

論文 (Original article)

照葉樹原生林と他の森林環境において腐肉に誘引されたシデムシ・糞虫群集

上田 明良^{1)*}

要旨

宮崎県綾町において照葉樹原生林、壮齢針葉樹人工林、壮齢二次林、若齢二次林と開放地に腐肉を誘引餌としたピットフォールトラップを設置してシデムシ類と糞虫類を捕獲し、原生林依存種の検出と原生林と他の森林環境の群集の比較を行った。種数と多様度指数は、原生林よりも人工林や壮齢二次林の方が高い傾向がみられた。原生林依存種は検出されず、群集構造は原生林と壮齢針葉樹人工林や壮齢二次林の間に違いはなかった。多くの種は、異なる森林タイプに共通してみられる森林性ジェネラリストとみられるが、クロシデムシ、コクロシデムシおよびフトカドエンマコガネは、壮齢二次林の有意な指標種であった。一方、ツヤエンマコガネは、特に開放地と若齢二次林に多かった。これらのことから、開放地と若齢二次林は、原生林、人工林、壮齢二次林と群集構造が明確に異なっていた。

キーワード：原生林依存種、シデムシ科、コガネムシ上科食糞群、指標種、多様性、腐肉食性甲虫、ピットフォールトラップ

1. はじめに

我が国の照葉樹原生林は、低地にあることからその多くが伐採を受け、断片化・分断化されてきた(九州森林管理局 2019)。九州の照葉樹原生林もその多くが消滅してきたが、比較的広い面積を有する森林がいくつか残されている(服部ら 2003)。そのうちのひとつ、宮崎県綾町の照葉樹原生林(綾の照葉樹林)は約2,500haを有し(九州森林管理局 2019)、ユネスコエコパークに登録されている。このように、綾の照葉樹林とその生態系は貴重なものであり、様々な調査が行われてきた(Tanouchi and Yamamoto 1995 など)。また、服部ら(2005)は、綾の照葉樹林と周辺の二次林や人工林の間で植物相を比較し、二次林や人工林では照葉樹林構成種の種多様性維持が困難であることを示した。昆虫類について、Maeto et al. (2002)は四国において、照葉樹林を含む原生林のカミキリムシ群集が二次林や針葉樹人工林と大きく異なることを示し、原生林の保全が重要であるとした。しかし、これ以外で照葉樹原生林とそれ以外の森林で昆虫相を比較した例はない。

一方、我が国において、昆虫群集を指標とした森林環境評価にはチョウ類とオサムシ科(Carabidae)甲虫が広く用いられてきた(石谷 1996a, b, 尾崎ら 2004 など)。後者はピットフォール(落とし穴)トラップを用いて比較的容易に捕獲調査ができることから、研究だけでなく、環境アセスメントにおいても多用されている。これらのほかに、腐肉に誘引されるシデムシ科甲

虫と糞虫類(コガネムシ上科食糞群：本研究ではセンチコガネ科とコガネムシ科タマオシコガネ亜科)(腐肉に誘引されたシデムシ科甲虫と糞虫類を本研究では「腐肉食性甲虫」と総称する)の群集は森林環境の変化に明確に反応することが知られている(伊藤・青木 1983, 島田 1985, 島田ら 1991, 上田 2014, 2016, 上田ら 2016)。また、腐肉を誘引餌(ベイト)として用いるピットフォールトラップでは、腐肉食性甲虫が多数捕獲され、1林分1トラップでも、その群集構造を把握でき、調査地間の比較に用いることができることが知られている(上田 2015)。

そこで、照葉樹原生林に依存する種の検出と、原生林と他の森林環境の生物多様性を比較することを目的に、綾の照葉樹林を含む様々な森林環境に腐肉をベイトとしたピットフォールトラップを設置して腐肉食性甲虫を捕獲し、その群集を比較した。

2. 材料と方法

2.1 調査地

調査は、宮崎県綾町国有林のうち2096林班を除く2091～98林班および2048林班内で行った。調査地は大森岳(竹野側)林道およびその枝道から20m以上離れた様々な森林環境下の16箇所とし、樹種と林齢に応じて5つのカテゴリーに分けた。すなわち、41～93年生の壮齢針葉樹人工林5箇所を人工林(PL)、広葉樹林は林齢に応じて、184年生以上の照葉樹原生林3箇所

原稿受付：令和元年8月26日 原稿受理：令和元年12月19日

¹⁾ 森林総合研究所 北海道支所

* 森林総合研究所 北海道支所 〒062-8516 札幌市豊平区羊ヶ丘7

所 (OG)、53 と 93 年生の壮齢二次林 2 箇所 (SM)、17 ～ 26 年生の若齢二次林 3 箇所 (SY) に、2 年前の幅 20 m の帯状伐採地中央 1 箇所と土場跡の無立木地 2 箇所を開放地 (OP) とした (Table 1)。人工林のうち PL5 はヒノキ、他はスギ人工林であった (Table 1)。PL1 では調査前年に間伐が行われ、樹冠が開いていた。若齢二次林のうち SY2 は、アカマツ、ハイノキ等の疎林で樹木の生育が悪かった。また、伐採地 (OP1) への植林は行われなかった。

2.2 捕獲方法

それぞれの調査地に、魚肉を誘引餌としたピットフォールトラップ (以下トラップ) を 1 基設置した。トラップ設置場所には、あらかじめ長さ 20 cm にカットした塩ビパイプ (三菱樹脂社製 VT 94×114 (内径 94 mm、外径 114 mm)) を、片方の切り口が地表面になるように埋めておいた。トラップには排水のためにカップの上から 50 mm の側面に 2 mm 径の穴を 4 カ所開けた、口径 95 mm、高さ 170 mm の透明プラスチックカップ (旭化成 BIP-720D) を用いた。カップには殺虫・防腐を目的に、プロピレングリコール原液を約 100 ml 入れた。また、ベイトの受け皿として、カップの上から 5 mm の側面に 1.5 mm 径の穴を 3 カ所開け、同じ穴を 3 カ所開けた白色の小型プラスチックカップ (口径 42 mm、高さ 35 mm) を針金で吊した (上田 2015)。ベイトにはサバ切り身 15 g を上記と同じ白色小型カップに詰めて透明プラスチック製の蓋をし、25℃下に 4 日間放置したものを用いた。トラップ設置直前に、ベイト入りカップの蓋を臭いを出すために 1 mm 径の穴を 25 カ所開けたものに取り替え、トラップに吊した同じカップに挿入した (上田 2015)。トラップの上には金属スチルーラック (ダイソー製 300 ジョイントラック 27: 405×250 mm、高さ 30 mm) を被せ、その上に動物と雨よけのためにコンクリートブロック (390×190 mm、高さ 120 mm、11.3 kg) を載せた (上田ら 2016) (Fig. 1)。

捕獲は、林道工事のため入林できなかった 8 月を除き、毎月約 2 週間のブランクを挟みながら 2013 年 4 月下旬から 11 月下旬までの期間行った。すなわち、4 月 25 日に最初の捕獲を開始して、2 週間後の 5 月 9 日に最初の回収を行った。その後、5 月 23 日～6 月 6 日、6 月 20 日～7 月 4 日、7 月 20 日～8 月 1 日、9 月 12 日～26 日、10 月 10 日～26 日、11 月 7 日～21 日と、合計 7 回の捕獲を行った。

2.3 林況調査

2013 年 9 月 11 日の夕方と翌日の朝に、開空度を求めるため、各調査地のトラップ設置場所の真上の高さ 1.2 m 地点で全天空写真を撮影した。撮影にはデジタルカメラ (Nikon Coolpix 4500) と魚眼レンズ (Nikon FC-E8) を用いた。開空度の解析には LIA32 ver.0.378

(山本 2008) を用いた。また、9 月 11 日に、各調査地のトラップ設置場所を中心とした 10×10 m 四方内の胸高直径 (DBH) 5 cm 以上の幹の太さを測定し、樹木の種同定を行った。株立ちの木については、DBH が 5 cm 以上の幹の断面積を合計し、DBH を算出した。測定結果から、樹木密度、胸高断面積合計 (以下 BA)、平均 DBH と最大 DBH を求めた。

2.4 種同定と標本の保存

回収した標本は脱脂綿上で乾燥し、実体顕微鏡 (NIKON SMZ 1500) を用いて同定した。同定には上野ら (1985) と川井ら (2005) を用いた。標本は森林総合研究所九州支所に保管してある。

2.5 データ解析

総捕獲数、種数とシンプソンの多様度指数 (Simpson's diversity index (1/D)) のカテゴリー間の差を比較するため、Kruskal-Wallis 検定を行い、 $P < 0.05$ の場合、Tukey HSD 検定を行った。計算には JMP 8 (SAS Institute 2009) を用いた。各カテゴリーの指標種を検出するため、指標種分析 (Indicator species analysis) を行った。解析には Dufrêne and Legendre (1997) の方法を用い、計算には PC-ORD ver. 6.15 (MjM Software Design 2014) を用いた。この方法では、各カテゴリーにおける相対出現頻度 (relative abundance) とその種が捕獲された相対サイト頻度 (relative frequency) の積から算出した指標値の最大値 (Indicator value: IV) を、ランダム計算より得た平均指標値と比較検定する。各カテゴリー間の捕獲群集を比較するため、各調査地を種毎の捕獲数と Sørensen の類似度指数を用いた非計量多次元尺度構成法 (nonmetric multidimensional scaling; 以下 NMS) で座標付けし、分離状況を図示した。また、カテゴリー内の群集の均一性と、カテゴリー間の分離の有意性を多重応答順列法 (multivariate response permutation procedure; 以下 MRPP) を用いて解析した。これらの計算にも PC-ORD ver. 6.15 (MjM Software Design 2014) を用いた。腐肉食性甲虫群集と森林の状態との関係を解析するため、NMS 解析で得られた各調査地座標の各軸上の値と林齢を含む林況データの関係を直線回帰で解析した。但し、原生林の林齢に 184、土場跡の林齢にゼロ、DBH が 5 cm 以上の立木がなかった調査地の平均 DBH および最大 DBH にゼロを代入し、計算した。計算には JMP 8 (SAS Institute 2009) を用いた。

3. 結果

15 種 3,913 個体の腐肉食性甲虫が捕獲された (Appendix 1)。総捕獲数は、若齢二次林と開放地で少なく、人工林との間で有意差があった (Fig. 2)。同一カテゴリー内の捕獲数は、PL1 と SM2 で少なく、OP1 で多いことが目立った (Fig. 2)。これら総捕獲数は、

Table 1. 調査地の位置、林況データと開空度
Location, forest data and canopy opening rate of each site

Site	Vegetation category	Forest age	Latitude	Longitude	Alt. (m)	Tree ^a density per ha	Trunk basal area per ha (BA)	Mean DBH (diameter at breast height) (cm)	Maximum DBH (cm)	Canopy opening rate ^b (%)	Three dominant tree species
PL1	Conifer plantation forest	93	N32°03'56.4	E131°09'50.1	763	600	57.4	34.1	42.2	12.3	<i>Cryptomeria japonica</i>
PL2	Conifer plantation forest	63	N32°02'08.3	E131°12'30.7	267	3000	103.0	18.2	36.0	3.9	<i>Cryptomeria japonica</i> , <i>Quercus myrsinifolia</i> , <i>Machilus thunbergii</i>
PL3	Conifer plantation forest	63	N32°02'07.4	E131°12'19.7	336	2100	78.5	18.7	42.8	3.6	<i>Cryptomeria japonica</i> , <i>Quercus glauca</i> , <i>Machilus japonica</i>
PL4	Conifer plantation forest	63	N32°02'16.8	E131°12'07.9	521	2600	79.1	17.7	37.0	3.4	<i>Cryptomeria japonica</i> , <i>Quercus stenophylla</i> , <i>Cerasus jamasakura</i>
PL5	Conifer plantation forest	41	N32°03'30.5	E131°09'59.8	719	1700	75.9	23.6	31.0	2.0	<i>Chamaecyparis obtusa</i>
OG1	Old growth forest	>184	N32°02'35.2	E131°11'49.2	593	2700	97.7	13.5	86.6	1.9	<i>Distylium racemosum</i> , <i>Quercus sessilifolia</i> , <i>Machilus thunbergii</i>
OG2	Old growth forest	>184	N32°02'51.1	E131°11'33.3	589	1200	77.8	18.4	89.5	3.1	<i>Castanopsis sieboldii</i> , <i>Distylium racemosum</i> , <i>Machilus thunbergii</i>
OG3	Old growth forest	>184	N32°03'02.9	E131°11'17.1	566	1900	110.5	19.1	70.2	3.2	<i>Distylium racemosum</i> , <i>Quercus stenophylla</i> , <i>Machilus thunbergii</i>
SM1	Middle aged secondary forest	93	N32°03'18.3	E131°10'41.1	621	2400	36.9	12.1	33.4	3.2	<i>Diospyros japonica</i> , <i>Neolisteia aciculata</i> , <i>Quercus gilva</i>
SM2	Middle aged secondary forest	53	N32°01'58.9	E131°12'41.7	190	1600	37.2	14.9	32.6	2.3	<i>Quercus glauca</i> , <i>Lithocarpus glaber</i> , <i>Cerasus jamasakura</i>
SY1	Young secondary forest	26	N32°03'13.2	E131°10'54.9	612	500	12.0	16.9	24.3	10.7	<i>Swida macrophylla</i> , <i>Daphniphyllum macropodum</i> , <i>Pinus densiflora</i>
SY2	Young secondary forest	20	N32°03'48.2	E131°09'58.8	769	0	0	-	-	59.3	
SY3	Young secondary forest	17	N32°03'19.0	E131°10'17.7	650	600	9.4	11.6	29.2	31.6	<i>Lindera erythrocarpa</i> , <i>Acer rufinerve</i> , <i>Neolitsea sericea</i>
OP1	Open land (20m wide clearcut)	2	N32°01'54.3	E131°12'08.6	432	0	0	-	-	26.0	
OP2	Open land (small log yard)	-	N32°03'07.7	E131°11'09.2	546	0	0	-	-	56.5	
OP3	Open land (small log yard)	-	N32°03'20.3	E131°10'10.5	682	0	0	-	-	74.4	

^a2013年9月11日にトラップを中心とした10m四方のプロット内の胸高（約1.2m高）の太さが5cm以上の幹を測定した。Trees of which trunks at breast height (about 1.2 m high above the ground) were thicker than 5 cm were measured in the 10 m square plot of which center was the trap on 11 September, 2013.

^b2013年9月11, 12日にトラップの真上の1.2m高で全天空写真を撮影した。A hemispherical photo was taken at 1.2 m high right over the trap on 11 and 12 September, 2013.

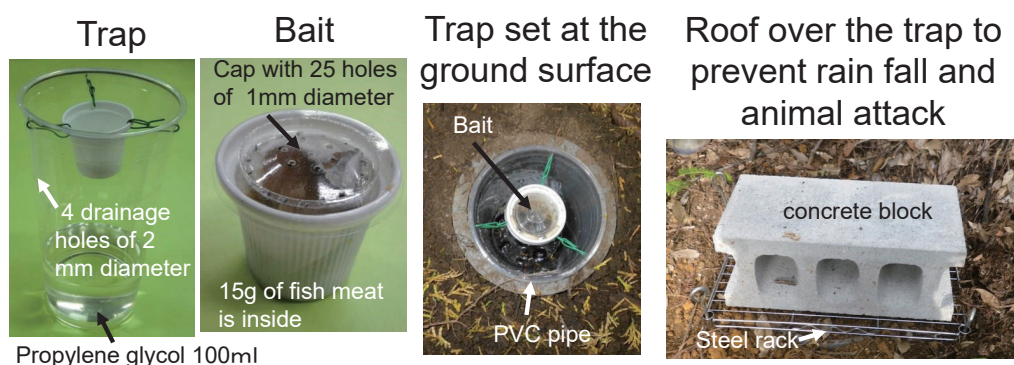


Fig.1. 腐肉を誘引餌としたピットフォールトラップ
Pitfall trap baited with carrion

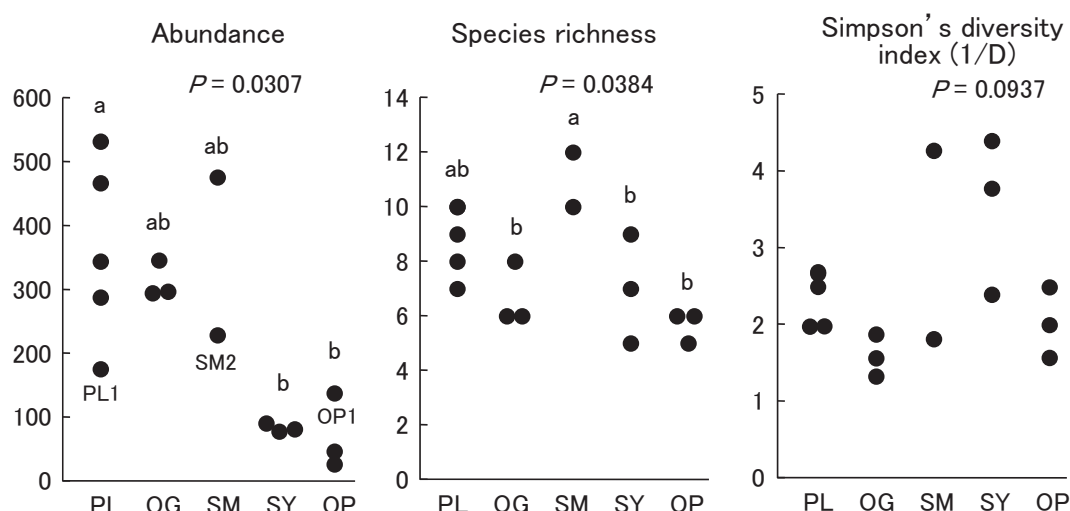


Fig. 2. 各調査地での総捕獲数 (左図)、種数 (中央図) とシンプソンの多様度指数 (1/D) (右図)
Abundance, species richness, and Simpson's diversity index (1/D) at each site.
Kruskal-Wallis 検定結果を図中に示した。上に付したアルファベットが異なるカテゴリー間に Tukey HSD 検定で有意差あり ($P < 0.05$)。カテゴリー名といくつかの座標下に記した調査地名は Table 1 を参照。
 P values in figs show the results of Kruskal-Wallis test. Different characters above points indicated significant ($P < 0.05$) differences between categories by Tukey's HSD test. Site categories below horizontal axes and site names below some points are demonstrated in Table 1.

全捕獲の 60% を占めたセンチコガネの捕獲数の影響を受けていた (Appendix 1)。種数は、原生林、若齢二次林と開放地で少なく、壮齢二次林と有意差があった (Fig. 2)。シンプソンの多様度指数は、カテゴリー間に有意な違いがなかったが、原生林で小さい傾向がみられた (Fig. 2)。

指標種分析では、クロシデムシ、コクロシデムシとフトカドエンマコガネが有意な指標種で、いずれも壮齢二次林でもっとも相対出現頻度が高かった (Table 2)。複数のカテゴリーに出現したため有意な指標種でなかった種のうち、森林性の種、すなわち人工林、原生林と壮齢二次林に多かった種では、ヨツボシモンシデムシとセンチコガネがいずれの森林タイプにも相対出現頻度が高かったのに対し、マメダルマコガネが人工林で、ヒメコブスジコガネ、コブマルエンマコガネ

とクロマルエンマコガネが原生林で相対出現頻度が低かった (Table 2)。ツヤエンマコガネは開放地と若齢二次林にほぼ限定されており、開放地でもっとも相対出現頻度が高かった (Table 2)。

NMS による群集構造解析では、2 次元が推奨された。Final stress は 4.93 と小さく、解析結果の信頼性は高かった。第一軸の寄与率が 82.7% と高かった。人工林、原生林と壮齢二次林は、総捕獲数が少なかった PL1 と SM2 を除くと、ほぼ同じ座標となった (Fig. 3)。若齢二次林と開放地の座標はばらつきが大きかったが、他の森林の座標から明確に分離していた (Fig. 3)。MRPP の結果は、群集がカテゴリー内で比較的均一で ($A = 0.313$: 全てのカテゴリーにおいてカテゴリー内の全群集が同一なら $A = 1$ となり、野外データにおいて $A > 0.3$ ならカテゴリー内の群集の均一性がかなり高いとされ

Table 2. 10個体以上捕獲された種における指標種分析結果

Results of indicator species analysis for species captured more than 10 individuals

Species	Indicator value		Relative abundance (%) in each category				
	IV	P	PL	OG	SM	SY	OP
<i>Nicrophorus concolor</i> クロシデムシ	75.9	0.016	11	0	76	6	6
<i>N. quadripunctatus</i> ヨツボシモンシデムシ	33.1	0.601	33	27	22	8	10
<i>Ptomascops morio</i> コクロシデムシ	80.1	0.025	10	7	80	1	1
<i>Trox opacotuberculatus</i> ヒメコブスジコガネ	41.0	0.227	43	11	41	5	0
<i>Phelotrupes laevistriatus</i> センチコガネ	34.6	0.315	31	35	30	4	0
<i>Panelus parvulus</i> マメダルマコガネ	31.4	0.418	18	47	35	0	0
<i>Onthophagus nitidus</i> ツヤエンマコガネ	67.2	0.054	2	0	1	30	67
<i>O. atripennis</i> コブマルエンマコガネ	46.5	0.114	46	12	35	4	2
<i>O. ater</i> クロマルエンマコガネ	40.2	0.337	50	10	39	0	0
<i>O. fodiens</i> フトカドエンマコガネ	51.7	0.036	24	4	52	21	0

カテゴリー名はTable 1を参照。Site categories are demonstrated in Table 1.

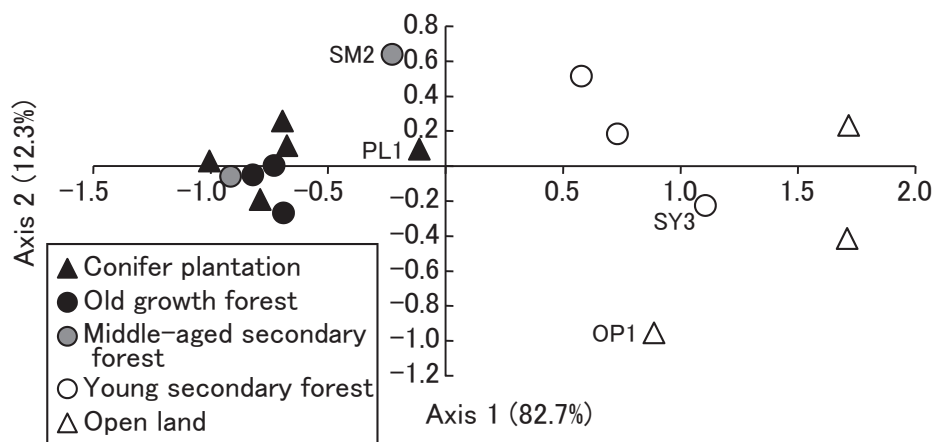


Fig. 3. 各腐肉食性甲虫の捕獲数と Sørensen の類似度指数を用いた非計量多次元尺度構成法(NMS) による各調査地の座標付けの結果

Results of nonmetric multidimensional scaling (NMS) analysis as applied to ordinate sites with Sørensen similarities of the beetle's communities for all sites.

いくつかの座標横に記した調査地名は Table 1 を参照。

Final stress = 4.93. Site names beside some coordinates are demonstrated in Table 1.

ている (McCune and Grace 2002))、カテゴリー間 は全 体で有意に分離することを示した ($P = 0.0010$)。

森林の状態と群集の関係では、NMS の第一軸値と林 齢を含む全ての林況データが有意な相関関係を示した (Table 3)。特に、樹木密度、BA と開空度の相関係数 が高かった (Table 3)。逆に、第二軸値はどの林況デー タとも相関関係はなかった (Table 3)。

4. 考察

シデムシ科甲虫のみを対象としたものを含む我が国 における腐肉食性甲虫のこれまでの調査で、森林に 多い種、若齢林や樹木密度が低い森林に多い種、開 放地に多い種、どの環境にも多い種が存在すること が知られている (Katakura and Fukuda 1975, 伊藤・青 木 1983, Katakura and Ueno 1985, Katakura et al. 1986, 島田 1985, 島田ら 1991, Ohkawara et al. 1998, Nagano and Suzuki 2003, 上田 2014, 2016, 上田ら 2016)。しか し、生息域によるタイプ分けはこれまで行われていな

Table 3. NMSの各軸値と林況データの直線回帰による相 関関係解析結果

Correlation coefficients of liner regression analyses between scores on axes of NMS result and forest data

	Axis 1		Axis 2	
	r^2	P	r^2	P
Forest age	0.49	0.0025	0.00	0.900
Tree density	0.74	< 0.0001	0.03	0.539
Trunk basal area (BA)	0.74	< 0.0001	0.01	0.685
BA of broad-leaved trees	0.30	0.0267	0.00	0.917
Mean DBH	0.46	0.0041	0.05	0.399
Maximum DBH	0.52	0.0016	0.00	0.892
Canopy opening rate	0.75	< 0.0001	0.00	0.980

い。温・寒帯域で甲虫類群集を指標種とした研究は、 オサムシ科甲虫で多く行われてきた (Niemelä et al. 1992, 石谷 1996a, b など)。Niemelä et al. (1992) は、 針葉樹林を含む 4 タイプの天然林と草地で調査を行 い、オサムシ科甲虫をその生息域から、森林と牧草地

のどちらでもみられる生息域ジェネラリスト (habitat generalist)、4 タイプの森林のいずれにも多い森林性ジェネラリスト (forest generalist)、特定の森林に多い森林性スペシャリスト (forest specialist)、草地に多い草地性種 (meadow species) に分けた。我が国においても、Niemelä et al. (1992) と同様のオサムシ科甲虫のタイプ分けが試みられているが、森林に多い種のほとんどが生息域ジェネラリストか、森林性ジェネラリストで、森林性スペシャリストとしては、放置され高齢化した二次林に多い1種があげられているだけである (松本 2009a, 2012)。松本 (2009b) は、神奈川県大磯町の照葉樹原生林でオサムシ科甲虫を調査し、1 個体だけ捕獲された種の原生林指標種の可能性を示唆しているが、情報が少ないため、森林性スペシャリストと断定はできない。オサムシ科甲虫におけるタイプ分けを本研究の腐肉食性甲虫にあてはめると、森林性スペシャリストにあたる原生林の指標種は存在せず、多くの種が森林性ジェネラリストであり、オサムシ科甲虫のこれまでの結果と似ていた。そして、このことが、壮齢以上の森林内の群集構造がほぼ一致する要因となっていた。壮齢二次林を強く選好した3種 (クロシデムシ、コクロシデムシ、フトカドエンマコガネ) は、壮齢という特定の林齢の広葉樹林に多い種と考えられ、成熟した天然林で調査した Niemelä et al. (1992) の「特定の森林に多い森林性スペシャリスト」とは異なる。このうちの1種、コクロシデムシは、林縁や樹高 8 m 以下の多様な樹種の人工林に多いことが知られている (Nagano and Suzuki 2003)。本研究では、壮齢二次林のうちより若い SM2 で、本種が突出して多かった (Appendix 1)。これらのことから、本種は若齢に近い壮齢林に多いと考えられる。また、クロシデムシとフトカドエンマコガネは、熊本市での検証 (上田 2016) においても、本研究の結果同様に壮齢二次林で個体数が多く、指標種として機能していた。今後、これらの種の生息域をより詳しく調査することで、成熟した天然林には少ないが壮齢林には多いという新たなタイプを設定する必要があると考えられる。開放地に多かった1種、ツヤエンマコガネは、草地性種にあたるが、若齢二次林にも多かった。上田 (2016) では、本種は若齢林の指標種であり、草地的環境である新植地の捕獲数が若齢林よりも少なかった。このような開放地と若齢林に多い種についても、草地性ではない新たなタイプの設定が必要と考えられる。

上田 (2016) では、林齢が高くなるほど腐肉食性甲虫の種数、捕獲数、多様度指数が増加したのに対し、本研究では種数と多様度指数が原生林で小さくなる傾向がみられた。オサムシ科甲虫においても原生林での多様性低下が知られていて、その原因は、原生林では攪乱地に多い種の相対出現頻度が低いことと、原生林依存種が少ないことにあった (Niemelä et al. 1988,

1993, Niemelä 1993)。本研究でも、オサムシ科甲虫と同様に、壮齢二次林の指標種を含む森林性種9種のうち6種が原生林で少なく、開放地の指標種に近かったツヤエンマコガネが不在で、原生林依存種は存在しなかった。上田 (2016) の調査地には原生林は含まれておらず、もっとも林齢の高い森林は63年生の壮齢二次林であった。上田 (2016) の調査地では、このまま大きな攪乱が生じないで林齢が高くなると、腐肉食性甲虫の多様性は低下していくものと予想される。

NMS による群集構造解析で、壮齢以上の森林の塊となった座標から離れていた PL1 と SM2 では、総捕獲数が少なかった。PL1 では前年に間伐が行われ、樹木密度が低く、開空度が高かった。結果には示していないが、センチコガネ捕獲数は開空度と有意な負の相関があった ($r^2 = 0.46$, $P = 0.004$)。間伐による攪乱が、最優占種であるセンチコガネの生息密度を下げたと考えられ、これが群集構造に影響した。SM2 は SM1 と同じカテゴリとして扱ったが、林齢が40年若いため、センチコガネが少なかったと考えられ、これが群集構造に影響した。センチコガネ捕獲数は、林齢と強い正の相関を持つことが知られていて (上田 2016)、本研究でも有意な正の相関がみられた ($r^2 = 0.40$, $P = 0.008$)。

NMS による群集構造解析では、若齢二次林と開放地の座標が他のカテゴリの座標と明確に離れていた。これは、これらの調査地では、壮齢以上の森林に多かったセンチコガネ、ヨツボシモンシデムシとコブマルエンマコガネが少なかったこと、また開放地の指標種に近かったツヤエンマコガネが多かったことが要因と思われる。開放地のなかでもっとも捕獲数が多く、NMS 解析の第一軸値が小さかった OP1 では、森林性のヨツボシモンシデムシが42個体捕獲された。OP1 は20 m 幅の伐採地の中央、すなわち林縁から両側10 m の場所にあつたため、飛翔性の高いヨツボシモンシデムシが、本来の生息地である林内から引きずり出されるようにベイトに誘引され捕獲されたことが、OP1 の捕獲数と第一軸値に影響したと考えられる。

NMS の第一軸値は、全ての林況データと有意に相関し、特に樹木密度、BA と開空度との相関が明確であった。上田 (2016) においても林齢、BA と開空度と寄与率81.0%の第一軸値が相関し、特に開空度との相関が明確であった。BA は森林が成熟するほど高くなり、開空度は攪乱が小さいほど低くなると考えられる。これらのことから、腐肉食性甲虫群集は、森林の成熟度や攪乱の程度の優れた指標種と考えられる。しかし、本研究において、壮齢以上の林相では、群集構造にカテゴリ間の違いはなかった。原生林では多様性が低くなる傾向があり、二次林は林齢の影響が大きいと考えられることから、今後、調査地点を増やし、カテゴリを改変することで、壮齢以上の林相における群集

構造の違いが明らかになる可能性がある。腐肉食性甲虫群集の調査は、他の昆虫の多様性調査と比べて、コストがかからず簡易であり、かつ森林環境の指標性が高いことが知られている（上田 2015, 2016）。今後、さらに多様な地域と多様な森林環境下で調査を行い、地域毎の違いや森林環境との関係についてのデータを累積し、腐肉食性甲虫群集の指標種としての有用性を明らかにしていく必要がある。

謝 辞

本研究では、森林総合研究所九州支所の中村明子氏、河野美和氏、河野富美氏にサンプル整理の助力を、同森林生態系研究グループの方々に樹木種同定の助力を、森林総合研究所の尾崎研一博士と元同北海道支所の故伊藤正仁博士に助言を、カナダ森林サービス、アトランティック林業センター（Atlantic Forestry Centre, Canadian Forest Service）の Robert Johns 博士に英文の校閲をしていただいた。また、宮崎森林管理署には、試験地の提供をしていただいた。ここに深謝する。

引用文献

- Dufrêne, M. and Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monog.*, 67, 345-366.
- 服部 保・南山 典子・石田 弘明・橋本 佳延 (2003) 九州における照葉樹林の種多様性. *人と自然*, 14, 11-19.
- 服部 保・南山 典子・武田 義明 (2005) 綾南川上流域における照葉原生林と二次林・人工林の種組成および種多様性の比較. *人と自然*, 15, 1-8.
- 石谷 正宇 (1996a) 環境指標としてのゴミムシ類（甲虫目：オサムシ科、ホソクビゴミムシ科）に関する生態学的研究. *比和科学博物館研報*, 34, 1-110.
- 石谷 正宇 (1996b) 環境指標としての地表徘徊性ゴミムシ類. *昆虫と自然*, 31 (12), 2-7.
- 伊藤 正宏・青木 淳一 (1983) 土壤動物群集による横浜市の都市環境の解析：I. ベイトトラップに集まる甲虫類. *横浜国大環境研紀要*, 9, 183-196.
- Katakura, H. and Fukuda, H. (1975) Faunal makeup of ground and carrion beetles in Kamiotoineppu, Hokkaido University Nakagawa Experiment Forest, Northern Japan, with some notes on related problems. *Bull. Col. Exp. For. Hokkaido Univ.*, 32, 75-92.
- Katakura, H. and Ueno, R. (1985) A preliminary study on the faunal make-up and spatio-temporal distribution of carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) on the Ishikari coast, northern Japan. *Jap. J. Ecol.*, 35, 461-468.
- Katakura, H., Sonoda, M. and Yoshida, N. (1986) Carrion beetle (Coleoptera, Silphidae) fauna of Hokkaido University Tomakomai experiment forest, Northern Japan, with a note on the habitat preference of a geotrupine species, *Geotrupes laevistriatus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. Col. Exp. For. Hokkaido Univ.*, 43, 43-55.
- 川井 信夫・堀 繁久・河原 正和・稲垣 政志 (2005) 日本産コガネムシ上科図説：第1巻食糞群. *昆虫文献六本脚*, 東京, 189pp.
- 九州森林管理局 (2019) 綾の照葉樹林, <http://www.rinya.maff.go.jp/kyusyu/aya/syouyoujyurin.html> (参照 2019 年 7 月 30 日).
- McCune, B. and Grace, J. B. (2002) Analysis of ecological communities. MjM Software Design, Gleneden Beach, 300pp.
- Maeto, K., Sato, S. and Miyata, H. (2002) Species diversity of longicorn beetles in humid warm-temperate forests: the impact of forest management practices on old-growth forest species in southwestern Japan. *Biodiv. Conserv.*, 11, 1919-1937.
- 松本 和馬 (2009a) 東京農工大学 Field Museum 多摩丘陵および東京都立七生公園のゴミムシ類群集と林床植生の管理. *環動昆*, 20, 115-125.
- 松本 和馬 (2009b) 神奈川県大磯町高麗山の照葉樹林のゴミムシ類群集. *森林野生動物研究会誌*, 34, 44-47.
- 松本 和馬 (2012) 東京都八王子市戸吹北緑地保全地域における林床植生の管理とゴミムシ類群集. *環動昆*, 23, 9-17.
- MjM Software Design (2014) PC-ORD ver 6.15. MjM Software Design, Gleneden Beach.
- Nagano, M. and Suzuki, S. (2003) Phenology and habitat use among Nicrophorine beetles of the genus *Nicrophorus* and *Ptomascopus* (Coleoptera: Silphidae). *Edaphologia*, 73, 1-9.
- Niemelä, J. (1993) Mystery of the missing species: species-abundance distribution of boreal ground-beetles. *Ann. Zool. Fennici.*, 30, 169-172.
- Niemelä, J., Haila, Y., Halme, E., Lahti, T., Pajunen, T. and Punttila, P. (1988) The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. *Ann. Zool. Fennici.*, 25, 107-119.
- Niemelä, J., Langer, D. and Spence, J. R. (1993) Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Western Canada. *Conserv. Biol.*, 7, 551-561.
- Niemelä, J., Spence, J. R. and Spence, D. H. (1992) Habitat associations and seasonal activity of ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) in Central Alberta. *Can. Ent.*, 124, 521-540.
- Ohkawara, K., Suzuki, S. and Katakura, H. (1998) Competitive interaction and niche differentiation among burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*) in northern Japan. *Entomol. Sci.*, 1, 551-559.

- 尾崎 研一・福山 研二・佐山 勝彦・加藤 哲哉・下村 通誉・伊藤 哲也・吉田 尚生 (2004) 北海道中央部における森林とオープンランドの蝶類群集の比較にもとづく蝶類各種の生息環境分類. 日林誌, 86, 251-257.
- 島田 正文 (1985) 市街地における公園緑地の昆虫生息に関する研究. 造園雑誌, 48 (5), 187-191.
- 島田 正文・高橋 徹雄・丸太 頼一 (1991) 公園緑地における昆虫類の生息環境に関する研究. 造園雑誌, 54 (5), 287-292.
- SAS Institute (2009) JMP 8 ver 8.0.1. SAS Institute, Cary.
- Tanouchi, H. and Yamamoto, S. (1995) Structure and regeneration of canopy species in an old-growth evergreen broad-leaved forest in Aya district, southwestern Japan. *Vegetatio*, 117, 51-60.
- 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, 514pp.
- 上田 明良 (2014) 異なるトラップで採集した植林地・広葉樹林・林道沿いのオサムシ科および腐肉食性甲虫群集. 九州森林研究, 67, 29-32.
- 上田 明良 (2015) 腐肉食性シデムシ科・コガネムシ上科食糞群を指標として用いた森林環境評価手法：捕獲におけるベイトタイプ、トラップタイプおよびトラップ数の効果. 森林総研報, 14, 1-14.
- 上田 明良 (2016) 林齢の異なる小面積林分からなる森林における腐肉食性甲虫（腐肉食性シデムシとコガネムシ上科糞虫）群集の反応. 日林誌, 98, 207-213.
- 上田 明良・刀禰 浩一・佐野 正和 (2016) 沖縄市と名護市の腐肉食性甲虫群集とその季節消長. 九州森林研究, 69, 53-57.
- 山本 一清 (2008) LIA32 ver.0.378, <http://www.agr.nagoya-u.ac.jp/~shinkan/LIA32/> (参照 2014 年 9 月 12 日).

Appendix 1. 各調査地で捕獲されたシデムシ科甲虫と糞虫類
Numbers of silphid and dung beetles collected at each site

	PL1	PL2	PL3	PL4	PL5	OG1	OG2	OG3	SM1	SM2	SY1	SY2	SY3	OP1	OP2	OP3	Total
シデムシ科 Silphidae																	
クロシデムシ <i>Nicrophorus concolor</i>	0	1	0	0	2	0	0	0	6	2	0	0	1	0	0	1	13
ヨツボシモンシデムシ <i>N. quadripunctatus</i>	51	20	28	41	127	89	22	21	59	12	18	10	10	42	3	3	556
コクシデムシ <i>Ptomascops morio</i>	1	7	0	3	1	0	0	5	4	34	0	0	1	1	0	0	57
ベッコウヒラタシデムシ <i>Calosilpha brunneicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	0	1	5
コブスジコガネ科 Trogidae																	
ヒメコブスジコガネ <i>Trox opacotureulatus</i>	0	6	2	5	0	2	0	0	2	3	1	0	0	0	0	0	21
センチコガネ科 Geotrupidae																	
オオセンチコガネ <i>Phelotrupes auratus</i>	1	3	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	8
センチコガネ <i>Phelotrupes laevistriatus</i>	92	188	195	358	262	196	299	235	346	71	26	50	12	3	1	5	2,339
コガネムシ科 Scarabaeidae																	
マメダルマコガネ <i>Panelus ovatus</i>	1	0	3	1	0	3	0	5	0	4	0	0	0	0	0	0	17
ゴホンダイコクコガネ <i>Copris acutidens</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	6
ツノコガネ <i>Liatongus minutus</i>	0	0	0	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
ニツコウコエンマコガネ <i>Caccobius nikkoensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
ツヤエンマコガネ <i>Onthophagus nitidus</i>	2	0	0	1	4	0	0	0	0	1	17	12	34	88	37	16	212
コブマルエンマコガネ <i>O. atripennis</i>	9	87	56	113	49	3	20	26	21	73	4	0	14	3	5	1	484
クロマルエンマコガネ <i>O. ater</i>	0	1	1	7	7	0	1	1	2	3	0	0	0	0	0	0	23
フトカドエンマコガネ <i>O. fodiens</i>	19	31	3	2	12	0	3	3	34	24	24	8	3	0	0	0	166
計 Total	176	344	288	532	467	295	346	297	476	229	91	82	78	138	47	27	3,913
種数 Species richness	8	9	7	10	10	6	6	8	10	12	7	5	9	6	5	6	15

調査地名はTable 1を参照。Site names are demonstrated in Table 1.

Silphid and dung beetle assemblages lured by carrion in old-growth evergreen broad-leaved forests and other forest environments

Akira UEDA^{1)*}

Abstract

To detect species dependent on old-growth evergreen broad-leaved forests and compare assemblages between old-growth and other forest environments, silphid and dung beetles were collected with using carrion baited pitfall traps in old-growths, middle-aged conifer plantations, middle-aged secondary forests, young secondary forests and open lands in the Aya district, Miyazaki Prefecture. Species richness and diversity index were higher in plantations and middle-aged secondary forests than in the old-growths. No old-growth dependent beetle species were found and beetle assemblages were not different among sites in the old-growths, middle-aged conifer plantations, and middle-aged secondary forests. Many species were forest generalists found in several forest types but *Nicrophorus concolor*, *Ptarmacops morio*, and *Onthophagus fodiens* were significant indicators of the middle-aged secondary forests. On the other hand, *Onthophagus nitidus* was abundant especially in the open lands and the young secondary forests. These collectively made up the beetle assemblages in the open lands and the young secondary forests different from the old-growths, the plantations, and the middle-aged secondary forests.

Key words: old-growth dependent species, Silphidae, coprophagous group of Scarabaeoidea, indicator species, diversity, carrion beetle, pitfall trap

Received 26 August 2019, Accepted 19 December 2019

1) Hokkaido Research Center, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

* Hokkaido Research Center, FFPRI, 7 Hitsujigaoka, Toyohira, Sapporo, 062-8516 JAPAN; e-mail: akira@ffpri.affrc.go.jp