004 ; Saint-Germain *et al.* 2007)。枯死材を利用する生物の多様性を保全するためには様々な腐朽段階の立枯れ木を供給することが重要である。

立枯れ木の寿命に関する研究事例は、特に北米やスカンジナビアの針葉樹林で多かった (例えば Keen 1929 ; Storaunet & Rolstad 2004)。一方、広葉樹の立枯れ木の研究は比較的少なく、立枯れ木の寿命に関わる要因についての検討も十分なされていない (Lee 1998 ; Vanderwel *et al.* 2006a ; Russell & Weiskittel 2012)。例えば、多くの針葉樹林で立枯れ木の胸高直径が大きいほど倒伏率が低いことが示されているが (Keen 1929 ; Dahms 1949 ; Lyon 1977 ; Garber *et al.* 2005 ; Parish *et al.* 2010)、広葉樹林では DBH の効果は樹種によって異なる可能性がある。カナダ、アルバータ州のアメリカヤマナラシが優占した森林では DBH が大きいと寿命が長いという傾向は認められず、その理由として分析した立枯れ木の DBH が小さかったことが考えられていた (Lee 1998)。しかし、カナダのオンタリオ州の広葉樹林では、DBH の寿命への効果は、DBH の小さい立枯れ木では確認されたが、DBH の大きい立枯れ木では確認されなかった (Vanderwel *et al.* 2006a)。また、Russell & Weiskittel (2012) が6樹種について立枯れ木の寿命モデルを別々に構築したところ、DBH の効果はバルサムモミ (*Abies balsamea*)、アメリカハナノキ (*Acer rubrum*)、ルーベンストウヒ (*Picea rubens*) では認められたが、アメリカシラカンバ (*Betula papyrifera*)、ニオイヒバ (*Thuja occidentalis*)、カナダツガ (*Tsuga Canadensis*) では認められなかった。しかし、モデルの構築において樹種を変数に用いておらず、DBH の効果が樹種によって異なるのかは明確ではなかった。

立枯れ木の大きさは、保残する立枯れ木を選定する際の明確で実用的な基準となる。DBH の大きい針葉樹の立枯れ木は、長期間生息地を提供できるうえ、大きな枯死材デブリを供給できることから、優先的に保残することが北米の北方林で推奨されている (Watt & Caceres 1999)。同様の選定基準を冷

温帯の混交林における広葉樹の立枯れ木にも適用できるのかを検証することは重要である。一般的に、木材腐朽への抵抗性は、針葉樹より広葉樹の種間で違いが大きい (Harmon 1982)。抵抗性の違いは、枯死材の細胞に含まれるリグニンやフェノール成分の違いが影響していると考えられている (Scheffer & Cowling 1966 ; Witzell & Martín 2008)。腐朽への抵抗性は立枯れ木の寿命の樹種間の違いに影響し、また、DBH の効果の違いとの関わりも考えられる。そこで本章では、DBH の効果は樹種間で異なるという仮説を検証するとともに、立枯れ木の寿命を予測するモデルを構築することを目的とした。

3-2 方法

3-2-1 調査地

北海道の針広混交林に設定された 37 個の長期プロットで調査を実施した。各プロットに最も近い気象観測所 (18 地点) における 1971~2000 年の平均年間降水量は 1,205~2,221 mm, 平均年間気温は 3.3~7.2°C である (気象庁 2002)。プロットは標高 100~670 m に設定されており、例年 12 月から 5 月は積雪が見られる。森林の上木の優占種はトドマツ (*Abies sachalinensis*), エゾマツ (*Picea jezoensis*), アカエゾマツ (*P. glehnii*), エゾイタヤ (*Acer pictum*), ミズナラ (*Quercus crispula*, シノニム: *Q. Mongolica* var. *grosseserrata*), シナノキ (*Tilia japonica*) などである。林床は広くササ類 (*Sasa* spp.) が優占している。その他の下層の植生などの特徴は Uemura (1994) が報告している。

3-2-2 長期プロットデータ

本研究で用いたプロットは、樹木の成長と死亡をモニタリングするために北海道庁によって設定された長期プロットの一部である。用いたプロットのほとんどは、面積 0.25 ha であるが、ひとつは 0.5 ha, 4 つは 1 ha である。北海道庁は、施業を停止している保護林に面積の大きいプロットを設定し、保護林以外に配置されたプロットの多くは小さい面積で設定している。プロット内では、DBH が 5 cm 以上の樹木にペンキでマーキングしたうえでビニル製あるいはアルミニウム製のタグでナンバーを付けている。ナンバーを付けた樹木については、樹種、生存あるいは死亡の状態に加えて DBH を 2 cm 括

約で記録している。北海道庁は、およそ5年(2~7年)の間隔で各プロットの調査を行っていたが、本研究を実施したプロットのうち3つのプロットでは、調査間隔が8~10年だったことが一度ずつあった。

ほとんどのプロットでは、プロット設定後に収穫は行われていないが、2つのプロットでは択伐が行われた。収穫作業に伴う伐倒や材の搬出によって立枯れ木の寿命が短くなると考えられている(Garber *et al.* 2005)ことから、本研究では択伐作業後に収集されたデータのみを分析した。また、過去の一部のデータは保存されていなかったため、1970~2011年の間に収集されたデータを分析対象とした。最終的には、本研究で分析に用いたデータの収集期間中において各プロットで実施された調査の回数は3~9回であった。

3-2-3 枯死木の現況調査

調査を行った37個のプロットではモニタリングによってDBH 12 cm以上の枯死木1,446本(針葉樹410本, 広葉樹1,036本)が記録されていた。2008~2011年の間に私は各プロットを訪れ記録された枯死木の状態(立枯れあるいは倒伏)を確認した。プロットではDBH 12 cm未満の枯死木が2,142本記録されていたが、これらの小さな個体をすべて確認する労力及びDBHの影響を検証するうえで効果を考慮して、DBH 12 cm未満の枯死木は分析から除外した。この現況調査では、直近のモニタリング調査以降に発生した枯死木(つまり記録されていない枯死木)のうち立枯れ木は記録したが倒伏した個体は記録しなかった。そのため、分析におけるバイアスを避けるためにモニタリング調査以降に発生した枯死木のデータは寿命推定の分析に用いなかった。各枯死木の枯死後の経過時間(time since death, 以下TSDと記す)は、樹木個体が枯死した年から本調査で現況を確認した年までの経過年数とした。各樹木個体が枯死した年は、最後に生存が確認された調査年と死亡が確認された調査年の中間の年とした。そのため、調査が2~7年間隔で実施されていた多くのプロットでは1~3.5年の誤差がある。また、枯死原因に関わって以下のような誤差要因もある。本調査では、樹木が根返りや根元の折れによって枯死したのか(つまり、枯死と倒伏が同時に発生したために、枯死後に立枯れ木

にならなかった),あるいは枯死して立枯れ木となったが次回の調査年が訪れる前に倒伏したのか区別できない。この誤差は、数年間隔で行うモニタリング調査に伴う避けられない制限要因であり、本調査による立枯れ木の寿命の推定への影響を認識しておく必要がある。北海道において樹木の倒伏などの攪乱をもたらす重要な要因は強風であることが確認されている (Altman *et al.* 2016)。強風などがきっかけとなって枯死と倒伏が同時に起きた枯死木は少なくないと考えられる (Yoshida *et al.* 2011)。これらの枯死木は、TSD の定義から 1~3.5 年は立枯れ木であったと仮定されてしまう。よって、この誤差要因の推定への影響は TSD が小さい範囲でより大きい、10 年以上に渡る長期データを用いた分析結果の考察は可能と考えた。

3-2-4 データ分析

第一段階として、枯死木のデータすべてを対象に一般化線形混合モデル (GLMM) を適用した (二項分布, リンク関数: ロジット) (Zuur *et al.* 2007)。立枯れ木の寿命は各プロットにおける観測していない様々な要因に影響を受けると考えられる。関連が予想される要因の中には各調査地での木材腐朽菌の組成など観測が困難な環境条件も多い。突風や動物による押し倒しなど予測が困難な要因で倒伏することもあるだろう。多くの要因を考慮しないままではデータのばらつきが大きく過分散となり、立枯れ木の倒伏に関わる重要な要因を検出するのは容易ではない。そこで、観測していない要因をランダム効果として扱える GLMM は、立枯れ木の倒伏という過分散が予測される事象を扱うのに適していると考えられる (久保・粕谷 2006)。モデルの構築における応答変数は、現在の枯死木の状態 (立枯れ, あるいは倒伏) とした。固定効果は、樹種 (SP), TSD, 生立木として計測された時の最期の DBH とした。このモデル構築では樹種は 7 つのグループに分けた (1: トドマツ, 2: エゾマツとアカエゾマツ, 3: ミズナラ, 4: キハダ, 5: エゾイタヤ, 6: シナノキ, 7: その他広葉樹)。エゾマツとアカエゾマツについては、木材腐朽の試験で同様の特性値を示していた (小田島 1964, 木材部・木材利用部 1982) ことから、分析に十分なデータ数を用いるために一つのグループにまとめた。また、樹種によって要因の影響が変化するのか確認するために、モデル構築において樹種とその他の要因の交

相互作用 (TSD と SP, DBH と SP, 以下それぞれ TSD×SP, DBH×SP と記す) を用いた。モデルにおけるランダム効果はプロットとした。最適モデルの選択においては、すべての変数の組み合わせについて AIC が最小のモデルを選択した。相互作用を含めたモデルを検討する場合、一般的には相互作用と共に相互作用を構成する固定効果も同時に用いる。しかし、本研究では TSD あるいは DBH が樹種に依存した効果のみを持っている可能性も考え、相互作用のみで主効果を含まないモデルも最適モデルの選択における候補のモデルに含めた。

第 2 段階として、樹種それぞれで立枯れ木の寿命に及ぼす効果を評価するために樹種グループ別々に GLMM を適用した。固定効果は TSD および DBH でランダム効果はプロットとした。本段階では相互作用項は用いなかった。最適モデルの選択は第一段階と同じ方法で行った。

すべての統計解析は R version 3.0.1 (R Core Team 2016) と package ‘lme4’ (Bates *et al.* 2014) で行った。

3-3 結果

3-3-1 枯死木の現況

枯死木の現況調査で合計 412 本の立枯れ木を記録した。立枯れ木の密度は、プロット間の変動が大きく、4 ~120 本/ha であった。各プロットの DBH 12 cm 以上の立枯れ木は平均 29.8 本/ha で、ほとんどのプロットで 10 本/ha 以上の密度であった (Fig. 7a)。DBH 25 cm 以上の立枯れ木は平均 12.0 本/ha で、ほとんどのプロットで 20 本/ha 未満の密度であった (Fig. 7b)。また、DBH 40 cm 以上の立枯れ木は平均 6.0 本/ha であったが半数近くのプロットで 1 本も確認されなかったうえ、10 本/ha 以下の密度のプロットがほとんどであった (Fig. 7c)。

3-3-2 倒伏率の推定

モニタリングで記録された DBH 12 cm 以上の枯死木 1,446 本のうち、枯死木の現況調査によって立枯れ木として残存していることが確認された針葉樹は 128 本、広葉樹は 166 本であった (Table 7)。立

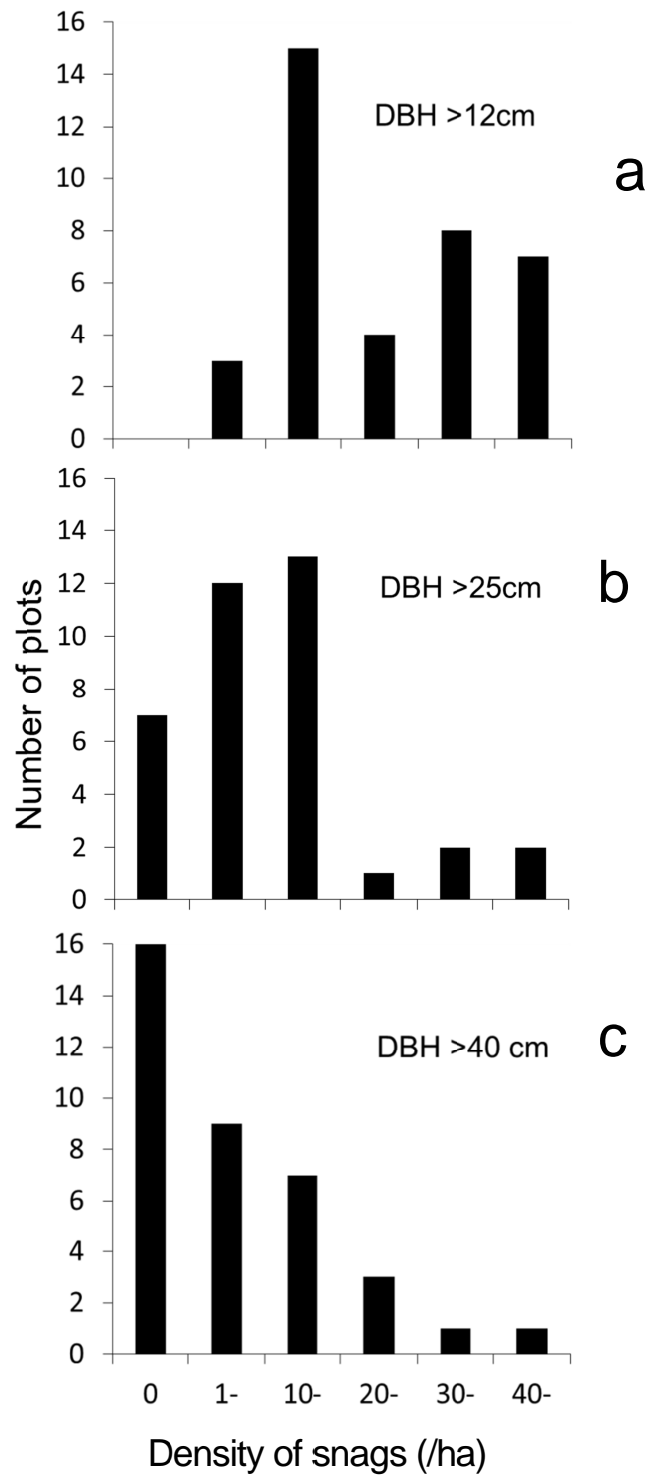


Fig. 7 Number of the permanent plots by different densities of snags

Table 7 Number and diameter at breast height (DBH) of trees with DBH \geq 12 cm that had died between measurement occasions in the permanent plots and number of those still standing when the current status of the dead trees was checked in the period 2008–2011

Species	Number of dead trees		DBH of dead trees (cm)		
	All	Standing	Mean (SD)	Median	Max.
<i>Abies sachalinensis</i>	335	110	35 (17.0)	34	74
<i>Picea</i> spp.	72	17	37 (24.7)	30	104
<i>Quercus crispula</i>	95	19	25 (24.0)	16	156
<i>Phellodendron amurense</i>	110	18	19 (7.1)	16	44
<i>Acer pictum</i>	146	15	24 (13.5)	19	78
<i>Tilia japonica</i>	158	17	24 (15.7)	16	74
Other conifers	3	1	25 (5.8)	24	36
Other hardwoods	527	97	21 (10.7)	18	86

Thirteen unidentifiable snags and 8 extremely collapsed snags were not included.

枯れ木のうち、針葉樹ではトドマツが最も多く、広葉樹ではミズナラ、キハダ、エゾイタヤ、シナノキが多かった。キタゴヨウ (*P. parviflora* var. *pentaphylla*) の立枯れ木は1本のみだった。立枯れ木のうち針葉樹9本と広葉樹12本については、プロットのモニタリングデータと照合することができなかった。その主な原因はタグやデータの消失であるが、8本の立枯れ木については腐朽が非常に激しく、モニタリング開始前に枯死した立枯れ木と推察された。照合できなかった立枯れ木は以降の分析から除外した。

第一段階の分析によって、二つの交互作用項からなるモデルが最適モデルに選択され、TSDとDBHの効果は樹種によって異なることが示された (Table 8)。二つの交互作用の他に固定効果を加えてもAICは減少しなかった。最適モデルの各樹種とTSDとDBHの交互作用項のパラメーターをTable 9に示す。

第二段階の分析によって、トドマツ、キハダ、ミズナラ、その他の広葉樹についてはTSDとDBHの両方が含まれたモデルが最適であることが示された (Table 10)。しかし、ミズナラではDBHの推定パラメーターの信頼区間にゼロが含まれており、DBHの効果は明確ではなかった (Table 11)。また、エゾマツ、アカエゾマツ、エゾイタヤ、シナノキでは、最適モデルに含まれたのはTSDのみだった。

TSDの増加に伴う残存確率の減少の傾きは樹種によって異なり、エゾイタヤでもっとも急激でミズナラでもっとも緩やかだった (Fig. 8)。枯死木のうち半数が倒伏すると期待される年数 (半減期) は、DBHが25 cmの場合、トドマツとキハダでは6年、ミズナラを除く他の樹種では1~5年であった。ミズナラはTSDが0年の時点で半数以上が倒伏していることが予測された。

トドマツ、キハダ、その他の広葉樹では、DBHの増加によって立枯れ木が残存している確率が増加した (Table 11, Fig. 9)。DBHによる増加の傾きはキハダで最も急激で、TSD 10年の残存確率はDBH 40 cmで0.58まで増加した (Fig. 9)。

3-4 考察

TSDの効果の樹種間の違いは、樹木が枯死した後の木材の腐朽に対する抵抗性が関わっていると考

Table 8 AIC and delta AIC values of the best ten candidates and the full model describing the probability of a snag still be standing in the permanent plots in mixed forests in Hokkaido, Japan

Model	AIC	Δ AIC	
Candidates			
$TSD^a \times SP^b + DBH^c \times SP$	1160.667		
$TSD \times SP + DBH \times SP + TSD$	1160.668	0.001	
$TSD \times SP + DBH \times SP + DBH$	1160.668	0.001	
$TSD \times SP + DBH \times SP + TSD + DBH$	1160.668	0.001	
$TSD \times SP + DBH$	1161.269	0.602	
$TSD \times SP + TSD + DBH$	1161.269	0.602	
$TSD \times SP + TSD + DBH + SP$	1165.597	4.930	
$TSD \times SP$	1167.737	7.070	
$TSD \times SP + TSD$	1167.737	7.070	
$TSD \times SP + DBH \times SP + SP$	1169.998	9.331	
Full model	$TSD \times SP + DBH \times SP + TSD + DBH + SP$	1169.999	9.332

^a time since death; ^b species, ^c diameter at breast height

Table 9 Estimated parameters of the best model describing the probability of a snag still be standing in the permanent plots in mixed forests in Hokkaido, Japan

Variable	Estimate	Standard error	Confidence interval		<i>p</i> value
			2.50%	97.50%	
Intercept	-0.118	0.232	-0.571	0.337	
TSD ^a × <i>Abies sachalinensis</i>	-0.096	0.016	-0.128	-0.064	<0.001
TSD × <i>Picea</i> spp.	-0.127	0.042	-0.208	-0.045	0.002
TSD × <i>Quercus crispula</i>	-0.090	0.026	-0.141	-0.039	<0.001
TSD × <i>Phellodendron amurense</i>	-0.192	0.046	-0.281	-0.102	<0.001
TSD × <i>Acer pictum</i>	-0.419	0.116	-0.646	-0.192	<0.001
TSD × <i>Tilia japonica</i>	-0.179	0.038	-0.253	-0.103	<0.001
TSD × Other hardwoods	-0.171	0.021	-0.212	-0.130	<0.001
DBH ^b × <i>Abies sachalinensis</i>	0.020	0.006	0.007	0.032	0.002
DBH × <i>Picea</i> spp.	0.010	0.009	-0.007	0.027	0.239
DBH × <i>Quercus crispula</i>	-0.011	0.014	-0.037	0.016	0.429
DBH × <i>Phellodendron amurense</i>	0.051	0.024	0.003	0.099	0.037
DBH × <i>Acer pictum</i>	0.051	0.023	0.007	0.095	0.025
DBH × <i>Tilia japonica</i>	0.015	0.014	-0.013	0.042	0.309
DBH × Other hardwoods	0.027	0.01	0.007	0.046	0.008

Confidence intervals were calculated by the Wald method.

^aTime since tree death; ^b diameter at breast height

Table 10 AIC values of candidate models developed for each species separately, describing the probability of a snag still be standing in the permanent plots in mixed forests in Hokkaido, Japan

Species	Model		
	TSD + DBH	TSD	DBH
<i>Abies sachalinensis</i>	362.8	366	404.7
<i>Picea</i> spp.	71.8	70.1	75.1
<i>Quercus crispula</i>	94.8	95.1	99.8
<i>Phellodendron amurense</i>	77.8	79.7	96.5
<i>Acer pictum</i>	60.9	59.7	96.3
<i>Tilia japonica</i>	89.8	89.1	109.3
Other hardwoods	423.5	426.4	503

Bold numbers indicate minimum AIC values.

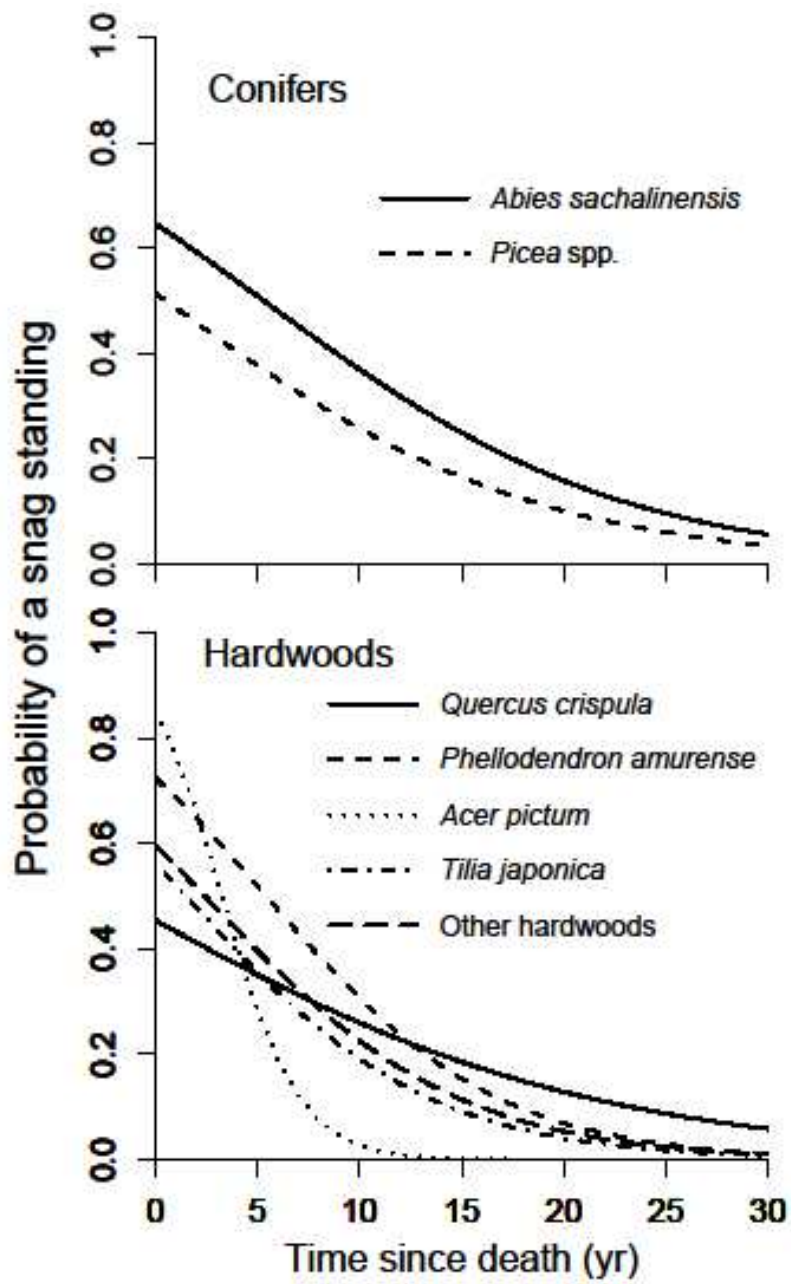


Fig. 8 Probabilities of a snag still be standing estimated from time since tree death and species. Values of diameter at breast height have been set to 25 cm

Table 11 Estimated parameters of the best model describing the probability of a snag still be standing in permanent plots in mixed forests in Hokkaido, Japan

Species	Variable	Estimate	Standard error	Confidence interval		<i>p</i> value
				2.5 %	97.5 %	
<i>Abies sachalinensis</i>	Intercept	0.102	0.452	-0.783	0.987	
	TSD ^a	-0.114	0.02	-0.153	-0.075	<0.001
	DBH ^b	0.020	0.009	0.003	0.038	0.025
<i>Picea</i> spp.	Intercept	0.057	0.895	-1.696	1.810	
	TSD	-0.112	0.057	-0.223	0	0.049
<i>Quercus crispula</i>	Intercept	0.378	0.684	-0.962	1.718	
	TSD	-0.086	0.035	-0.155	-0.018	0.013
	DBH	-0.023	0.017	-0.056	0.011	0.193
<i>Phellodendron amurense</i>	Intercept	-0.934	0.996	-2.886	1.018	
	TSD	-0.178	0.051	-0.278	-0.079	<0.001
	DBH	0.076	0.038	0.002	0.150	0.043
<i>Acer pictum</i>	Intercept	1.735	1.107	-0.436	3.905	
	TSD	-0.531	0.218	-0.958	-0.103	0.015
<i>Tilia japonica</i>	Intercept	0.257	0.524	-0.770	1.283	
	TSD	-0.170	0.044	-0.256	-0.084	<0.001
Other hardwoods	Intercept	-0.301	0.36	-1.006	0.405	
	TSD	-0.163	0.023	-0.208	-0.118	<0.001
	DBH	0.028	0.012	0.004	0.052	0.023

Confidence intervals were calculated by the Wald method.

^aTime since tree death; ^b diameter at breast height

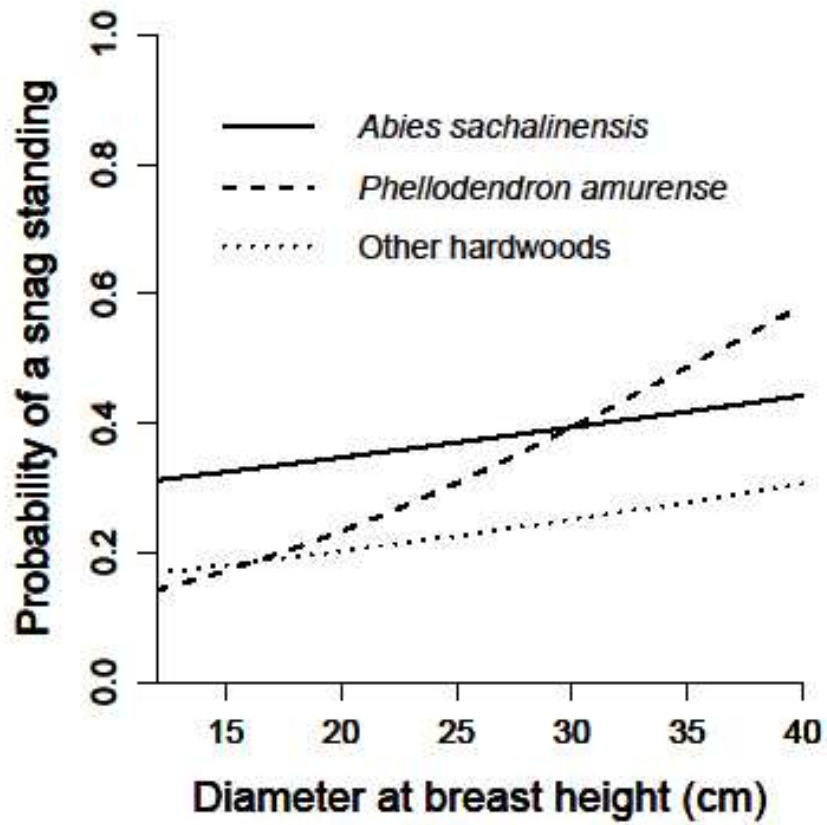


Fig. 9 Probabilities of a snag still be standing estimated from diameter at breast height and species. Values of time since tree death have been set to 10 years

えられる。TSD の増加に伴う立枯れ木の残存確率の減少は、エゾイタヤで最も急激であった (Fig. 8)。抵抗性の高い木材からなる立枯れ木は長期間残存することが予想される。小田島 (1964) と日本木材保全協会 (2012) による野外の木材腐朽試験では、トウヒ属、キハダ、エゾイタヤ、シナノキの試験杭は腐朽への抵抗性が低かった。調査した各地点の腐朽菌相の違いなど他の要因も腐朽の速度に関わるであろうが (木材部・木材利用部 1982)、本研究の結果は北海道のエゾイタヤの立枯れ木が特に木材腐朽への抵抗性が低いことを示唆している。

立枯れ木の残存確率への DBH の正の効果は、トウヒ属、エゾイタヤ、ミズナラ、シナノキでは確認されなかった (Table 11)。心材は辺材より腐朽への抵抗性が高く立枯れ木の支持力の維持に重要な役割を果たしているため、DBH の効果は大きな立枯れ木が持っている高い心材率に関わっているという考察が先行研究で提示されている (Vanderwel *et al.* 2006a ; Parish *et al.* 2010)。この考察に従えば、枯死前に心材腐朽が広範囲で進行していた場合、その立枯れ木の寿命は短くなると予想される。本研究の第 2 章で行った樹洞調査において、DBH の大きい生立木には広範囲に進行した心材腐朽によって発生した大きな樹洞がしばしば観察されている。DBH の効果は生立木内部で進行する心材腐朽によって相殺されるだろう。つまり、樹木が枯死する前、生立木である時に心材腐朽への抵抗性が低い樹種では DBH の効果は小さいだろう。カナダのアルバータ州のアメリカヤマナラシの 50 年生以上の林分では、30~42% の個体で木材腐朽が確認されており (Hiratsuka & Loman 1984)、DBH の効果もアメリカヤマナラシでは確認されていない (Lee 1998)。本研究の第 2 章や先行研究でも確認されているとおり、トドマツ、トウヒ属、ミズナラ、エゾイタヤの老木には心材腐朽がしばしば観察された (今関 1965 ; Tokuda *et al.* 2007 ; Tokuda *et al.* 2011)。本研究で分析した樹種の一部で DBH の効果が不明瞭であった結果は、トウヒ属、ミズナラ、エゾイタヤで頻繁に心材腐朽が観察されることと矛盾していない。しかし、心材腐朽がしばしば観察されるトドマツで DBH の効果が確認できたことと一致しない。心材腐朽の発生率は地域によって大きく変動する可能性もある。例えば、人為攪乱を受けていないブナ林でも、腐朽部位のあった樹木個体の割合は 7~41% と調査プロット間の変動が大きかった (Trotsiuk *et al.* 2012)。立枯れ木の寿命への DBH の効果について明瞭な説明を行うためには、生立木に発生する腐

朽についてさらなる研究が必要だろう。

枯死と同時に倒伏し立枯れ木にはならない枯死木もある。立枯れ木の動態モデルと森林成長モデルを結合するためには、樹木の枯死率に加えて枯死木が立枯れ木になる確率を明らかにしておく必要がある。本研究では、 $TSD=0$ の時の立枯れ木が残存している確率は、枯死木が立枯れ木になる確率と考えた (Fig. 8)。 $TSD=0$ の時に DBH 25 cm の立枯れ木が残存している確率は、エゾイタヤで 0.85、キハダで 0.72、その他の樹種で 0.45~0.65 であった (Fig. 8)。気候の類似したカナダのオンタリオでは 69% 以上の枯死木が立枯れ木になっていた (Vanderwel *et al.* 2006a)。本研究における推定値は、前述した調査手法上の限界のために過大評価されている可能性があるにもかかわらず、エゾイタヤとキハダ以外の樹種ではオンタリオより低い値になっている。樹木が枯死と同時に倒伏しないで立枯れている可能性は、その森林における樹木の主要な枯死原因が大きく影響しているだろう。日本の冷温帯林では、台風が樹木の倒伏の主要因であり (Nakashizuka & Iida 1995 ; Yoshida *et al.* 2006)、本研究の調査地でも強風は樹木の枯死に関わる主要因と考えられる。それに対して、オンタリオでは主要な枯死原因は被圧などの個体間競争であって強風の影響は比較的小さいと考えられている (Vanderwel *et al.* 2006a)。北海道では、枯死木が立枯れ木になる確率は強風による攪乱によって低下していると考えられる。

本研究で推定された枯死木の半減期は、ミズナラを除くと DBH 25 cm で 1~6 年であった (Fig. 8)。いくつかの先行研究でも半減期を示しているが、本研究の結果をそのまま先行研究の結果と比較することはできない。本研究では、立枯れ木にならなかった枯死木も含めてすべての枯死木を分析対象とした。しかし、先行研究の多くは立枯れ木のみを対象としており、枯死木が立枯れ木になる確率を計算していない。そこで、先述したとおり $TSD=0$ の場合の確率を枯死木が立枯れ木になる確率と考え、立枯れ木が立ち続けている確率を枯死木が立枯れ木になる確率で除することで、推定した確率から立枯れ木にならなかった枯死木の部分を除外した (これにより、 $TSD=0$ の確率を 1 に補正した) (Fig. 10)。この補正を適用した後に、立枯れ木の半減期を計算すると DBH 25 cm の場合ミズナラで 13 年、トドマツで 12 年、トウヒ属で 11 年、他の樹種で 4~9 年であった (Fig. 10)。これらの半減期の推定値は

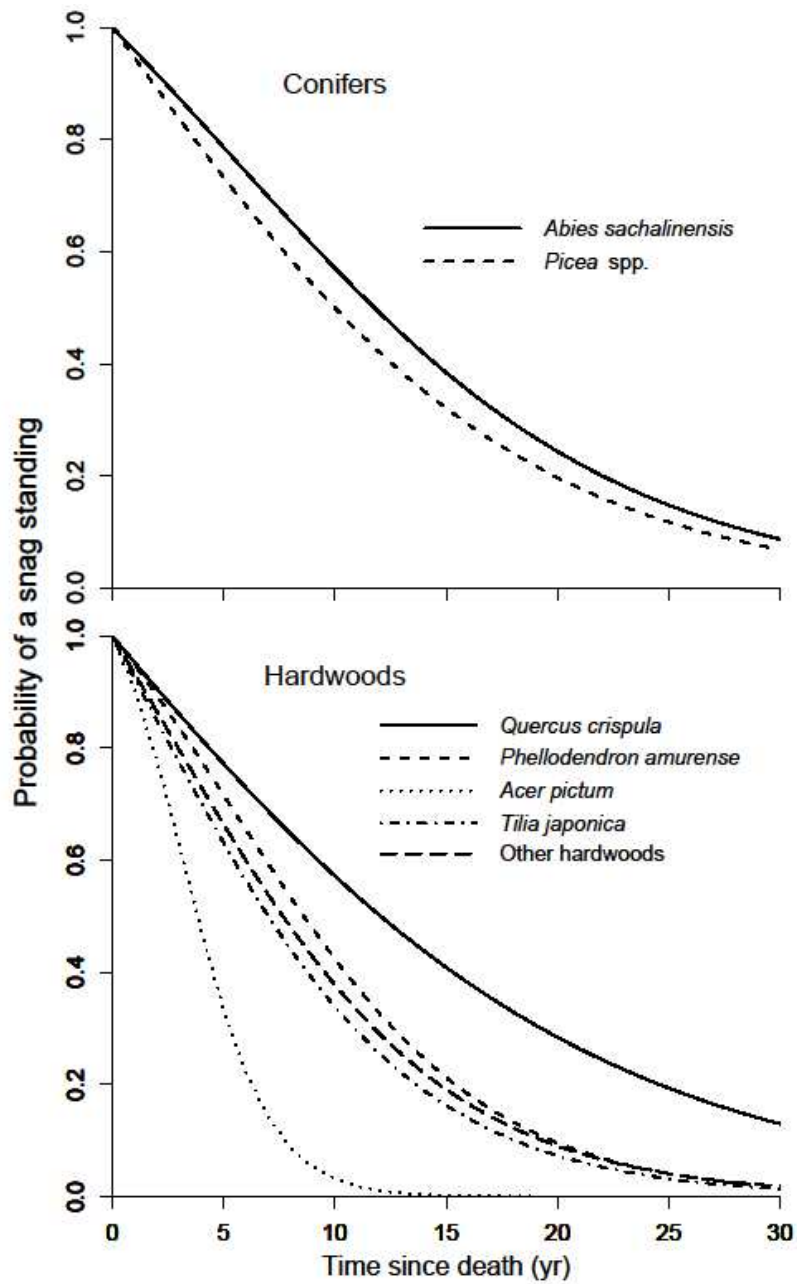


Fig. 10 Probabilities of a snag still be standing estimated from time since tree death and species. Probability values were modified by dividing them by the probability that a dead tree will become a snag (when TSD=0 in Fig. 8). Values of diameter at breast height have been set to 25 cm.

他の先行研究と大きな差異のない結果であった。例えば、北米のオレゴン州、カリフォルニア州で虫害により枯死したポンデローサマツ (*Pinus ponderosa*) で 8.5 年 (Keen 1955), モンタナ州で山火事で枯死したコントルタマツ (*Pinus contorta*) で 5.5 年 (Lyon 1977), メーン州の DBH 15 cm の針葉樹および広葉樹で 6~10 年 (Garber *et al.* 2005), カナダのオンタリオ州の DBH 25 cm の針葉樹および広葉樹 4~13 年であった。一方で、これらよりも長期間の寿命が報告された森林もある。ノルウェイのヨーロッパトウヒの半減期は 16~21 年 (Storaunet & Rolstad 2004), カナダのケベック州での半減期はバルサムモミ (*Abies balsamea*) で 30~35 年, マリアナトウヒで 35~40 年であった (Aakala *et al.* 2008)。ブリティッシュコロンビア州では DBH 20~30 cm の立枯れ木の半減期はベイマツ (*Pseudotsugamenziesii*) で 24 年, アメリカツガ (*Tsuga heterophylla*) で 13 年, アメリカネズコ (*Thuja plicata*) で 9 年であった (Parish *et al.* 2010)。

3-5 森林管理への適用

冷温帯林の樹種の多様性は立枯れ木管理における重要な検討事項である。枯死材を利用する甲虫の群集は立枯れ木の樹種によって変化する (Ulyshen & Hanula 2009)。また、ほとんどの樹種で特定の属の樹種しか利用しない単食性の材食性無脊椎動物が確認されている (Jonsell *et al.* 1998)。そのため、各樹種への TSD, DBH の影響に基づいて立枯れ木の動態を予測し、様々な樹種の立枯れ木を保残・管理する必要がある。

腐朽度の高い枯死材を持続的に提供するために、保残木の選定基準を DBH とは別に考案しなければならない。本研究では、DBH が大きい立枯れ木ほど寿命が長いという関係はエゾマツ, アカエゾマツ, ミズナラ, エゾイタヤ, シナノキについては見いだされなかった。DBH のように外見から判断可能な指標によって寿命の長い立枯れ木を選ぶことができない樹種については、生立木の段階から保残対象を選択することが重要と考えられる。生立木でも大枝の枯死などによって枯死材を保持していることがある。枯死部位のある生立木は、自らの枯死前から枯死後まで長期に渡って枯死材を保持し続けることで、腐朽度の高い枯死材を提供できる可能性が高い。つまり、腐朽の進行した材を保持する

立枯れ木を提供するためには、DBH の大きな立枯れ木を残すよりも枯死部位のある生立木を保残した方が確実である可能性もある。

枯死部位の腐朽が進行した生立木は、将来、樹洞木となる可能性もある。樹木が枯死してから立枯れ木として保残すべきかどうか検討するのではなくて、収穫しても経済的利益の少ない生立木を将来の樹洞木、立枯れ木として保残するのがよいだろう。ただし、樹幹や大枝の内部で拡大する心材腐朽を外観から把握することは容易ではないので、生立木の内部に生じる木材腐朽については慎重な管理が必要である。木材生産と生物多様性保全のバランスを保つために過剰な木材腐朽は好ましくない。立枯れ木の寿命に対する DBH の正の効果を持っていない樹種は、生立木である時に木材腐朽への抵抗性が低い可能性がある。トウヒ属、エゾイタヤ、シナノキの木材生産量とのバランスをとるために、慎重に選定した保残木以外は長伐期を避けて木材腐朽の過剰な発生を避ける必要もある。一方で心材腐朽菌も森林の生物多様性の重要な構成要素である。発見が難しい心材腐朽菌の多様性保全と木材生産を両立させるためには、腐朽菌の検出方法などについてさらなる研究を進める必要があるだろう。

本研究で示した立枯れ木の寿命のモデルを、新たに立枯れ木を創出した現場で活用することで、将来の立枯れ木の残存本数が予測可能になる。しかし、本研究だけでは森林地域全体を評価するには不十分である。皆伐地など開けた空間に保残された立枯れ木には、強風が吹き付けるので寿命が予想より短くなるだろう。木材生産と生物多様性の両立を目指した森林管理を進めるために、立枯れ木の動態と立地条件の関係について、森林施業の影響も含めて研究を進めていく必要がある。

第4章 人工林に保残された立枯れ木の樹幹内部に生息する甲虫の垂直分布

4-1 はじめに

枯死材を利用する甲虫は非常に多様な種のグループで、森林の生物多様性の重要な構成要素である (Speight 1989 ; Hammond 1997 ; 鈴木 2009 ; 岩田 2015)。ライフサイクルのすべて、あるいは一部を枯死材に依存している甲虫は、人為的攪乱による枯死材の減少の影響を直接受ける。木材収穫といった森林利用や環境の改変による枯死材の減少で絶滅の危機に瀕している甲虫を保全することは世界的な課題となっている (Nieto & Alexander 2010)。

木材増産のために人工林の面積は世界中で増加傾向にあり、1995年から2000年では年間に450万ヘクタール増加した (FAO 2000)。人工林の面積は世界の森林面積のうちの5%に達している一方で、天然林は減少を続けている (FAO 2010)。枯死材を利用する甲虫の多様性は様々な理由から天然林より人工林で低いと考えられる。例えば、木材生産を主目的として管理されている人工林は、経済的価値の低い枯死材の発生が最小限になるように管理されるために、枯死材の現存量が少ないことが多い (Lachat *et al.* 2006 ; Hoffman 2011)。枯死材を利用する甲虫を保全していくために、木材生産と生物多様性保全の両立が可能な新たな人工林管理手法を開発することが以前にも増して重要になっている (例えば Barlow *et al.* 2007 ; Bremer & Farley 2010)。

これまで、枯死材を利用する生物の生息地の不足を補うために、森林における枯死材の保残あるいは創出が提案されてきた (Davis *et al.* 1983 ; McComb & Lindenmayer 1999 ; Müller *et al.* 2016)。また、枯死材の提供方法として立枯れ木を保残する手法が考案されてきた (Beese *et al.* 2003 ; Gossner *et al.* 2013a, b ; Ranius *et al.* 2014)。林内環境が単純な人工林の環境に垂直構造の立枯れ木を保残することで、異質性の高い生息場を提供できることが期待されている。しかし、人工林内に保残された立枯れ木の生息場としての質を明らかにした研究は少ない (Foit 2010 ; Weiss *et al.* 2016)。

立枯れ木の保残を計画するにあたり、枯死材を利用する甲虫の垂直的分布を考慮することは森林管理の様々な観点から重要である。垂直的分布を考慮して、林冠にまで届くような背の高い立枯れ木ば

かりを保残するとコストが大きくなる。保残する材の量が多いと収穫減も大きくなるだけでなく、林内作業の支障ともなる。林業機械を使って人為的に立枯れ木を創出する場合、アームの長さを考慮すると立枯れ木の高さは通常3~5m程度になるだろう。林業機械で創出した立枯れ木が保全のために効果的な高さであるかは不明である。

そこで本研究では、人工林内で伐倒した立枯れ木の樹幹から3本の丸太を垂直的位置の異なる部位で採取して、丸太から発生してきた甲虫を捕獲した。本研究の目的は、(1)立枯れ木の樹幹の垂直的位置によって、生息している甲虫の種数は異なるのか、(2)立枯れ木の樹幹内部に生息する甲虫の群集は地上からの高さによって変化するのか、の2点を明らかにすることである。

4-2 方法

4-2-1 調査地

調査は北海道三笠市内の道有林(1,797 ha, 北緯43度11.672~15.396分, 東経141度53.992~58.305分)で行った。この道有林のうち42%を人工林が占めている(北海道庁2015)。北海道で成林している人工林の多くは天然林の皆伐の後に木材生産を主な目的としてヘクタール当たり2,500本以上植栽された同齡単一樹種の林分である。人工林の回帰年はおおよそ80年で計画されていたが、近年は40年程度にまで短縮されている(北海道庁2013)。間伐は地域森林計画に基づいて最大の成長量を達成するために計画されてきた(北海道林業改良普及協会1988)。植栽木間の競争を避け枯死木の発生を最小限に抑えるために間伐は計画されているが、間伐遅れや強風による自然の攪乱などによっていくらかの立枯れ木は発生している。調査地の人工林は、現在ではエゾイタヤ、トドマツ、ミズナラなどが優占する二次林に囲まれている。なお、その二次林の詳細な特徴はUemura(1994)によって記載されている。年降水量および年平均気温は、各調査地に最も近い観測所で1981年から2010年に観測された値で平均1,162.5 mm および7.6°Cである(気象庁2015)。調査地では通常12月から5月まで積雪が見られる。

4-2-2 丸太と甲虫の採取

2012年の5月21日から6月1日の間に10地点のトドマツ人工林（林齢38～49年）で自然発生していた33本のトドマツの立枯れ木を伐倒した。これらの立枯れ木は半径1,200 m以内の範囲に位置し、それぞれの位置の標高は140～290 mであった。伐倒した立枯れ木はすべて林冠より低く強い日射を受けていなかった。立枯れ木の樹高は4.8～19.4 m、胸高直径は11.3～23.2 cmであった。なお、三笠市における林齢38～49年のトドマツ人工林の樹高はおよそ20 mである（滝谷ら2015）。伐倒した立枯れ木から3本ずつ1 mの丸太を採取した。丸太の採取位置は、31本の立枯れ木については、地上からの高さが異なる3つの垂直的位置で、地際部（basal stem）：0～2.5 m、樹幹下部（lower trunk）：2.5～5 m、樹幹上部（Upper trunk）：5～10 mである。本研究では立枯れ木の樹幹内の環境条件は地上に近いほど変化が大きいと考え、立枯れ木の低い部位に特に注目した。地際部では、地上付近にアリが営巣していることがあった。地際部から採取した丸太のほとんどは地上に近い部位から採取したが、アリがいた場合はアリがサンプルに入らないように地際部の範囲内の高い位置で丸太を採取した。伐倒した33本の立枯れ木のうち樹高が5 mより低かった2本については、地際部で1本、樹幹下部で2本の丸太を採取した。

採取した丸太はすぐに研究室に輸送した。その後、丸太の硬さをPilodyn 6J（富士物産株式会社、さいたま）を用いて計測した。Pilodyn 6Jは直径2.5 mm、長さ40 mmの鉄製のピンを6ジュールの力で射出して木材の硬さを計測する機器である。ピンが貫入した深さを木材の硬さの指数（以下、ピロデイン穿入値）として記録する（Sprague *et al.* 1983）。計測は、丸太の周囲8方向からピンを樹皮面から丸太中心部に向けて射出することで行った。丸太に残っていた樹皮の量（以下、樹皮残存率）については、表面積の割合（%）を目測した。以上の計測後、それぞれの丸太を別個に段ボール箱に保管した（Photo 2）。丸太の大きさに合わせて3種類の大きさの段ボール箱（200×200×1,100 mm、250×250×1,100 mm、300×300×1,100 mm）を用いた。丸太から脱出してくる成虫を採集するために、段ボールの側面に直径72 mmの穴を開けて透明なプラスチック製の箱（94×94×117 mm）をとりつけた（Photo 2）。丸太の保管と成虫の採集は2012年8月まで約3ヶ月間継続した。実験終了時には段ボー



Photo 2 The cardboard boxes and transparent boxes for rearing logs sampled.

ルを開き、内部で死亡していた成虫を採集した。採集した甲虫は、各科の専門家に依頼して少なくとも科レベルまで同定した。各科の専門家は、カミキリ科：石濱宣夫氏，ハナノミ科：初宿成彦氏，ハネカクシ科：柴田泰利氏および山本周平氏，ゾウムシ科：森本桂氏，キクイムシ科およびその他の甲虫：平野幸彦氏である。

4-2-3 データ分析

統計解析は R version 3.3.2 (R Core Team 2016) およびパッケージ 'iNext' (Chao *et al.* 2014 ; Hsieh *et al.* 2016), 'lme4' (Bates *et al.* 2014), 'vegan' (Oksanen *et al.* 2013) を用いて行った。

各丸太からの出現種数が垂直的位置によって異なるのか明らかにするために一般化線形混合モデル (GLMM, ログリンク, ポアソン分布) を用いた。応答変数は各丸太からの出現種数で固定効果は垂直的位置とした。立枯れ木内の丸太間の自己相関の影響を避けるために各立枯れ木に ID 番号を付しランダム効果として用いた。続けて、垂直的位置の間で種数を比較するためにサンプリングユニットベースの希薄化・外挿分析 (rarefaction–extrapolation analysis) (Chao *et al.* 2014) を行った。

甲虫群集の構成と丸太の環境特性の関係を明らかにするために、制約付き対応分析 (CCA : Constrained Correspondence Analysis) (Ter Braak 1986 ; Lepš & Šmilauer 2003 ; Oksanen *et al.* 2013) を用いた。CCA の説明力を増すために、少なくとも 5 本以上の丸太から出現した種のデータのみを分析対象とした。CCA で用いる環境変数は、地上からの高さ、樹皮残存率、ピロディン穿入値とした。枯死材を利用する甲虫の垂直的分布に焦点を当てることに加えて、立枯れ木内の自己相関の影響を避けるために、立枯れ木の ID を CCA における 'condition term' (Oksanen *et al.* 2013) として用いた。最適モデルの選択は 'vegan' パッケージの 'ordistep' 関数 (Oksanen *et al.* 2013) を用いた変数増減法によるステップワイズ法で行った。

出現種の生息地の嗜好性を検討するために、主要な出現種 (12 本以上の丸太から出現した種) の個体数データに GLMM (ログリンク, ポアソン分布) を適用した。固定効果は地上からの高さ、樹皮残存率、ピロディン穿入値とした。固定効果のすべての組み合わせについてモデルの AIC を比較し、AIC

が最小のモデルを最適モデルとして選択した。

4-3 結果

4-3-1 種数

合計で 51 の形態種からなる 5,075 個体を捕獲した (App. 1)。99 本の保管した丸太のうち 94 本から甲虫を捕獲した。最も出現個体数が多かったのはマツコブキクイゾウムシ (*Xenomimus destructor*) で、73 本の丸太から出現し全捕獲個体数のうち 82 % を占めた。一方で、出現種のうち 22 種は 1 個体あるいは 2 個体のみしか捕獲されなかった。

丸太 1 本あたりの平均出現種数は 2.69 で (Table 12)、垂直的位置による違いは確認されなかった (GLMM, 地際部 vs. 樹幹上部 : $p=0.466$, 樹幹下部 vs. 樹幹上部 : $p=0.395$)。出現種の合計は、地際部で最も多かった (Table 12)。しかし、希薄化・外挿分析で示された種数の 95% 信頼区間は 3 つの垂直的位置間で重複しており明確な差は示されなかった (Fig. 11)。

4-3-2 甲虫群集の種構成

主要 12 種を対象に CCA を行った結果、二つの変数 (地上からの高さ、樹皮残存率) からなるモデルが最適モデルに選択された (Table 13)。全慣性 (total inertia, 総分散に相当する) に対する condition term の慣性 (conditioned inertia) の割合は 0.517 であったが、モデルで説明された慣性 (constrained inertia) の割合は 0.029 しかなかった。しかし、CCA1 軸、CCA2 軸ともに p 値は 0.064 より小さく (Table 14)、各丸太の群集は CCA1 軸によって 2 つのグループに区分された (Fig. 12a)。Fig. 12a の左側に位置するグループは主に地際部の群集で構成されていた一方で、右側に位置したグループは樹幹下部および樹幹上部の群集で構成されていた。また、分析した 12 種は CCA1 軸によって二つのグループに分けられた (Fig. 12b)。CCA1 軸は地上からの高さとの相関があり、Fig. 12b の右側に位置した 6 種が立枯れ木の樹幹の高い位置に分布している傾向が示された。

Table 12 Number of species that emerged from a 1-m log and the total number of species from each of three vertical positions within a Todo fir snag

	Mean	Max	SD	Total No. of species
Vertical position				
Upper trunk	2.7	6	1.51	30
Lower trunk	2.36	5	1.25	25
Basal stem	3	6	1.25	34
All	2.69	6	1.36	51

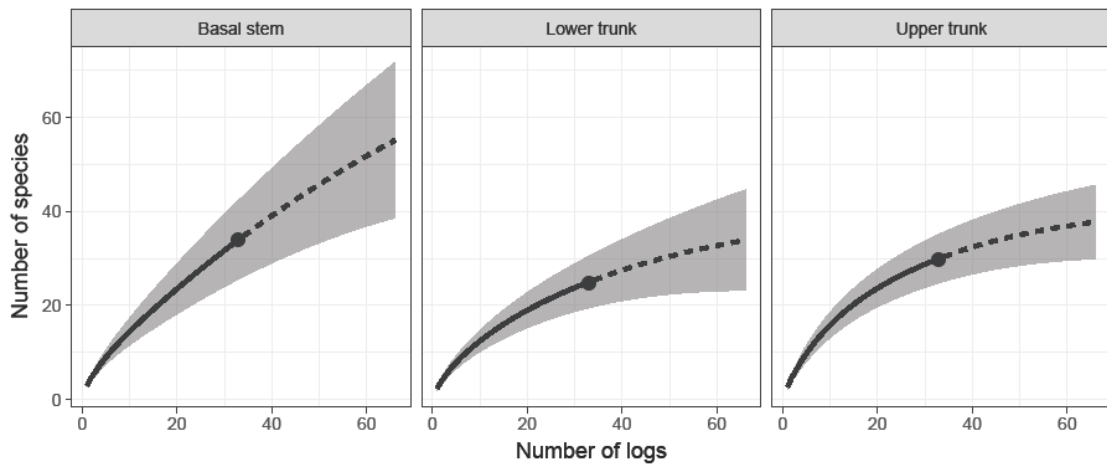


Fig. 11 Comparison of sampling-unit-based rarefaction (solid lines) and extrapolation (dashed lines) with 95% confidence intervals (grey shaded regions) of saproxylic beetle diversity within log samples from the three vertical positions of snags retained in plantation forests. Reference samples were denoted by solid dots

Table 13 Results of model selection by backward stepwise procedure in the constrained correspondence analysis of saproxylic beetle assemblages within Todo fir snags. Variables were sequentially removed and tested by ANOVA.

Models	F value	p value
H + B + P		
- P	0.289	0.770
- B	1.298	0.056
- H	1.587	0.017
H + B		
- B	1.313	0.041
- H	2.358	0.005
+ P	0.289	0.840

* H: height above ground, B: percentage of bark remaining, P: Pilodyn penetration

Table 14 Parameters for the axes in the constrained correspondence analysis of saproxylic beetle assemblages within Todo fir snags

	CCA1	CCA2
Eigenvalue	0.066	0.034
% of variance explained	4	2
p value	0.005	0.063

Total inertia was 3.438. P values were based on a permutation test. The number of permutations was set to 1,000.

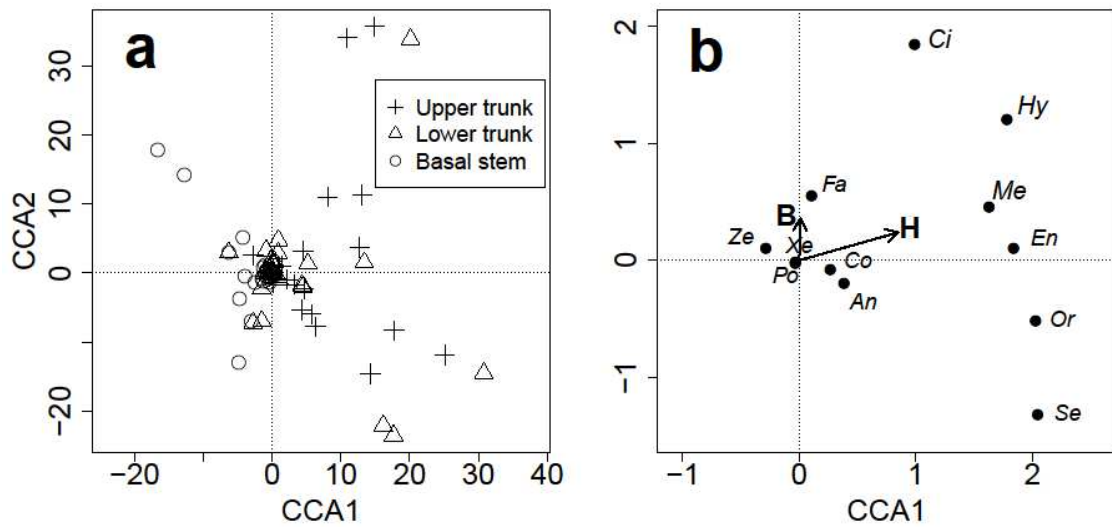


Fig. 12 Ordination biplot of the constrained correspondence analysis for saproxylic beetle assemblages (a) and saproxylic beetle species (b) emerged from the logs at three vertical positions of snag trunks. The arrows indicate the direction of the gradient of height above ground (H) and the percentage of bark remaining on a log (B). Species were abbreviated as follows, *An* *Anastrangalia scotodes*, *Ci* *Cis* sp.3, *Co* *Cossoninae* sp., *En* *Ennearthron chujoi*, *Fa* *Falsomordellistena yoshidai*, *Hy* *Hylis* sp., *Me* *Melyridae* sp., *Or* *Orthocis nigrosplendidus*, *Po* *Polygraphus proximus*, *Se* *Serropalpus filiformis*, *Xe* *Xenomimetes destructor*, *Ze* *Zeteotomus maximus*

4-3-3 各種の生息環境の嗜好性

出現頻度の高かった主要5種について解析を行った。地上からの高さは、主要5種すべてで出現個体数を予測する最適モデルに含まれる変数だった (Table 15)。チュウジョウエグリツツキノコムシ (*Ennearthron chujoi*) は立枯れ木の樹幹の高い位置を好み、他の4種は低い位置を好むことが GLMM によって示された。樹皮残存率はチュウジョウエグリツツキノコムシ、ヨシダヒメハナノミ (*Falsomordellistena yoshidai*)、マツコブキクイゾウムシの出現個体数に正の効果を持っていた。ピロディン穿入値はマツコブキクイゾウムシとズナガホソクビハネカクシ (*Zeteotomus maximus*) の出現個体数に正の効果を持っていた。

4-4 考察

垂直的位置による種数の違いは希薄化・外挿分析によって示されなかった。この結果は、低い位置ほど種数が多いという先行研究の結果と異なる (Hammond *et al.* 2004; Vodka *et al.* 2009; Weiss *et al.* 2016)。日射が枯死材を利用する甲虫の分布に影響する重要な要因であることはこれまで報告されてきたが (Ranius & Jansson 2000; Kappes & Topp 2004; Brunet & Isacsson 2009)、本研究では人工林の閉鎖した林冠より下に位置していた樹幹部位から丸太を採取したので日射の影響は小さいだろう。しかし、少ない日射量が植生の被度を通じて人工林における甲虫の分布に影響する可能性はある。木材生産のために管理された人工林の林床は、発達した林冠によって被陰されて下層植生が発達していないことがある。下層植生が貧弱になると植生をカバーなどとして利用する甲虫の種も減少するだろう。また、林床の近くで採取された甲虫には地表性の種も含まれるだろう (Hammond *et al.* 2004)。このような種の一部は立枯れ木を採餌場や産卵場として必ずしも利用していないであろうが、休息場や隠れ場、越冬場として立枯れ木を利用している可能性がある。人工林における貧弱な植生は、林床の植生と関わりのある甲虫の生息に負の影響があるだろう。

希薄化・外挿分析の結果から、もし60本近くの立枯れ木から甲虫を採取したとしても種数は飽和しないであろうことが推察された (Fig. 11)。CCAの結果では、全慣性に対する condition term の慣

Table 15 Results of GLMM analysis of the number of individual beetles in a log

Species	Variables	Estimate	SE	p value
Cossoninae sp.	Intercept	-1.391	0.440	0.002
	Height	-0.343	0.079	<0.001
<i>Ennearthron chujoi</i>	Intercept	-11.135	2.558	<0.001
	Height	0.561	0.183	0.002
	Bark	0.028	0.020	0.159
<i>Falsomordellistena yoshidai</i>	Intercept	-3.761	0.830	<0.001
	Height	-0.244	0.056	<0.001
	Bark	0.023	0.009	<0.001
<i>Xenomimus destructor</i>	Intercept	1.831	0.294	<0.001
	Height	-0.224	0.010	<0.001
	Bark	0.004	0.001	<0.001
	Pilodyn	0.050	0.003	<0.001
<i>Zeteotomus maximus</i>	Intercept	-6.333	1.015	<0.001
	Height	-0.104	0.056	0.061
	Pilodyn	0.157	0.026	<0.001

* Height: height above ground, Bark: percentage of bark remaining, Pilodyn: Pilodyn penetration

性の割合は高く、CCA の両軸は群集の変異の 6% しか説明できなかった (Table 14)。これらの分析結果は、人工林内の枯死材を利用する甲虫の群集は非常に多様で、地上からの高さなどの要因で変化する傾向は認められるが、それぞれの立枯れ木で群集構成が大きく異なっていることを示している。また、採取した丸太について材密度などの特性を考慮するのみでは種構成を説明することは難しいことを示している。放棄された混牧のカシ林では、枯死材を利用する甲虫の種数と種構成を推定する最適な予測子は景観レベルの要因で、生息地の分断化は種数に負の影響があった (Franc *et al.* 2007)。景観レベルの要因は、本研究を実施した人工林と天然林が混在した森林景観でも重要な影響を持っているだろう。

丸太から出現してくる個体を捕獲する方法によって枯死材を利用する甲虫の種数とサンプル数の関係を明らかにした研究は少ない (Hammond *et al.* 2004)。ウィンドウトラップで捕獲を実施した先行研究では、より少ないサンプル数で種数が飽和していた (Floren *et al.* 2014) が、ウィンドウトラップで採取した場合の種数は、丸太保管で採集した場合の種数より大きい傾向にあるので比較は難しい (Hammond 2004 ; Økland 1996)。ウィンドウトラップは近隣を通過しているだけの昆虫のみならず、立枯れ木の状態を確認しに飛来しただけの昆虫も捕獲してしまう。枯死材を利用する甲虫の種構成を明らかにするためには、甲虫の採取方法についてよく検討する必要がある。今後、天然林の立枯れ木についても本研究と同様の方法で調査を行うことで林内環境の異質性が低い人工林では枯死材を利用する甲虫の種の密度が低いのか確認する必要がある (Väisänen *et al.* 1993)。

CCA によって、枯死材を利用する甲虫の群集は立枯れ木の樹幹内で一様に分布しているわけではないことが示された (Fig. 12a)。また、主要 12 種のうち半数は立枯れ木樹幹の高い位置に分布する傾向があることも明らかになった (Fig. 12b, Table 15)。しかし、丸太から出現した甲虫全種の個体数については樹幹の低い位置の方が高い位置よりも非常に多かった (App. 1)。これらの結果から、高い位置を好む種の保全における注意点が考えられる。枯死材は時間の経過とともに確実に朽ちて下層に堆積していくことから、高い位置の枯死材の現存量は低い位置よりも早く減少していくだろう。主に地際部に分布する群集は、立枯れ木が消失しても倒伏した丸太や切り株でもある程度は維持されるだろう。

一方で、人工林の高い位置で枯死材を提供できる立枯れ木の代替となるものは少ない。高い位置の枯死材を利用する種を保全管理するためには、特別に生息地管理の対策を講じるなどの配慮が必要かもしれない。

本研究によって、トドマツ人工林内の枯死材を利用する 51 種の甲虫が確認された (App. 1)。人工林内の立枯れ木を利用する生物について丸太の保管による方法で調査した先行研究はほとんどない (Ulyshen & Hanula 2010)。本研究によって、人工林内に保残された立枯れ木によってある程度の甲虫を保全できることが確実に示された。しかし、人工林に保残された立枯れ木が原生林の減少による生物多様性の劣化をどれだけ緩和できるのかは不明である。腐朽の進んだ枯死材が豊富に存在する環境にしか生息していない甲虫がいる可能性もある。本研究では出現した種数は飽和していなかったため、調査を継続すればさらに多くの種を確認できるだろう。原生林におけるトドマツの枯死材を利用する甲虫群集の研究を実施し、希薄化曲線などを比較する必要がある。

4-5 森林管理への適用：保残間伐 (retention thinning)

費用対効果の高い立枯れ木保残方法を開発することが、人工林が優占する地域でも枯死材を利用する甲虫を保全するための一番の近道である (Jonsson *et al.* 2006 ; Ranius *et al.* 2014)。人工林の管理者は主伐までに数回予定される間伐を実施する時に、立枯れ木の数を維持する活動ができる。間伐の対象木として通常選ばれる不良木は、腐朽、二股、幹曲がりといった問題のある個体で、これら不良木は立枯れ木の候補木としても適している。立枯れ木は栄養分や光などの資源を廻って生立木と争わないので、森林の成長や収穫を減少させる要因とならない。間伐の候補木の一部を巻き枯らしや断幹で枯死させることで、間伐の本来の目的と枯死材を高い位置に提供する目的が同時に達成できる。

キクイムシによる植栽木の枯死が針葉樹人工林における立枯れ木管理の大きな問題の一つだろう。トドマツを利用するキクイムシ類の優占種は、トドマツノキクイムシ (*Polygraphus proximus*) である (小林 1994)。トドマツが強風や葉食性害虫による失葉によって衰弱するとトドマツノキクイムシによる枯死のリスクが高まる。数少ない事例ではあるが、北海道で台風被害を受けた人工林でトドマツ

ノキイムシによるトドマツの枯死が報告されたことがある(原ら2008)。九州では1998年および1999年にモミハモグリアシブトゾウムシ (*Parendaeus abietinus*) の激害を受けたモミ (*Abies firma*) が、さらにトドマツノキイムシの被害を受けて枯死した。しかし、モミハモグリアシブトゾウムシの個体数が減少した後は、ヤニで抵抗するモミにトドマツノキイムシが穿孔することはできなかった (Tokuda *et al.* 2008)。ロシアでは2009年にトドマツノキイムシが、それぞれ3,000 haにも及ぶ2地域で大発生して枯死被害を発生させた (Baranchikov *et al.* 2010)。しかしながら、この大発生の発端となった事象は不明である。以上の報告を考えると、攪乱を受けた直後の地域で新規の立枯れ木を創出するのは避けるべきである。また、一度に大量の立枯れ木を新規に創出することもリスクを高める。一方で、人工林で多様な群集を維持するためには多くの立枯れ木が必要なことが本研究によって示唆されている。トドマツノキイムシのような樹皮食のキイムシは、腐朽の進んだ立枯れ木を繁殖場として利用しないので、継続的に立枯れ木を創出することで新規の立枯れ木が一度に大量に創出されるのを避けながら、様々な腐朽段階からなる多くの立枯れ木を維持していくとよいだろう。

第5章 総合考察 ー森林施業技術と生物多様性保全技術の融合ー

日本の森林では、主に木材生産のために集約的に管理されている人工林のみならず、天然林も家具材などに利用される広葉樹材の生産の場として、木材生産機能の高度発揮が主な目標の一つとして管理されている。一方で、1992年にリオ・デ・ジャネイロで開催された国連環境開発会議（地球サミット）以来、1995年に我が国は生物多様性国家戦略を策定し、自然再生推進法などを整備した。生物多様性国家戦略では生物多様性を社会に浸透させることを基本戦略の一つに位置づけており、森林の生物多様性保全機能への期待は益々高まっている（生物多様性国家戦略関係省庁連絡会議 2014）。それにとともに、多様な樹種からなる天然林のみならず、単一樹種で木材生産のために効率的に造成されている人工林にも生物多様性保全機能の高度発揮が期待されるようになった（清和 2013）。

森林の人工林率の高い日本では、天然林と人工林のそれぞれの長所を生かしながら、森林域全体で木材生産および生物多様性保全の両機能を高度化する必要がある。そこで、本研究は樹洞木と立枯れ木の動態や生物多様性保全における機能を明らかにすることで、重要な生息地要素を対象とした保全技術と従来の木材生産を主目的とした森林施業技術を融合した新技術の開発を目標としてきた。

今後、早急に森林の多面的機能の高度発揮を森林域全体で実現するために、新技術を導入した森林管理を現場で具体化していく必要がある。そこで本章では本研究の結果に基づいて、日本の人工林および天然林で確立されてきた従来の森林施業体系の中に樹洞木と立枯れ木の管理技術を組み込んだ新たな森林施業体系の確立に向けて議論する。

5-1 天然林施業と樹洞木・立枯れ木管理の融合

5-1-1 森林動態モデルによる将来予測

両技術の融合のためには、数十年という長期的視点を持って樹洞木と立枯れ木を管理する計画が必要である。長期計画の策定のためには、樹洞木や立枯れ木の発生や倒伏の確率に基づいた将来予測が欠かせない。また、長期の管理計画を広域で実行するために、コストや労力を低く抑えた計画とする

必要もある。

第2章では、樹木個体ベースで樹洞発生確率を予測するモデルを構築した。このモデルは樹木個体ベースの森林動態モデルにそのまま結合可能なので、森林の将来予測に基づいた管理計画の立案において有用となる。森林動態モデルと結合することで樹洞動態モデルに発展することができれば、木材生産量と生物多様性の保全効果のバランスを考慮した長期的計画の立案へ貢献できる。森林の成長モデルを構築するために必要となる関連パラメーターは、北海道の主要樹種については明らかにされてきた (Umeki 2001)。樹洞数の予測精度は結合する森林成長モデルの精度に大きく依存する。新たな更新木の発生や個体間競争の影響などを森林動態モデルに組み込んでいくための研究も進展しており (Nishimura *et al.* 2010)、今後さらなる精度の向上が期待されている。

第3章で構築した立枯れ木の寿命モデルと樹木個体ベースの森林動態モデルを結合することによって、立枯れ木の発生から倒伏までの動態を個体ベースで予測し、立枯れ木を資源として管理する計画が立案できるようになる。枯死木の発生予測に必要な死亡確率モデルの構築に必要なパラメーターは、北海道の主要樹種については明らかにされつつある (Umeki 2002)。さらに、立枯れ木や倒木の材密度の予測モデル (酒井ら 2008) が結合できれば枯死材が貯留している炭素量の動態推定も可能になるだろう。北方の針葉樹林に比較して樹種が多様な北海道の針広混交林は、複雑な資源管理計画が必要であるが、適切に管理すれば多様な木材の生産と多様な生物の保全が可能になる環境でもある。樹種毎の特性に対応した立枯れ木の寿命予測モデルに基づいて効率的に立枯れ木を管理することで、木材生産と生物多様性保全の両機能をより高いレベルで発揮させることが期待できる。

5-1-2 保残パッチの設定と管理

樹洞木と立枯れ木を管理する場所の選定も重要である。樹洞木の場合、周囲の樹木個体との競争が発生する。持続的に樹洞木を維持して機能発揮を期待するために、樹洞木のために一定面積の土地を占有する必要がある。また、単木的な管理では樹洞木が倒伏した時点で効果が失われてしまう。そこで、面的な管理を展開する場所となる保残パッチを設定して、先述した森林動態予測に基づいた順応

的な管理を実施することを提案する。

しかしながら、人口密度が高く既に高度な土地利用が展開されている地域では、保残パッチを新たに設定する際は社会的な合意の形成に困難が予想される。一般民有林に設定する際には補助金などの社会制度の整備が必要かもしれない。もし、そのような社会制度を整備し円滑に運用するとすれば、確かな根拠に基づいた保残パッチの設定・管理方針を提示する必要がある。広大な森林面積を保有するカナダでは、伐採地の 10 %程度を伐採せずに *wildlife tree patch* として残すことを推奨している (Bradford *et al.* 1995)。今後、日本の社会状況に応じた最適なパッチ管理方法を検討する必要がある。

本研究成果は保残パッチ整備の合意形成にも貢献できるだろう。例えば保残パッチの面積を検討する際には、樹洞の動態予測モデルを活用すれば目標とする樹洞木数を得るために必要な面積を提示できる。若齢林は樹洞数の期待値が低いので面積を大きくする必要がある。林齢が高くなってくるとともに樹洞数の期待値も高まるので、将来には保残パッチの面積を縮小することも可能かもしれない。

これまでも風害や土砂流出の防止のために、尾根部や河畔域に緩衝帯を設置することが奨励されてきた (今田 1973)。緩衝帯を同時に保残パッチの場とすることで木材生産の場を災害から守りながら生物多様性機能も発揮できる。しかし、尾根や河畔域のみでは生物多様性保全機能への要望に十分対応できない場合もあるだろう。その場合、土壌条件や斜面の傾斜などにより生産性が低くて林業経営が比較的難しい地域を抽出し、その地域を保残パッチに割り当てることで木材生産との競合をできるだけ回避することも有効であろう。

5-2 人工林施業と立枯れ木管理の融合

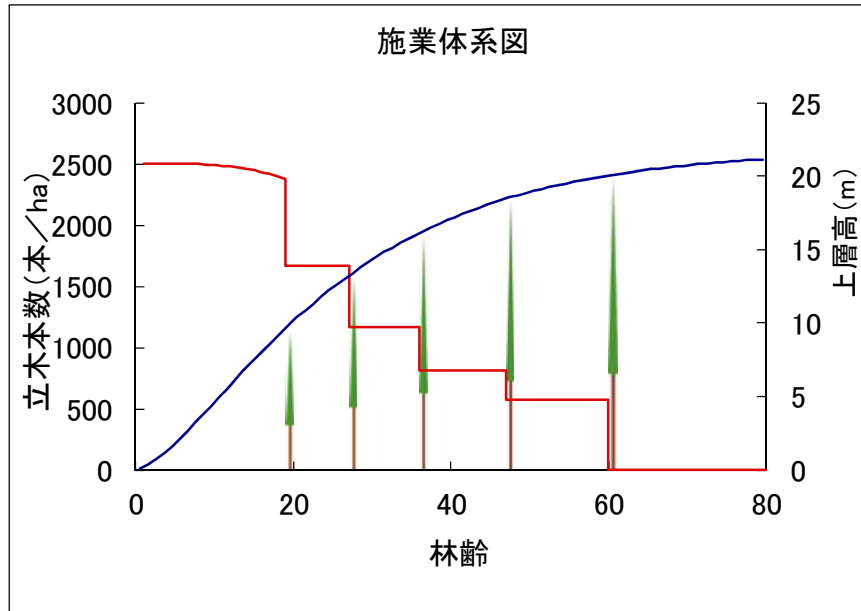
第 4 章では、人工林に保残されたトドマツ立枯れ木の樹幹内部には多様な甲虫群集が形成されていることを示した。立枯れ木の樹幹の垂直的位置の違いによって群集は異なっているのみならず、立枯れ木間での群集の変異も大きかった。トドマツ立枯れ木を利用する多様な甲虫群集を捕獲するためには、本研究で採取した 33 本の立枯れ木からの 99 本の丸太では不十分であるという結果が希薄化・外挿分析によって得られた。人工林内に相当数の立枯れ木を継続的に維持するためには、第 3 章で示し

た立枯れ木の寿命予測に基づいた数十年単位の管理計画を長期に渡って実行しなければならない。そこで、第4章では、主伐までに通常は数回予定される間伐の実施時に立枯れ木を創出・保残する保残間伐 (retention thinning) を提案した。

5-2-1 保残間伐の現場での展開方法

保残間伐をこれまでの人工林施業体系に組み込む具体例を提示する。トドマツ人工林を植栽本数 2,500 本/ha、伐期 60 年で計画した場合の典型的な施業体系を Fig. 13 に示す (滝谷ら 2015)。本数率で 30% の間伐を 4 回予定している。この施業体系の中で 3 回目と 4 回目の間伐時に立枯れ木を創出する計画とした。立枯れ木として保残する個体は、間伐候補木の中の形質不良木から選定する。立枯れ木の新規創出本数は、林齢 36 年の 3 回目の間伐時に 5 本、林齢 47 年の 4 回目の間伐時に 5 本とした (Fig. 13)。創出した立枯れ木の寿命を第3章で構築したトドマツ立枯れ木が倒伏する確率 (Table 11, Fig. 10) から計算すると、3 回目の間伐時に創出した 5 本は平均直径 17.1cm なので 4 回目の間伐時には 2.5 本、最後の主伐の時には 0.8 本まで減少すると予想される。4 回目の間伐時に創出した 5 本は平均直径 20.9cm なので主伐の時には 2.2 本まで減少すると予想される。それぞれの予想値を合計すると、その人工林で維持できる立枯れ木の本数は林齢 47 年時で 7.5 本、60 年時で 3.0 本と計算できる (Fig. 13)。

以上のような予測に基づいて立枯れ木管理の長期計画を立案し、実際の現場での倒伏状況を加味しながら順応的に立枯れ木の新規創出を行っていくことで、想定した立枯れ木本数を維持できるだろう。立枯れ木管理においては林内作業の安全性も考慮しなければならない。立枯れ木の本数の増加とともに事故の危険性も増加する。森林の高い層に生息する群集のために樹高の高い立枯れ木を保残する必要もあるが、事故の危険が少ない樹高の低い立枯れ木も混在させて創出、管理することで事故を回避するなどの方策が必要であろう。場合によっては、樹高の高い立枯れ木は林内作業の前にすべて伐倒し、作業終了後に減少した分を新たに創出して補充する方法も有効だろう。



林齢 (年)		19	27	36	47	60
間伐前	上層高 (m)	9.4	13.0	16.0	18.4	20.0
	平均直径 (cm)	8.8	13.1	17.1	20.9	24.0
	立木本数 (/ha)	2379	1666	1166	816	571
	材積 (m ³ /ha)	83.9	166.1	232.4	267.9	263.9
間伐	回数 (回)	1	2	3	4	5
	本数 (/ha)	714	500	350	245	571
	本数率 (%)	30.0	30.0	30.0	30.0	100.0
	材積 (m ³ /ha)	25.2	49.8	69.7	80.4	263.9
立枯れ木 本数	新規創出			5.0	5.0	
	11年または13年経過				2.5	2.2
	24年経過					0.8
合計				5.0	7.5	3.0

Fig. 13 Stand management plan for a Todo-fir plantation integrated with a snag management plan. A table on the lower position indicates a thinning plan (mean height of upper trees, number and mean DBH of planted trees, stand volume before and after thinning, and thinning intensity) and indicates the number of retaining snags during management plan. Modified from Takiya *et al.* (2015).

木材生産とのバランスを取りながら森林全域で目標とする樹洞木と立枯れ木の数を達成するには数十年単位の時間が必要となることが予想される。現在の二次林が成熟し多くの樹洞木が形成されるのに100年単位の時間が必要な地域もあるだろう。また、一部の甲虫が必要とする十分に腐朽の進んだ状態の立枯れ木を十分な量で提供できるようになるには、相当の時間を要するだろう。長期管理計画を実行している間にも社会情勢は変化する。これまでも森林管理者は時代の変動に対応して目標を修正しながら順応的な管理を行ってきた。今後も気候変動や新技術の開発などに伴って社会情勢は変化していくだろう。森林の多面的機能への期待が高まる中で天然林のさらなる減少も危惧される。急激に変動する現代社会に対応するために様々な森林施業技術を開発しておく必要がある。本研究が、森林の多面的機能を同時に高度発揮する技術の開発を促進することで、社会情勢の変革に柔軟に対応した森林管理に貢献できることを期待している。

学名及び和名

本文中の学名および和名は、日本に自生する樹木については米倉 (2012)、日本に自生していない樹木については米倉・梶田 (2003)、日本に生息している哺乳類については Ohdachi *et al.* (2015)、日本に生息していない哺乳類については世界哺乳類和名辞典 (今泉 1988)、日本に生息している鳥類については日本鳥学会 (2012)、日本に生息していない鳥類については山階鳥類研究所 (1980)、甲虫類については林ら (1984)、日本鞘翅目学会 (1984)、黒澤ら (1985)、上野ら (1985)、平野 (2010a)、平野 (2010b)、柴田ら (2013) に従った。

謝辞

本研究をまとめるにあたり、多くの方にご協力を頂きました。北海道大学大学院農学研究院：秋元信一教授、齋藤隆教授、低温科学研究所：原登志彦教授には本論文完成において多大なるご協力を頂きました。中国内モンゴル自治区での調査、論文執筆では、東京農工大学の丸山直樹教授（当時）、神崎伸夫准教授（当時）、時坤博士に大変お世話になりました。また、東海大学の山上明教授（当時）には枯死材を利用する甲虫の調査方法をご指導頂きました。北海道大学大学院農学研究院の渋谷正人准教授、齋藤秀之講師には、本論文のみならず北海道立総合研究機構林業試験場において多大なご助言を頂きました。

北海道各地にある道有林を管理する北海道庁道有林課および各振興局の森林室の方々には、調査地の設定、サンプルの採取など多岐に渡りご協力を頂きました。特に、立枯れ木の寿命を解析するにあたり長期プロットデータを使用させて頂き感謝を申し上げます。また、樹洞内部観察カメラの作成方法及び使用方法を丁寧に教えて頂いた松岡茂氏、突然の甲虫同定依頼を快く引き受けて頂いたうえに論文の共著者としても原稿のチェックなどご協力を頂いた平野幸彦氏と山本周平氏の皆様方に心から御礼申し上げます。

カミキリムシ、ゾウムシ、ハネカクシ、ハナノミの同定にご協力頂いた石濱宣夫氏、森本桂氏、柴田泰利氏、初宿成彦氏にも感謝いたします。齋藤均氏からは黒松内町の歌才ブナ林の調査において貴重なご助言を頂きました。藤巻裕蔵氏からは、樹洞利用種の生態について文献などの情報を頂きました。

北海道立総合研究機構林業試験場では、論文の共著者として多大なご協力を頂いた徳田佐和子氏をはじめ、野外調査で多大なるご協力を頂くとともに常日頃から貴重なご助言を頂いた八坂通泰氏、中田圭亮氏、原秀穂氏、対馬俊之氏、明石信廣氏、雲野明氏、南野一博氏の諸氏に感謝いたします。林業試験場道南支場で論文の共著者として多大な貢献を頂いた阿部友幸氏、長坂晶子氏、今博計氏にも感謝いたします。早坂一文氏は、冬期の雪上で長時間に渡る樹洞調査に毎回のように参加頂き、多大

なご貢献を頂きました。寺澤和彦氏，秋本正信氏，木幡靖夫氏，佐藤創氏，長坂有氏，滝谷美香氏，尾崎浩司氏からも貴重なご助言や調査でのご協力を頂きました。皆様に厚く御礼申し上げます。

最後に北海道大学大学院農学研究院の小池孝良特任教授に厚く御礼申し上げます。学部生時代に東京で出会っていなければ，本論文を完成させることはできませんでした。最初の出会いの地から遠く離れた北海道で，再度私に声をかけて頂いたことに心より感謝申し上げます。

引用文献

- Aakala T, Kuuluvainen T, Gauthier S, De Grandpré L (2008) Standing dead trees and their decay-class dynamics in the northeastern boreal old-growth forests of Quebec. *Forest Ecology and Management* 255:410–420
- 阿部 学 (1989) 鳥類用巣箱の哺乳類による評価. *哺乳類科学*. 29 : 37–48
- Aitken KEH, Martin K (2007) The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. *Journal of Ornithology* 148 (Suppl 2):S425–S434
- Akashi N (2009) Simulation of the effects of deer browsing on forest dynamics. *Ecological Research* 24:247–255
- Allen AW (1983) Habitat suitability index models: fisher. U.S. Fish and Wildlife Service, FWS/OBS-82/10.45, Fort Collins
- Altman J, Fibich P, Leps J, Uemura S, Hara T (2016) Linking spatiotemporal disturbance history with tree regeneration and diversity in an old-growth forest in northern Japan. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and systematics* 21:1–13
- 浅井達弘・棟方清志・洞平勝男・高橋儀昭 (1996) 枯枝から侵入する広葉樹の腐朽—萌芽木の樹幹腐朽の実態—. *光珠内季報* 104 : 1–7
- Balen JH van, Body CJH, Franeker JA van, Osieck ER (1982) Studies on hole-nesting birds in natural nest sites 1. availability and occupation of natural nest site 1. Availability and occupation of natural nest sites. *Ardea* 70:1–24
- Barlow J, Gardner TA, Araujo IS et al. (2007) Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *PNAS* 104:18555–18560
- Baranchikov Y, Akulov E, Astapenko S (2010) Bark beetle *Polygraphus proximus*: a new aggressive far eastern invader on *Abies* species in Siberia and European Russia. USDA Research Forum on Invasive Species, General Technical Report NRS-P-75

- Basset Y, Hammond PM, Barrios H, Holloway JD, Miller SE (2003) Vertical stratification of arthropod assemblages. In: Y. Basset, R. Kitching, S. Miller & V. Novotny (eds) *Arthropods of Tropical Forests*, pp17–27. Cambridge University Press, Cambridge
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2014) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-7. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Beese WJ, Dunsworth BG, Zielke K, Bancroft B (2003) Maintaining attributes of old-growth forests in coastal B.C. through variable retention. *Forestry Chronicles* 79:570–578
- Bennett AF, Lumsden LF, Nicholls AO (1994) Tree hollows as a resource for wildlife in remnant woodlands: spatial and temporal patterns. *Pacific Conservation Biology* 1:222–235
- Bradford P, Manning T, I'Anson B (1995) Wildlife tree/ stand-level biodiversity workshop proceedings. Province of British Columbia, Victoria
- Bradford J, Weishampel P, Smith ML, Kolka R, Birdsey RA, Ollinger SV, Ryan MG (2009) Detrital carbon pools in temperate forests: magnitude and potential for landscape-scale assessment. *Canadian Journal of Forest Research* 39:802–813
- Bremer LL, Farley KA (2010) Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. *Biodiversity and Conservation* 19:3893–3915
- Brunet J, Isacson G (2009) Influence of snag characteristics on saproxylic beetle assemblages in a south Swedish beech forest. *Journal of Insect Conservation* 13:515–528.
- Brush T (1983) Cavity use by secondary cavity-nesting birds and response to manipulations. *Condor* 85:461–466
- Bütler R, Angelstam P, Schlaepfer R (2004) Quantitative snag targets for the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus*. *Ecological Bulletins* 51:219–232
- Carlson A, Sandström U, Olsson K (1998) Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest. *Ardea* 86:109–119
- Carey AB (1983) Cavities in trees in hardwood forests. In: Davis et al. (eds.) *Snag habitat management:*

- Proceedings of the symposium, General Technical Report RM-99, pp 167-184, USDA Forest Service
Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins
- Carnus J-M, Parrotta J, Brockerhoff E et al. (2006) Planted forests and biodiversity. *Journal of Forestry* 104:65–77
- Carpenter SR, Kitchell JF, Hodgson JR, Cochran PA, Elser JJ, Elser MM, Lodge DM, Kretchmer D, He X (1987)
Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68:1863–1876
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and
extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies.
Ecological Monographs 84:45–67
- Cline SP, Berg AB, Wight HM (1980) Snag characteristics and dynamics in douglas-fir forests, western Oregon.
Journal of Wildlife Management 44:773–786
- Conner RN, Saenz D (2005) The longevity of large pine snags in eastern Texas. *Wildlife Society Bulletin* 33:700–
705
- Crous CJ, Samways MJ, Pryke JS (2013) Exploring the mesofilter as a novel operational scale in conservation
planning. *Journal of Applied Ecology* 50:205–214
- Dahms WG (1949) How long do ponderosa pine snags stand? Research Note No. 57, USDA Forest Service
Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Portland
- Dalke PD (1948) Some observations on den trees in the Missouri Ozarks. *Journal of Wildlife Management* 12:107
–109
- Davis JW, Goodwin GA, Ockenfels RA (1983) Snag habitat management: Proceedings of the symposium.
General Technical Report RM-99, USDA Forest Service Rocky Mountain Forest and Range Experiment
Station, Fort Collins
- DeGraaf RM, Shigo AL (1985) Managing cavity trees for wildlife in the Northeast. General Technical Report
NE-101, USDA Forest Service Northeastern Forest Experiment Station, Broomall
- Drapeau P, Nappi A, Imbeau L, Saint-Germain M (2009) Standing deadwood for keystone bird species in the

- eastern boreal forest: Managing for snag dynamics. *Forestry Chronicles* 85: 227–234
- Fan Z, Larsen DR, Shifley SR, Thompson FR (2003a) Estimating cavity tree abundance by stand age and basal area, Missouri, USA. *Forest Ecology and Management* 179:231–242
- Fan Z, Shifley SR, Spetich MA, Thompson III FR, Larsen DR (2003b) Distribution of cavity trees in midwestern old-growth and second-growth forests. *Canadian Journal of Forest Research* 33:1481–1494
- FAO (2000) Global Forest Resources Assessment 2000 Main report. FAO Forestry Paper 140, Rome
- FAO (2010) Global Forest Resources Assessment 2010 Main report. FAO Forestry Paper 163, Rome
- Floren A, Müller T, Dittrich M, Weiss M, Linsenmair KE (2014) The influence of tree species, stratum and forest management on beetle assemblages responding to deadwood enrichment. *Forest Ecology and Management* 323:57–64
- Foit J (2010) Distribution of early-arriving saproxylic beetles on standing dead Scots pine trees. *Agr For Entomol* 12:133–141
- Fox JC, Hamilton F, Ades PK (2008) Models of tree-level hollow incidence in Victorian State forests. *Forest Ecology and Management* 255:2846–2857
- Franc N, Götmark F, Økland B, Nordén B, Paltto H (2007) Factors and scales potentially important for saproxylic beetles in temperate mixed oak forest. *Biological Conservation* 135:86–98
- Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process. *BioScience* 37:550–556
- 藤森隆郎 (1991) 研究者からみた複層林の問題点. *森林科学* 2 : 64–68
- 藤森隆郎 (2003) 新たな森林管理—持続可能な社会に向けて. 全国林業改良普及協会, 東京
- 福井晶子・安田雅俊・神山和夫・金井裕 (2005) 全国的な鳥類調査「鳥の生息環境モニタリング調査」で明らかになった繁殖期の鳥類群集の種構成. *Strix* 23 : 1–29
- Garber SM, Brown JP, Wilson DS, Maguire DA, Heath LS (2005) Snag longevity under alternative silvicultural regimes in mixed-species forests of central Maine. *Canadian Journal of Forest Research* 35:787–796
- Gibb H, Pettersson RB, Hjältén J, Hilszczański J, Ball JP, Johansson T (2006) Conservation-oriented forestry and

- early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation* 129:437–450
- Gibbons P, Lindenmayer D (2002) Tree hollows and wildlife conservation in Australia. CSIRO Publishing, Collingwood
- Gibbons P, Lindenmayer DB, Barry SC, Tanton MT (2002) Hollow selection by vertebrate fauna in forests of southeastern Australia and implications for forest management. *Biological Conservation* 103:1–12
- Glover RG, Hool JN (1979) A basal area ratio predictor of loblolly pine plantation mortality. *Forest Science* 25:275–282
- Gossner MM, Floren A, Weisser WW, Linsenmair KE (2013a) Effect of dead wood enrichment in the canopy and on the forest floor on beetle guild composition. *Forest Ecology and Management* 302:404–413
- Gossner MM, Lachat T, Brunet J, Isacson G, Bouget C, Brustel H, Brandl R, Weisser WW, Müller J (2013b) Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology* 27:605–614
- Graham RT, Harvey AE, Jurgensen MF, Jain TB, Tonn, JR, Page-Dumroese DS (1994) Managing coarse woody debris in forests of the Rocky Mountains. Research Paper INT-RP-477, USDA Forest Service Intermountain Research Station, Ogden
- Graves AT, Fajvan MA, Miller GW (2000) The effects of thinning intensity on snag and cavity tree abundance in an Appalachian hardwood stand. *Canadian Journal of Forest Research* 30:1214–1220
- Gysel LW (1961) An ecological study of tree cavities and ground burrows in forest stands. *Journal of Wildlife Management* 25:12–20
- Haack RA, Slansky F Jr (1987) Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera, and Hymenoptera. p.449–486. In *Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates*, 1016pp, Wiley
- Hamilton DA Jr (1986) A logistic model of mortality in thinned and unthinned mixed conifer stands of northern Idaho. *Forest Science* 32:989–1000

- Hammond HEJ (1997) Arthropod biodiversity from *Populus* coarse woody material in north-central Alberta: a review of taxa and collection methods. *Canadian Entomologist* 129:1009–1033
- Hammond HEJ, Langor DW, Spence JR (2004) Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research* 34:1–19
- 原 秀穂・三好秀樹・徳田佐和子 (2008) 久保トドマツ人工林間伐試験地における台風被害後の林分衰退とトドマツノキクイムシの発生状況. *北海道立林業試験場研究報* 45 : 21–27
- Hara T (1985) A model for mortality in a self-thinning plant population. *Annals of Botany* 55:667–674
- Harmon ME (1982) Decomposition of standing dead trees in the southern Appalachian Mountains. *Oecologia* 52:214–215
- 橋本啓史・澤 邦之・田端敬三・森本幸裕・西尾伸也 (2006) 京都市街地における樹洞を有する樹木の特徴. *ランドスケープ研究* 69 : 529–532
- 林 匡夫・森本 桂・木元新作 (1984) 原色日本甲虫図鑑 (IV). 保育社, 大阪
- 日野輝明 (2009) 森林の管理と再生: 生物群集の考え方から. シリーズ群集生態学第6巻: 生物群集と人間活動: 27–62, 京都大学学術出版会, 京都
- 平野幸彦 (2010a) 日本産ヒラタムシ上科図説 第1巻 ヒメキノコムシ科・ネスイムシ科・チビヒラタムシ科. 昆虫文献 六本脚, 東京
- 平野幸彦 (2010b) 日本産ヒラタムシ上科図説 第2巻 ホソヒラタムシ科・キスイモドキ科・ムクゲキスイムシ科. 昆虫文献 六本脚, 東京
- Hiratsuka Y, Loman AA (1984) Decay of aspen and balsam poplar in Alberta. Information Report NOR-X-262, Environment Canada, Canadian Forestry Service, Northern Forest Research Centre, Edmonton
- Hoffman D (2011) Danger tree mitigation guidelines for managers. Technical Report 1151–2815P–MTDC. USDA Forest Service, Missoula Tech Dev Ctr, Missoula
- 北海道庁 (2001) 北海道の希少野生生物 北海道レッドデータブック 2001. 北海道, 札幌

- 北海道庁 (2013) 上川南部地域森林計画書. 北海道, 札幌
- 北海道庁 (2015) 平成 26 年度北海道林業統計. 北海道, 札幌
- 北海道林業改良普及協会 (1988) トドマツ人工林間伐の手引. 北海道林業改良普及協会, 札幌
- Holloway GL, Caspersen JP, Vanderwel MC, Naylor BJ (2007) Cavity tree occurrence in hardwood forests of central Ontario. *Forest Ecology and Management* 239:191–199
- Holub SM, Spears JDH, Lajtha K (2001) A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Canadian Journal of Forest Research* 31:1894–1902
- 北方森林学会 (2011) 北海道の森林. 北海道新聞社, 札幌
- Hosmer DW, Lemeshow S (2000) *Applied logistic regression second edition*. Wiley, New York
- 堀田昌伸・江崎保男 (2001) 樹洞営巣性鳥類の樹洞をめぐる種内・種間の相互関係：特に自然樹洞について. *日本鳥学会誌* 50 : 145–157
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution* 7:1451–1456
- Hunter Jr ML (1999) *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, New York
- Hunter Jr ML (2004) A mesofilter conservation strategy to complement fine and coarse filters. *Conservation Biology* 19:1025–1029
- 飯田知彦 (2001) 人工構造物への巣箱架設によるブッポウソウの保護増殖策. *日本鳥学会誌* 50 : 43–45
- 今田盛生 (1973) 細胞式舌状皆伐作業法の基本とその応用. *九州大学農学部演習林報告* 47 : 147–164
- 今泉吉典 (1988) *世界哺乳類和名辞典*. 平凡社, 東京
- 今関六也 (1965) 林木の材質腐朽病. *日本植物病理学会報* 31 : 248–253
- Imazeki R (1965) Stem and butt rot diseases of forest trees. *Annals of Phytopathological Society of Japan* 31:248–253 (in Japanese)
- Irmiler U, Heller K, Warnig J (1996) Age and tree species as factors influencing the populations of insects living in dead wood (Coleoptera, Diptera: Sciaridae, Mycetophilidae). *Pedobiologia* 40:134–148

- 石田 健・多賀レア (1988) 馬事公苑 (東京都内) 武蔵野自然林の植生とコゲラの穴木分布. *Strix* 7 : 213–230
- 岩田隆太郎 (2015) 木質昆虫学序説. 九州大学出版会, 福岡
- Jensen RG, Kabrick JM, Zenner EK (2002) Tree cavity estimation and verification in the Missouri Ozarks. In: Shifley SR, Kabrick JM (eds) Proceedings of the second Missouri Ozark forest ecosystem project symposium: post-treatment results of the landscape experiment. General Technical Report NC-227, pp 114–129, USDA Forest Service North Central Forest Experiment Station, St. Paul
- Johnsson K, Nilsson SG, Tjernberg M (1993) Characteristics and utilization of old Black Woodpecker *Dryocopus martius* holes by hole-nesting species. *Ibis* 135:410–416
- Jonsell M, Nittérus K, Stighäll K (2004) Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. 118:163–173
- Jonsell M, Weslien J (2003) Felled or standing retained wood—it makes a difference for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* 175:425–435
- Jonsell M, Weslien J, Ehnström B (1998) Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* 7:749–764
- Jonsson M, Ranius T, Ekvall H, Bostedt G, Dahlberg A, Ehnström B, Nordén B, Stokland JN (2006) Cost-effectiveness of silvicultural measures to increase substrate availability for red-listed wood-living organisms in Norway spruce forests. *Biological Conservation* 127:443–462
- 門松昌彦・野田真人・湊 克之・小宮圭示 (1997) 北海道大学和歌山地方演習林におけるスギ・ヒノキ複層林の施業実験 V—複層林化 15 年間の樹下植栽木の成長—. 北海道大学農学部演習林報告 54 : 159–174
- Kaila L (1993) A new method for collecting quantitative samples of insects associated with decaying wood or wood fungi. *Entomologica Fennica* 3:21–23
- Kaila L, Martikainen P, Pekka P, Evgeniy Y (1994) Saproxylic beetles (Coleoptera) on dead birch trunks decayed

- by different polypore species. *Annales Zoologici Fennici* 31:97–107
- 柿沢宏昭 (1989) 国有林経営・管理をめぐる合意形成のあり方に関する研究. 北海道大学農学部演習
林研究報告 46 : 475–509
- Kalka MB, Smith AR, Kalko EKV (2011) Bats limit arthropods and herbivory in a tropical forest. *Science* 320:71
- Kappes H, Topp W (2004) Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central
Europe. *Biodiversity and Conservation* 13:1905–1924
- Karlsson J, Nilsson SG (1977) The influence of nest-box area on clutch size in some hole-nesting passerines. *Ibis*
119:207–211
- Karp DS, Daily GC (2014) Cascading effects of insectivorous birds and bats in tropical coffee plantations.
Ecology 95:1065–1074
- Kawai D, Kawasaki Y, Shimada A, Morohashi J (2003) The wild birds of Hokkaido. Alice-sha, Sapporo (in
Japanese)
- Keen FP (1929) How soon do yellow pine snags fall? *Journal of Forestry* 27:735–737
- Keen FP (1955) The rate of natural falling of beetle-killed Ponderosa pine snags. *Journal of Forestry* 53: 720–723
- Kikuchi K, Akasaka T, Yamaura Y, Nakamura F (2013) Abundance and use of cavity trees at the tree- and
stand-levels in natural and plantation forests in Hokkaido, Japan. *Journal of Forest Research* 18:389–
397
- 気象庁 (2002) メッシュ気候値 2000 年. 気象業務支援センター, 東京
- 気象庁 (2009) 過去の気象データ検索. <http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index> (2009 年 10 月閲覧)
- 気象庁 (2015) 過去の気象データ検索 (岩見沢). [http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/nml_sfc_y
m.php?prec_no=15&block_no=47413&year=&month=&day=&view=](http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/view/nml_sfc_y
m.php?prec_no=15&block_no=47413&year=&month=&day=&view=) (2015 年 8 月閲覧)
- Kitamura K, Kobayashi M, Kawahara T (2007) Age structure of wind-felled canopy trees for Siebold's beech
(*Fagus crenata*) in the northernmost population in Karibayama, Hokkaido. *Journal of Forest Research*
12:467–472

- 小林富士雄・竹谷昭彦 (1994) 森林昆虫—総論・各論. 養賢堂, 東京
- Kobayashi K (1956) Birds of Japan in natural colours. Hoikusha, Osaka (in Japanese)
- 小林繁樹・深町 修 (2005) 山口県において同一巣箱で営巣したオシドリとオオコノハズクの記録.
山口県の自然 65 : 1-7
- 小池重人・樋口広芳 (1989) 人工営巣場所の種類と架設効果. *Strix* 8 : 1-34
- Kotaka N, Matsuoka S (2002) Secondary users of Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*) nest cavities in urban and suburban forests in Sapporo city, northern Japan. *Ornithological Science* 1:117-122
- 小高信彦 (2013) 木材腐朽プロセスと樹洞を巡る生物間相互利用：樹洞営巣網の構築に向けて. 日本生態学会誌 63 : 349-360
- 久保拓弥・粕谷英一 (2006) 「個体差」の統計モデリング. 日本生態学会誌 56 : 181-190
- 黒松内町 (1993) 北のヤシの木 歌オブナ林と新島善直の物語. ぎょうせい
- 黒澤良彦・久松定成・佐々治寛之 (1985) 原色日本甲虫図鑑 (III). 保育社, 大阪
- Lachat T, Nagel P, Cakpo Y, Attignon S, Goergen G, Sinsin B, Peveling R (2006) Dead wood and saproxylic beetle assemblages in a semi-deciduous forest in Southern Benin. *Forest Ecology and Management* 225:27-38
- Lambert RL, Lang GE, Reiners WA (1980) Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. *Ecology* 61:1460-1473
- Larson MA, Dijak WD, Thompson III FR, Millspaugh JJ (2003) Landscape-level habitat suitability models for twelve wildlife species in southern Missouri. General Technical Report NC-233, USDA Forest Service North Central Research Station, St. Paul
- Lawrence JF (1973) Host preference in Ciid beetles (Coleoptera: Ciidae) inhabiting the fruiting bodies of Basidiomycetes in North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 145: 163-212
- Lee P (1998) Dynamics of snags in aspen-dominated midboreal forests. *Forest Ecology and Management* 105: 263-272

- Lepš J, Šmilauer P (2003) Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge
- Lindbladh M, Abrahamsson M, Seedre M, Jonsell M (2007) Saproxylic beetles in artificially created high-stumps of spruce and birch within and outside hotspot areas. *Biodiversity and Conservation* 16: 3213–3226
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Donnelly CF, Tanton MT, Nix HA (1993) The abundance and development of cavities in *Eucalyptus* trees: a case study in the montane forests of Victoria, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management* 60:77–104
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Nix HA, Tanton MT, Smith AP (1991) Predicting the abundance of hollow-bearing trees in montane forests of southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 16:91–98
- Lindenmayer DB, Cunningham RB, Pope ML, Gibbons P, Donnelly CF (2000) Cavity sizes and types in Australian eucalypts from wet and dry forest types—a simple rule of thumb for estimating size and number of cavities. *Forest Ecology and Management* 137:139–150
- Lindenmayer DB, Franklin JF (2002) *Conserving Forest Biodiversity A comprehensive multiscaled approach*. Island press, Washington, DC
- Lõhmus A (2003) Do Ural owls (*Strix uralensis*) suffer from the lack of nest sites in managed forests? *Biological Conservation* 110:1–9
- Lumsden LF, Bennett AF, Silins JE (2002) Selection of roost sites by the lesser long-eared bat (*Nyctophilus geoffroyi*) and Gould's wattled bat (*Chalinolobus gouldii*) in south-eastern Australia. *Journal of Zoology* 257:207–218
- Lyon LJ (1977) Attrition of lodgepole pine snags on the Sleeping Child Burn, Montana. Res Note INT-219, USDA For Serv Intermountain For Range Exp Sta, Ogden
- MacArthur RH, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42:594–598
- 真宮靖治 (1992) 森林保護学. 現代の林学 7, 文永堂出版, 東京

- Marquis RJ, Whelan CJ (1994) Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75: 2007–2014
- Martin K, Aitken KEH, Wiebe KL (2004) Nest sites and nest webs for cavity-nesting communities in interior British Columbia, Canada: nest characteristics and niche partitioning. *Condor* 106:5–19
- 丸山直樹・時 坤・高 中信・小金沢正昭 (1996) 北部内蒙古の自然保護研究のための素描 (2) 1996 年初夏の調査行からの考察. *ワイルドライフ・フォーラム* 2 : 1–12
- 増田 泰 (2003) エゾモモンガ (*Pteromys Volans orii*) が越冬期に利用した営巣木. *知床博物館研究報告* 24 : 67–70
- 松井善喜 (1965) 北海道における造林の事業と技術の推移 北海道の森林の取扱いに関する研究 I. *林業試験場研究報告* 175 : 1–32
- 松岡 茂 (2002) キツツキ類の営巣穴内部の観察記録装置の開発 51 : 125–128
- 松岡 茂 (2010) 樹洞内観察記録装置の改良. *森林総合研究所研究報告* 9 : 37–45
- 松岡 茂・高田由紀子 (1999) キツツキ類にとっての立枯れ木と森林管理における立枯れ木の扱い. *日本鳥学会誌* 47 : 33–48
- McClelland B, Riley B, Frissell SS (1975) Identifying forest snags useful for hole-nesting birds. *Journal of Forestry* 73:414–417
- McComb W, Lindenmayer D (1999) Dying, dead, and down trees. In: Hunter ML Jr (ed) *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 335–372
- McComb WC, Bonney SA, Sheffield RM, Cost ND (1986) Den tree characteristics and abundance in Florida and south Carolina. *Journal of Wildlife Management* 50:584–591
- Metz MR, Frangioso KM, Meentemeyer RK, Rizzo DM (2011) Interacting disturbances: wildfire severity affected by stage of forest disease invasion. *Ecological Applications* 21:313–320
- Mielke JL (1950) Rate of deterioration of beetle-killed Engelmann spruce. *Journal of Forestry* 48:882–888
- 湊 克之・神沼公三郎・成田雅美・前田万寿郎・塚本光弘・杉下義幸・山ノ内誠・榎本浩志・倉岡光

- 博 (1989) 北海道大学和歌山地方演習林におけるスギ・ヒノキ複層林の施業実験 I—林内照度と樹下植栽幼樹の生長—。北海道大学農学部演習林報告 46 : 83–109
- 木材部・木材利用部 (1982) 日本産主要樹種の性質 木材の性質一覧表。林業試験場研究報告 319 : 85–126
- Monserud RA, Sterba H (1999) Modeling individual tree mortality for Austrian forest species. *Forest Ecology and Management* 113:109–123
- Moore SE, Allen HL (1999) Plantation forestry. In: Hunter ML Jr (ed) *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, pp 400–433. Cambridge University Press, New York
- Müller J, Thorn S, Baier R, Sagheb-Talebi K, Barimani HV., Seibold S, Ulyshen MD, Gossner MM (2016) Protecting the forests while allowing removal of damaged trees may imperil saproxylic insect biodiversity in the Hyrcanian beech forests of Iran. *Conservation Letters* 9:106–113
- Murakami M, Nakano S (2000) Species-specific bird functions in a forest-canopy food web. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267:1597–1601
- Nagaike T (2009) Snag abundance and species composition in a managed forest landscape in central Japan composed of *Larix kaempferi* plantations and secondary broadleaf forests. *Silva Fennica* 43:755–766
- Nakama S, Yanagawa H (2009) Characteristics of tree cavities used by *Pteromys volans orii* in winter. *Mammal study* 34:161–164
- 中野秀章 (1976) 森林水文学. 共立出版, 東京
- Nakano S, Miyasaka H, Kuhara N (1999) Terrestrial–aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology* 80:2435–2441
- Nakashizuka T, Iida S (1995) Composition, dynamics and disturbance regime of temperate deciduous forests in Monsoon Asia. *Vegetatio* 121:23–30
- Nielsen CLR, Gates RJ, Zwicker EH (2007) Projected availability of natural cavities for wood ducks in southern Illinois. *Journal of Wildlife Management* 71:875–883

Nieto A, Alexander KNA (2010) European red list of saproxylic beetles. Publication Office of the European Union, Luxembourg

新島善直・村山醸造 (1918) 新編森林美学. 成美堂, 東京

新島善直 (1923) 新編森林保護学. 三浦常吉, 東京

日本鳥学会 (2012) 日本鳥類目録改訂第7版. 日本鳥学会, 三田

日本学術会議 (2001) 地球環境・人間生活にかかわる農業及び森林の多面的な機能の評価について (答申). <http://www.scj.go.jp/ja/info/kohyo/pdf/shimon-18-1.pdf> (2017年9月9日閲覧)

日本木材保存協会 (2012) 木材保存学入門 改訂3版. 日本木材保存協会, 東京

日本鞘翅目学会 (1984) 日本産カミキリ大図鑑. 講談社, 東京

西口親雄 (1989) 森林保護から生態系保護へ. 新思索社, 東京

Nishimura N, Kato K, Sumida A, Ono K, Tanouchi H, Hoshino D, Yamamoto S, Hara T (2010) Effects of life history strategies and tree competition on species coexistence in a sub-boreal coniferous forest of Japan. *Plant Ecology* 206:29–40

Nykänen M-L, Peltora H, Quine C, Kellomäki S, Broadgate M (1997) Factors affecting snow damage of trees with particular reference to European conditions. *Silva Fennica* 31:193–213

Odachi SD, Ishibashi Y, Iwasa MA, Fukui D, Saitoh T (2015) The wild mammals of Japan second edition. SHOUKADOH Book Sellers and the Mammal Society of Japan, Kyoto

小田島輝一 (1964) トドマツ・エゾマツ類の耐久性. 林産試験場月報 155

Økland B (1996) A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology* 93:195–209

Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Accessed 11 April 2016

小野寺賢介・今 博計 (2006) スギーヒバ二段林における上木伐採方法の違いが下木の損傷率と成長

量に及ぼす影響. 日本林学会誌 88 : 546–549

Onodera K, Maruyama N, Shi K, Gao Z, Koganezawa M (2000) The effect of livestock grazing on densities of Brandt's voles and Daurian ground squirrels in Hulunber grassland, northern Inner Mongolia. *Biosphere Conservation* 3:27–33

Parish R, Antos JA, Ott PK, Di Lucca CM (2010) Snag longevity of Douglas-fir, western hemlock, and western redcedar from permanent sample plots in coastal British Columbia. *Forest Ecology and Management* 259:633–640

Perfecto I, Vandermeer JH, Bautista GL, Nuñez GI, Greenberg R, Bichier P, Langridge S (2004) Greater predation in shaded coffee farms: the role of resident neotropical birds. *Ecology* 85:2677–2681

R Core Team (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna

Ranius T, Caruso, Jonsell M, Juutinen A, Thor G, Rudolphi J (2014) Dead wood creation to compensate for habitat loss from intensive forestry. *Biological Conservation* 169:277–284

Ranius T, Jansson N (2000) The influence of forest regrowth original canopy cover and tree size on saproxylic beetles associated with old oaks. *Biological Conservation* 95:85–94

Remm J, Löhmus A, Remm K (2006) Tree cavities in riverine forests: What determines their occurrence and use by hole-nesting passerines? *Forest Ecology and Management* 221:267–277

Russell MB, Weiskittel AR (2012) Assessing and modeling snag survival and decay dynamics for the primary species in the Acadian forest of Maine, USA. *Forest Ecology and Management* 284:230–240

Saint-Germain M, Drapeau P, Buddle CM (2007) Host-use patterns of saproxylic phloeophagous and xylophagous Coleoptera adults and larvae along the decay gradient in standing dead black spruce and aspen. *Ecography* 30:737–748

齋藤 隆 (2002) 森のねずみの生態学. 京都大学学術出版会, 京都

酒井佳美・高橋正通・石塚成宏・稲垣善之・松浦陽次郎・雲野 明・中田圭亮・長坂晶子・丹波花恵・

- 澤田智志・北条良敬・玉木泰彦・総谷珠美・武田 宏・相浦秀春・山内仁人・島田博匡・岩月鉄平・山場淳史・山田隆信・前田 一・室 雅道 (2008) 材密度変化による主要な針葉樹人工林における枯死木の分解速度推定. 森林立地学会誌 50 : 153–165
- Sanderson HR (1975) Den tree management for gray squirrels. *Wildlife Society Bulletin* 3:125–131
- 佐野 明・繁田真由美 (2004) 樹洞シンポジウム「樹洞は誰のもの？—樹洞性動物の保護と樹木保全の両立を目指して—」. 樹木医学研究 8 : 23–25
- 佐野 明 (2002) コウモリ類による樹洞の利用. 樹木医学研究 6 : 21–24
- Saunders DA (1979) The availability of tree hollows for use as nest sites by white-tailed black cockatoos. *Australian Wildlife Research* 6:205–216
- Saunders DA, Smith GT, Rowley I (1982) The availability and dimensions of tree hollows that provide nest sites for cockatoos. *Australian Wildlife Research* 9:541–556
- Schamberger M, Krohn WB (1982) Status of the habitat evaluation procedures. *US Fish and Wildlife Publications Paper* 48:154–164
- Scheffer TC, Cowling EB (1966) Natural resistance of wood to microbial deterioration. *Annual Review of Phytopathology* 4:147–168
- Schulte LA, Mitchell RJ, Hunter ML Jr, Franklin JF, McIntyre RK, Palik BJ (2006) Evaluating the conceptual tools for forest biodiversity conservation and their implementation in the U.S. *Forest Ecology and Management* 232:1–11
- Science for Environment Policy (2015) Ecosystem services and biodiversity. In-depth Report 11 produced for the European Commission, DG Environment by the Science Communication Unit, UWE, Bristol (available at: <http://ec.europa.eu/science-environment-policy>)
- Scott VE (1979) Bird response to snag removal in ponderosa pine. *Journal of Forestry* 77:26–28
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity (2014) *Global Biodiversity Outlook 4*, Montreal
- 生物多様性国家戦略関係省庁連絡会議 (2014) 生物多様性国家戦略 2012–2020 の実施状況の点検結果.

- <http://www.biodic.go.jp/biodiversity/about/initiatives/files/2013tenken.pdf> (2014年12月閲覧)
- 清和研二 (2013) スギ人工林における種多様性回復の階梯—境界効果と間伐効果の組み合わせから効果的な施業方法を考える—。日本生態学会誌 63 : 251–260
- Seiwa K, Eto Y, Hishita M, Masaka K, Imaji A, Ueno N, Hasegawa Y, Konno M, Kimura M (2012) Roles of thinning intensity in hardwood recruitment and diversity in a conifer, *Cryptomeria japonica* plantation: a five-year demographic study. *Forest Ecology and Management* 269:177–187
- Shi K, Maruyama N, Koganezawa M, Gao Z (2000) The impact of settled grazing on the grassland bird community of the Nantun area, northern Inner Mongolia. *Biosphere Conservation* 2:65–74
- 柴田叡弼・富樫一巳 (2006) 樹の中の虫の不思議な生活—穿孔性昆虫研究への招待。東海大学出版部, 平塚
- 柴田泰利・丸山宗利・保科英人・岸本年郎・直海俊一郎・野村周平・Volker Puthz・島田孝・渡辺泰明・山本周平 (2013) 日本産ハネカクシ科総目録 (昆虫綱: 綱注目)。九州総合博物館研究報告第11 : 69–218
- Soulliere GJ (1988) Density of suitable wood duck nest cavities in a northern hardwood forest. *Journal of Wildlife Management* 52:86–89
- Sousa PJ, Farmer AH (1983) Habitat suitability index models: wood duck. U.S. Fish and Wildlife Service, FWS/OBS-82/10.43, Fort Collins
- Speight MCD (1989) Saproxylic invertebrates and their conservation. Nature and Environment Series No. 42, Council of Europe, Strasbourg
- Spiering DJ, Knight RL (2005) Snag density and use by cavity-nesting birds in managed stands of the Black Hills National Forest. *Forest Ecology and Management* 214:40–52
- Spiller DA, Schoener (1990) A terrestrial field experiment showing the impact of eliminating top predator on foliage damage. *Nature* 347:469–470
- Sprague JR, Talbert JT, Jett JB, Bryant RL (1983) Utility of the Pilodyn in selection for mature wood specific

- gravity in loblolly pine. *Forest Science* 29:696–701
- Stokland JN, Siitonen J, Jonsson BG (2012) *Biodiversity in deadwood*. Cambridge University Press, New York
(深澤遊・山下聡, 2014年訳, 「枯死木の中の生物多様性」), 京都大学学術出版会, 京都)
- Storaunet KO, Rolstad J (2002) Time since death and fall of Norway spruce logs in old-growth and selectively cut boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32:1801–1812
- Storaunet KO, Rolstad J (2004) How long do Norway spruce snags stand? Evaluating four estimation methods. *Canadian Journal of Forest Research* 34:376–383
- 鈴木 圭・小川 博・天野 卓・安藤元一 (2008) 丹沢山地の巣箱利用からみたニホンモモンガ *Pteromys momonga* の環境嗜好. 東京農業大学農学集報 53 : 13–18
- 鈴木知之 (2009) 朽ち木にあつまる虫ハンドブック. 文一総合出版, 東京
- Takahashi M, Sakai Y, Ootomo R, Shiozaki M (2000) Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in an old-growth *Picea–Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 30:1148–1155
- 滝谷美香・徳田佐和子・八坂通泰・原 秀穂・明石信廣 (2015) トドマツ人工林施業の手引. 北海道立総合研究機構林業試験場, 美唄
- 俵 浩三 (1979) 北海道の自然保護 その歴史と思想. 北海道大学図書刊行会, 札幌
- Temesgen H, Mitchell SJ (2005) An individual-tree mortality model for complex stands of southeastern British Columbia. *Western Journal of Applied Forestry* 20:101–109
- Ter Braak CJF (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67:1167–1179
- Tilman D (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* 405:208–211
- Tokuda M, Shoubu M, Yamaguchi D, Yukawa J (2008) Defoliation and dieback of *Abies firma* (Pinaceae) trees caused by *Parendaeus abietinus* (Coleoptera: Curculionidae) and *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) on Mount Unzen, Japan. *Applied Entomology and Zoology* 43:1–10

- Tokuda S, Ota Y, Hattori T (2007) Root and butt rot of Todo fir (*Abies sachalinensis*) caused by *Heterobasidion annosum* s.l. in Hokkaido, Japan. *Forest Pathology* 37:155–166
- Tokuda S, Ota Y, Hattori T, Shoda-Kagaya E, Sotome K (2011) The distribution of closely related large genets of *Heterobasidion parviporum* in a Todo fir (*Abies sachalinensis*) stand in Hokkaido, Japan. *Forest Pathology* 41:482-492
- 鳥田宏行 (2006) 2002 年台風 21 号により北海道十勝の防風保安林に発生した風害の要因解析. 日本森林学会 88 : 489-495
- Trotsiuk V, Hobi ML, Commarmot B (2012) Age structure and disturbance dynamics of the relic virgin beech forest Uholka (Ukrainian Carpathians). *Forest Ecology and Management* 265:181–190
- Tubbs CH, DeGraaf RM, Yamasaki M, Healy WM (1987) Guide to wildlife tree management in New England northern hardwoods. USDA General Technical Report NE-118
- Uemura S (1994) Climatic preferences and frequent co-occurrence of boreal and temperate plants in Hokkaido Island, northern Japan. *Vegetatio* 112:113–126
- 上野俊一・黒澤良彦・佐藤正孝 (1985) 原色日本甲虫図鑑 (II). 保育社, 大阪
- Ulyshen MD, Hanula JL (2009) Habitat associations of saproxylic beetles in the southeastern United States: a comparison of forest types, tree species and wood postures. *Forest Ecology and Management* 257:653–664
- Ulyshen MD, Hanula JL (2010) Patterns of saproxylic beetle succession in loblolly pine. *Agricultural and Forest Entomology* 12:187–194
- Umeki K (2001) Growth characteristics of six tree species on Hokkaido Island, northern Japan. *Ecological Research* 16:435-450
- Umeki K (2002) Tree mortality of five major species on Hokkaido Island, northern Japan. *Ecological Research* 17:575-589
- Unno A (2004) The effect of the fungus *Phellinus hartigii* on woodpecker habitat quality in Hokkaido, Japan.

Ornithological Science 3:159–161

Väisänen R, Biström O, Heliövaara K (1993) Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? *Biodiversity and Conservation* 2:95–113

Vanderwel MC, Caspersen JP, Woods ME (2006a) Snag dynamics in partially harvested and unmanaged northern hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research* 36:2769–2779

Vanderwel MC, Malcolm JR, Smith SM, Islam N (2006b) Insect community composition and trophic guild structure in decaying logs from eastern Canadian pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management* 225: 190–199

Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S* Fourth Edition. Springer, New York

Vié J-C, Hilton-Taylor C, Stuart SN (2009) *Wildlife in a changing world – an analysis of the 2008 IUCN red list of threatened species*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland

Vodka S, Konvicka M, Cizek L (2009) Habitat preferences of oak-feeding xylophagous beetles in a temperate woodland: implications for forest history and management. *Journal of Insect Conservation* 13: 553–562

von Haartman L (1957) Adaptation in hole-nesting birds. *Evolution* 11:339–347

Warren-Thomas E, Dolman PM, Edwards DP (2015) Increasing demand for natural rubber necessitates a robust sustainability initiative to mitigate impacts on tropical biodiversity. *Conservation Letters* 8:230–241

Waters JR, Noon BR, Verner J (1990) Lack of nest site limitation in a cavity-nesting bird community. *Journal of Wildlife Management* 54:239-245

Watt WR, Caceres MC (1999) *Managing for snags in the boreal forests of northeastern Ontario*. Ontario Ministry of Natural Resources, Northeast Science and Technology, TN-016

Weier RW (1966) A survey of wood duck nest sites on Mingo National Wildlife Refuge in southeast Missouri. In: Trefethen JB (ed) *Wood duck management and research: a symposium*. Wildlife Management Institute, Washington DC, pp 91–108

Weiss M, Procházka J, Schlaghamerský J, Cizek L (2016) Fine-scale vertical stratification and guild composition

- of saproxylic beetles in lowland and montane forests: similar patterns despite low faunal overlap. PLoS ONE 11:e0149506
- Wermelinger B, Flückiger PF, Obrist MK, Duelli P (2007) Horizontal and vertical distribution of saproxylic beetles (Col., Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) across sections of forest edges. Journal of Applied Entomology 131: 104–114
- Wesolowski T (2002) Anti-predator adaptations in nesting marsh tits *Parus palustris*: the role of nest-site security. Ibis 144:593–601
- Wesolowski T (2007) Lessons from long-term hole-nester studies in a primeval temperate forest. Journal of Ornithology 148 (Suppl 2):S395–S405
- Wiebe KL, Swift TL (2001) Clutch size relative to tree cavity size in northern flickers. Journal of Avian Biology 32:167–173
- Wikars LO, Sahlin E, Ranius T (2005) A comparison of three methods to estimate species richness of saproxylic beetles (Coleoptera) in logs and high stumps of Norway spruce. Canadian Entomologist 137:304–324
- Witzell J, Martín JA (2008) Phenolic metabolites in the resistance of northern forest trees to pathogens – past experiences and future prospects. Canadian Journal of Forest Research 38:2711–2727
- 山上 明 (1982) ケヤキ枯枝内甲虫群集の生態学的研究. 文明研究所紀要 3 : 55–64
- 山畑一善 (1984) 恒続林思想. (メーラー A, 1922 年原著, 「Der Dauerwaldgedanke」), 都市文化社, 東京
- 山内可奈子・山崎里美・藤巻裕蔵 (1997) 農耕・住宅地域におけるアカゲラとコアカゲラの営巣条件. 日本鳥学会誌 46 : 121–131
- 山階鳥類研究所 (1980) 世界の鳥の和名 (北アメリカの鳥). 山階鳥類研究所資料室, 東京
- 柳川 久 (1994) 小鳥用巣箱を用いたエゾモモンガの野外研究. 森林保護 241 : 20–22
- Yatskov M, Harmon ME, Krankina ON (2003) A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. Canadian Journal of Forest Research 33:1211–1226

- 米川 洋・川辺百樹 (1994) 十勝地方平野部におけるハリオアマツバメの繁殖生態. 上幌内町ひがし大雪博物館研究報告 16 : 1-11
- 米倉浩司 (2012) 日本維管束植物目録. 邑田仁 (監修) 北隆館, 東京
- 米倉浩司・梶田忠 (2003) BG Plants 和名—インデックス (YList). <http://ylist.info> (2018年1月9日閲覧)
- Yoshida T, Noguchi M, Akibayashi Y, Noda M, Kadomatsu M, Sasa K (2006) Twenty years of community dynamics in a mixed conifer–broad-leaved forest under a selection system in northern Japan. *Canadian Journal of Forest Research* 36:1363–1375
- Yoshida T, Noguchi M, Uemura S, Yanaba S, Miya H, Hiura T (2011) Tree mortality in a natural mixed forest affected by stand fragmentation and by a strong typhoon in northern Japan. *Journal of Forest Research* 16:215–222
- Yoshikawa K (1987) A study of subcortical insect community in pine trees. II Vertical distribution. *Applied Entomology and Zoology* 22:195–206
- 由井正敏 (1998) 自由集会の記録「野鳥の生息環境の保護管理—キツツキ類の保護」. ワイルドライフ・フォーラム 3 : 125–129
- Zarnowitz JE, Manuwal DA (1985) The effects of forest management on cavity-nesting birds in northwestern Washington. *Journal of Wildlife Management* 49:255–263
- Zhong H, Schowalter TD (1989) Conifer bole utilization by wood-boring beetles in western Oregon. *Canadian Journal of Forest Research* 14:943–947
- Zuur AF, Ieno EN, Smith GM (2007) *Analysing Ecological Data*. Springer, New York

附表

Appendix 1 Number of beetles that emerged from 99 sampled logs (1-m length) of Todo fir snags in Todo fir plantation forests in Hokkaido, Japan

Family	Species	Number of individuals			
		Vertical position			Total
		Basal stem	Lower trunk	Upper trunk	
Aderidae	<i>Picemelinus flabellicornis</i> (Pic)	9	0	0	9
Anthribidae	<i>Anthribus niveovariegatus</i> (Roelofs)	2	0	0	2
Cantharidae	Cantharidae sp.	0	3	2	5
	<i>Malthodes</i> sp.1	0	3	0	3
	<i>Malthodes</i> sp.2	1	3	4	8
Cerambycidae	<i>Acanthocinus orientalis</i> Ohbayashi	1	1	0	2
	<i>Anastrangalia scotodes</i> (Bates)	4	1	3	8
	<i>Megasemum quadricostulatum</i> Kraatz	1	0	0	1
	<i>Molorchus minor fuscus</i> Hayashi	1	1	0	2
	<i>Rhaphuma xenisca</i> Bates	1	1	1	3
	<i>Sciades (Miaenia) tonsus</i> (Bates)	0	3	1	4
	<i>Stenomalus japonicus</i> (Pic)	1	1	2	4
Cerylonidae	<i>Philothermus depressus</i> Sharp	42	0	0	42
	<i>Philothermus minimus</i> (Sharp)	1	0	0	1
Chrysomelidae	<i>Gastrolina depressa</i> Baly	1	0	0	1
Cïidae	<i>Cis</i> sp. 1	0	1	2	3
	<i>Cis</i> sp. 2	0	2	1	3
	<i>Cis</i> sp. 3	0	8	15	23
	<i>Ennearthron chujoi</i> Nakane et Nobuchi	0	4	13	17
	<i>Orthocis nigrosplendidus</i> (Nobuchi)	2	4	14	20
Clambidae	<i>Clambus</i> sp.	1	0	0	1
Corylophidae	Corylophidae sp.	1	2	0	3
Curculionidae	Cossoninae sp.	32	14	3	49
	<i>Xenomimetes destructor</i> Wollaston	2946	775	464	4185
Dermestidae	<i>Anthrenus japonicus</i> N. Ohbayashi	0	4	7	11
Dryophthoridae	<i>Dryophthorus konishii</i> Morimoto	1	0	0	1
Elateridae	<i>Melanotus legatus</i> Candeze	0	1	0	1
Eucnemidae	<i>Hylis</i> sp.	0	0	12	12
Latridiidae	<i>Stephostethus angusticollis</i> (Gyllenhal)	1	0	0	1
Lycidae	<i>Lycostomus modestus</i> (Kiesenwetter)	4	0	0	4

(continued)

Family	Species	Number of individuals			
		Vertical position			Total
		Basal stem	Lower trunk	Upper trunk	
Melandryidae	<i>Abdera trisignata</i> Champion	0	3	0	3
	<i>Serropalpus filiformis</i> Marseul	1	3	17	21
Melyridae	Melyridae sp.	0	3	3	6
Mordellidae	<i>Falsomordellistena yoshidai</i> (Nomura)	38	32	6	76
Nitidulidae	<i>Epuraea</i> sp.	1	0	0	1
Scolytidae	<i>Cyrtogenius luteus</i> (Blandford)	0	0	1	1
	<i>Polygraphus proximus</i> Blandford	187	171	53	411
Silvanidae	<i>Uleiota planatus</i> (Linnaeus)	0	2	1	3
Staphylinidae	<i>Anomognathus</i> sp.	0	0	1	1
	<i>Atheta</i> sp. 1	0	0	2	2
	<i>Atheta</i> sp. 2	2	0	1	3
	<i>Euryusa (Ectolabus) pipitzi</i> (Eppelsheim)	2	0	1	3
	<i>Holobus</i> sp.	1	0	0	1
	<i>Leptusa</i> sp.1	1	0	1	2
	Omalinae sp.	0	0	1	1
	<i>Sepedophilus</i> sp.	1	0	0	1
	<i>Siagonium nakanei</i> Naomi	2	0	0	2
	<i>Veraphis japonicus</i> Sawada	1	0	0	1
	<i>Zeteotomus maximus</i> (Bernhauer)	63	28	13	104
Trogossitidae	<i>Trogossita japonica</i> Reitter	1	0	0	1
Zopheridae	<i>Trachypholis variegata</i> (Sharp)	1	0	1	2