

北海道東部における天然生落葉広葉樹林の樹洞資源の特徴 —エゾモモンガの樹洞資源利用可能性に着目して—

阿部貴之¹・藤田 航¹・二場一光¹・山下聡子¹・鈴木野々花¹
山口 翠¹・土佐泰志¹・橋本滯奈¹・内海泰弘²・押田龍夫¹

(受付：2019年4月26日，受理：2019年7月3日)

Characterization of cavities in natural deciduous forests in eastern Hokkaido, Japan, with special reference of possible nest resources for Siberian flying squirrel

Takayuki ABE, Wataru FUJITA, Ikko FUTABA, Satoko YAMASHITA, Nonoka SUZUKI,
Midori YAMAGUCHI, Taishi TOSA, Reina HASHIMOTO, Yasuhiro UTSUMI, Tatsuo OSHIDA

摘 要

樹洞に営巣する鳥類や哺乳類（以下、樹洞営巣動物）にとって、樹洞は有限かつ生活に不可欠な資源であり、樹洞の数（以下、樹洞量）はその生息地の質を反映する指標の一つである。よって、樹洞木の特徴を理解し、その地域の樹洞量を把握することは樹洞営巣動物の生態を明らかにする上で重要である。北海道にはユーラシア大陸北部一帯に生息するタイリクモモンガ *Pteromys volans* の一亜種であるエゾモモンガ *P. volans orii* が生息しており、樹洞を主な営巣資源として用いることが知られているが、樹洞量とその生息地選択に与える影響については不明である。本亜種はユーラシア個体群とは異なり、樹洞が形成されやすい落葉広葉樹のみで構成される森林にも生息するため、広葉樹林における豊富な樹洞量が本種に与える影響を評価する上で恰好の研究対象である。そこで本研究では、北海道東部の天然生落葉広葉樹林に存在するエゾモモンガの営巣木となり得る樹洞木の特徴と樹洞量を異なる森林植生間で比較検討し、本種の営巣資源に関する基礎生態学的な情報を提示することを目的とした。その結果、イタヤカエデ *Acer mono* が多い広葉樹林はミズナラ *Quercus crispula* が多い広葉樹林と比較して約1.8倍もの樹洞量を有し、これは樹種構成に起因する樹木成長率や樹洞発生率、生立木の本数の違いが反映されたためであると考えられた。また、植生に関わらず樹洞を有する樹木は樹洞が存在しない樹木よりも樹高が低い傾向が示されたが、これは、低樹高の樹木では光抑制ストレスの蓄積により樹幹が脆弱化し、腐朽が生じ易くなったためであると考えられるかもしれない。

¹帯広畜産大学野生動物学研究室

²九州大学大学院農学研究院森林生産制御学分野

¹Laboratory of Wildlife Biology, Obihiro University of Agriculture and Veterinary Medicine

²Graduate School of Agriculture, Kyushu University

緒 論

樹洞は、キツツキ類による掘削、枝折れ、凍裂などの要因で樹木に生じた破損箇所には木材腐朽菌が侵入して形成される空洞であり（例えば、安藤 2004）、樹洞に営巣する哺乳類や鳥類（以下、樹洞営巣動物）にとって、ねぐら、休息場、繁殖の場として重要な営巣資源となる（村木・柳川 2006; Nielsen et al. 2007; 小高 2013）。通常、樹洞は有限な資源であり（橋本ら 2006; 小高 2013）、ハビタット内における樹洞の数（以下、樹洞量）は樹洞営巣動物の個体群サイズの制限要因になると言われている（堀田・江崎 2001; Lohmus 2003; Figueroa-de-León et al. 2017）。したがって、樹洞を有する樹木の本数（以下、樹洞木数）や樹洞量を知ることが、樹洞営巣動物の生息地の質を把握することに繋がり（小野寺 2018）、調査対象種の基礎生態学的知見を深める基礎資料となり得ると期待される。

滑空性哺乳類であるタイリクモモンガ *Pteromys volans* は、ユーラシア大陸北部一帯に分布し、主に針葉樹林および針広混交林に生息する（Hanski et al. 2000）。完全な樹上性であり、樹洞、または枝状に造った樹上巣を巣として利用することが報告されている（柳川 1999）。北海道には本種の一亜種であるエゾモモンガ *P. volans orii* が分布しており（柳川 1999; Oshida 2009）、主に針広混交林を選好し（例えば、中野ら 1991）、カエデ類、ナラ類などの落葉広葉樹を餌資源や営巣木として利用することが知られている（柳川 1999; 浅利ら 2008）。また本亜種はユーラシア大陸に分布する個体群（以下、ユーラシア個体群）と同様に、樹洞をねぐら、休息場、繁殖場として利用することが知られている（柳川 1999; 名嘉真 2007; 浅利・柳川 2008）。

エゾモモンガは営巣木としてトドマツ *Abies sachalinensis* をよく利用することが報告されている（中野ら 1991; 増田 2003; Kadoya et al. 2010; Marugame et al. 2010）。トドマツは北海道の天然林を構成する主要な常緑針葉樹であり（甲山 2011）、その存在量は本亜種の生息地の質に影響することが予想されるが、帯広市

の天然林における調査から、本亜種は生息地の優占樹種に営巣し、樹種に対する選好性は見られないことが示唆されている（名嘉真 2007）。したがって、本亜種の生息には、特定の樹種の存在量ではなく単に樹洞の存在量が影響を与えている可能性が考えられる。

広葉樹には針葉樹よりも樹洞が形成されやすいことが報告されており（McComb and Lindenmayer 1999; 堀田・江崎 2001）、広葉樹林に生息するタイリクモモンガは、より多くの樹洞資源を利用することが可能であるかもしれない。本種の分布域南東端に位置する北海道には、ユーラシア個体群の生息環境とは異なる落葉広葉樹のみから構成される森林が存在し、エゾモモンガの生息が報告されている（村木・柳川 2006; 島本ら 2014; 松岡 2015）。したがって、北海道は広葉樹林における樹洞量が本種に与える影響を評価するための恰好の調査地であると考えられる。そこで本研究では、北海道東部の植生が異なる2つの天然生落葉広葉樹林において、エゾモモンガの営巣木となり得る樹洞木とその樹洞量を明らかにし、タイリクモモンガの基礎生態学的研究に寄与するための基礎資料を提示することを目的とした。

方 法

調査地および調査期間

北海道足寄町に位置する九州大学北海道演習林（面積 3,713ha; 北緯 43°14' 50" ~ 21' 20", 東経 143°27' 55" ~ 34' 09"; 図 1）は標高約 100 ~ 450m の丘陵地帯に位置し、総面積の約 6 割にあたる 2,289ha は、ナラ類やカンバ類、カエデ類などの落葉広葉樹のみから構成される天然生林および二次林である（岡野 1994; 中村ら 2017）。本研究では、北海道の天然林を構成する主要な落葉広葉樹であり（甲山 2011）、またエゾモモンガの営巣例が知られているイタヤカエデ *Acer mono* とミズナラ *Quercus crispula*（例えば、中野ら 1991）に着目し、演習林内に植生の異なる調査区を2箇所設置した（調査区 A および B; 面積 5.4ha; 図 1）。イタヤカエデが多くみられるア

サダ-ミズナラ群集 *Ostryo-Quercetum grosseserratae* (以下、カエデ林) を調査区 A (17-18 林班; 推定林齢 115 ~ 195 年)、ミズナラが多くみられるサワシバ-ミズナラ群集 *Carpino-Quercetum grosseserratae* (以下、ミズナラ林) を調査区 B (3 林班; 推定林齢 95 年) とした。調査期間は 2018 年 7 月 11 日 ~ 10 月 11 日であった。

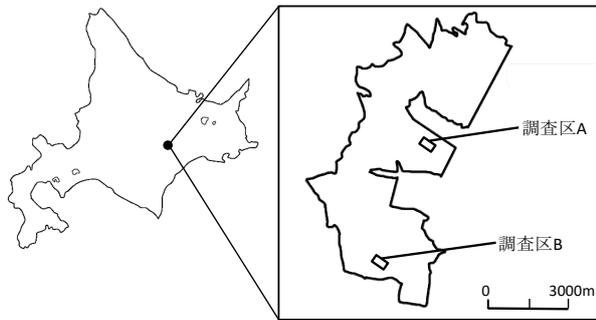


図 1. 調査地 (北海道足寄町に位置する九州大学北海道演習林) およびその中に設定された調査区。

樹洞調査

特定の動物が利用する樹洞量を把握するためには、樹洞に対象種の利用資源としての基準を設け、その樹洞が存在する樹木 (樹洞木) の特徴から樹洞の形成条件を整理する必要がある。例えば、京都府の都市林において実施されたアオバズク *Ninox scutulata* が利用する樹洞の調査では、本種が利用可能な入口直径約 10 cm を満たす樹洞のみが数えられ、樹洞木の特徴 (樹高、胸高直径、植生など) から樹洞の形成条件が議論されている (橋本ら 2006)。そこで本研究では、増田 (2003) によって報告されたエゾモモンガが利用可能な樹洞の入口の短径 2.5 cm を基準とし、樹洞資源を「樹木に存在する入口短径 2.5 cm 以上の割れ目」と定義した上で、これを満たした樹洞木の特徴と樹洞量を記録した。また、労働安全衛生規則に規定されている高所作業 (2m 以上の足場での作業) を避けるため、地上高 4 m 未満に樹洞が存在する胸高直径 (DBH) 5.0 cm 以上の樹洞木を調査対象とした。

各調査区内へランダムに 5 箇所ずつ設けた 100m × 100m の方形区内を踏査して、方形区内に存在する全ての当該樹洞木を分析対象とした。加えて、樹洞木付近に存

在する樹洞の無い DBH 5.0 cm 以上の樹木を各方形区につきランダムに 30 本選択し、これらを対照木 (コントロール) として用いた。なお、樹洞は入口短径のみで判断し、内部構造に関する調査および評価は実施しなかった。

(1) 樹洞木の調査

樹洞木について、Kadoya et al. (2010) および Marugame et al. (2010) を参考に、i) 樹種、ii) 樹高 (m)、iii) 胸高直径 (DBH) (cm)、iv) 胸高断面積 (m^2)、v) 状態 (生立木、枯死木)、vi) 成因 (キツツキ類、枝折れ、凍裂) を記録した。枯死木は樹種不明の立ち枯れ木とし、倒木は含めなかった。また、カエデ類およびサクラ類の正確な種判別が困難であったため、各々カエデ属 (*Acer* spp.) およびサクラ属 (*Cerasus* spp.) として扱った。

(2) 対照木の調査

対照木について、Kadoya et al. (2010) を参考に、i) 樹種、ii) 樹高 (m)、iii) DBH (cm)、iv) 胸高断面積 (m^2)、v) 状態 (生立木、枯死木) を記録した。

樹洞の有無と樹木の計測値との関係

樹洞の有無と樹木の特徴との関係を検討するために、各調査区内で樹洞木と対照木の計測項目を比較した。樹高、DBH の比較には Mann-Whitney の U 検定、樹種の比較には Fisher の正確確率検定、状態の比較には χ^2 独立性検定を用いた。

さらに、植生の違いにより樹洞の形成条件に相違があるのかを検討するために、調査区間で樹洞木の計測項目を比較した。樹洞木数、樹洞量、樹高、DBH の比較には Mann-Whitney の U 検定、樹種の比較には Fisher の正確確率検定、状態、成因の比較には χ^2 独立性検定を用いた。

各調査区の立木本数の差を考慮するために、上記の樹洞木数、樹洞量以外の統計解析にはランダムに抽出した各 150 本 (以下、抽出樹洞木) のデータを用いた。また各樹種の樹洞発生率 (以下、樹洞率) を考慮するために、両調査区で得られたデータをもとに、樹洞の有無を目的変数、樹種および DBH を説明変数としてロジスティック

回帰分析（確率分布＝二項分布；リンク関数＝ロジット関数；ステップワイズ法）を行い、赤池情報量基準（AIC）に基づいてモデルを選択した。さらに、得られたモデルに基づいて、再度ロジスティック回帰分析（確率分布＝二項分布；リンク関数＝ロジット関数；変数減少法）を行い、全変数の有意水準が $P < 0.01$ になるまで試行を繰り返し、その結果、有意な樹洞率を算出可能であった樹種を含むベストモデルを選択した。なお、ベストモデルの分析精度は Hosmer-Lemeshow 適合度検定を用いて検証した。また樹種については CRAN のパッケージ “caret” の `dummyVars` を用い、ダミー変数（0 または 1）に変換したものを統計解析に用いた。すべての統計解析には、統計ソフト R（ver. 3.4.2）（R development core team 2017）を用いた。

結 果

樹洞木の特徴と樹洞量

カエデ林では計 511 本（102.20 本/ha）の樹洞木に計 553 個（110.60 個/ha）の樹洞が、ミズナラ林では計 282 本（56.40 本/ha）の樹洞木に計 310 個（62.00 個/ha）の樹洞が観察された（表 1）。カエデ林に存在する樹洞木はカエデ属が最も多く（83 本、16.24%）、次いで、ミズナラ（68 本、13.31%）、アオダモ *Fraxinus lanuginosa*（56 本、10.95%）と続き、計 23 種であった（表 2）。一方、ミズナラ林に存在する樹洞木はミズナラが最も多く（51 本、18.09%）、次いで、イヌエンジュ *Maackia amurensis*（29 本、10.28%）、キハダ *Phellodendron amurense*（11 本、3.90%）と続き、計 20 種であった（表 3）。樹木の各計測値の平均±標準誤差（SE）は、カエデ林で樹高 12.83 ± 7.24m（range = 1.10 – 35.00m）、DBH 19.52 ± 20.69cm

表 1. 樹木カテゴリーごとの生立木および枯死木の本数，樹高，胸高直径

植生	樹木カテゴリー	状態	本数	平均樹高 ± 標準誤差 (m)	平均胸高直径 ± 標準誤差 (cm)
カエデ林 (調査区A)	全樹洞木	生立木	399	14.71 ± 7.18	19.84 ± 21.76
		枯死木	112	7.94 ± 4.73	18.39 ± 13.16
		計	511	12.83 ± 7.24	19.52 ± 20.69
	抽出樹洞木	生立木	118	15.54 ± 7.59	21.51 ± 23.36
		枯死木	32	8.22 ± 4.46	19.92 ± 16.56
		計	150	13.23 ± 13.23	21.18 ± 22.08
	対照木	生立木	139	15.46 ± 7.22	15.65 ± 11.86
		枯死木	11	8.51 ± 6.48	11.31 ± 4.62
		計	150	14.95 ± 7.38	15.33 ± 11.53
ミズナラ林 (調査区B)	全樹洞木	生立木	163	15.63 ± 7.98	23.61 ± 23.10
		枯死木	119	11.17 ± 7.47	23.06 ± 16.17
		計	282	13.75 ± 8.06	23.38 ± 20.44
	抽出樹洞木	生立木	78	16.52 ± 8.15	26.91 ± 26.62
		枯死木	72	11.68 ± 7.73	23.24 ± 15.11
		計	150	14.20 ± 8.29	25.15 ± 21.87
	対照木	生立木	139	18.84 ± 6.63	25.26 ± 15.81
		枯死木	11	14.83 ± 6.42	15.51 ± 6.21
		計	150	18.54 ± 6.67	24.54 ± 15.51

表 2. カエデ林で計測した樹木の存在量（本数および胸高断面積合計），樹高，および胸高直径

樹種	和名	本数とその割合 (%)		胸高断面積合計 (m ²) とその割合 (%)		平均樹高 ± 標準誤差 (m)		平均胸高直径 ± 標準誤差 (cm)	
		樹洞木	対照木	樹洞木	対照木	樹洞木	対照木	樹洞木	対照木
<i>Acer</i> spp.	カエデ属	83 (16.24)	39 (26.00)	0.84 (2.59)	0.26 (6.02)	10.17 ± 4.37	10.90 ± 3.73	9.95 ± 5.56	8.78 ± 2.65
<i>Quercus crispula</i>	ミズナラ	68 (13.31)	50 (33.33)	19.90 (61.34)	2.88 (66.67)	20.85 ± 7.51	18.55 ± 6.96	51.70 ± 32.68	22.56 ± 15.02
<i>Alnus hirsuta</i> var. <i>hirsuta</i>	ケヤマハンノキ	12 (2.35)	2 (1.33)	2.58 (7.95)	0.29 (6.71)	22.41 ± 7.90	23.70 ± 0.30	49.74 ± 17.02	42.97 ± 5.41
<i>Aria alnifolia</i>	アズキナシ	5 (0.98)	1 (0.67)	0.06 (0.19)	0.03 (0.69)	12.30 ± 4.84	19.80	11.78 ± 5.69	20.69
<i>Betula davurica</i>	ヤエガワカンバ	6 (1.17)	4 (2.67)	0.21 (0.65)	0.08 (1.85)	20.02 ± 5.71	20.08 ± 5.08	19.34 ± 8.69	14.48 ± 5.71
<i>Betula maximowicziana</i>	ウダイカンバ	2 (0.39)	0	0.07 (0.22)	—	17.10 ± 9.76	—	18.46 ± 13.50	—
<i>Betula platyphylla</i>	シラカンバ	5 (0.98)	7 (4.67)	0.37 (11.41)	0.20 (4.62)	25.20 ± 5.17	24.00 ± 4.24	30.02 ± 6.43	18.60 ± 3.71
<i>Cerasus</i> spp.	サクラ属	17 (3.33)	10 (6.67)	0.26 (0.80)	0.05 (1.16)	12.44 ± 5.33	10.84 ± 3.74	12.26 ± 6.79	8.07 ± 1.95
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	カツラ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Cornus controversa</i>	ミズキ	2 (0.39)	1 (0.67)	0.02 (0.06)	0.04 (0.93)	14.10 ± 4.10	25.50	11.62 ± 4.73	21.65
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	エゾウコギ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Euonymus hamiltonianus</i>	マユミ	1 (0.20)	0	0.01 (0.03)	—	17.00	—	10.19	—
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	アオダモ	56 (10.95)	2 (1.33)	0.52 (1.60)	0.02 (0.46)	11.03 ± 4.10	12.35 ± 3.85	9.87 ± 4.68	11.46 ± 1.91
<i>Fraxinus mandshurica</i>	ヤチダモ	0	1 (0.67)	—	0.01 (0.23)	—	18.00	—	8.91
<i>Hydrangea paniculata</i>	ノリウツギ	0	5 (3.33)	—	0.02 (0.46)	—	6.34 ± 1.67	—	6.37 ± 0.85
<i>Kalopanax septemlobus</i>	ハリギリ	3 (0.59)	1 (0.67)	0.10 (0.31)	0.02 (0.46)	19.00 ± 6.06	27.00	19.74 ± 6.15	17.83
<i>Maackia amurensis</i>	イヌエンジュ	51 (9.98)	3 (2.00)	0.91 (2.81)	0.05 (1.16)	16.34 ± 7.41	19.07 ± 5.80	14.00 ± 5.63	14.27 ± 4.63
<i>Magnolia obovata</i>	ホオノキ	1 (0.20)	1 (0.67)	0.01 (0.03)	0.02 (0.46)	13.00	18.00	10.50	15.60
<i>Ostrya japonica</i>	アサダ	6 (1.17)	5 (3.33)	0.05 (0.15)	0.15 (3.47)	9.87 ± 4.37	15.55 ± 7.23	9.58 ± 3.70	16.61 ± 6.41
<i>Phellodendron amurense</i>	キハダ	4 (0.78)	0	0.32 (0.99)	—	23.78 ± 3.64	—	30.56 ± 9.78	—
<i>Quercus dentata</i>	カシワ	1 (0.20)	0	0.01 (0.03)	—	7.00	—	8.91	—
<i>Staphylea bumalda</i>	ミツバハツギ	3 (0.59)	2 (1.33)	0.02 (0.06)	0.01 (0.23)	6.13 ± 2.42	5.20 ± 8.55	8.33 ± 2.15	9.39 ± 3.50
<i>Tilia japonica</i>	シナノキ	15 (2.93)	2 (1.33)	0.21 (0.65)	0.04 (0.93)	14.41 ± 4.32	23.15 ± 0.65	12.64 ± 4.59	15.84 ± 5.17
<i>Tilia maximowicziana</i>	オオバボダイジュ	46 (9.00)	3 (2.00)	0.56 (1.73)	0.01 (0.23)	10.93 ± 3.80	10.00 ± 5.00	11.26 ± 5.31	8.59 ± 3.50
<i>Toxicodendron trichocarpum</i>	ヤマウルシ	10 (1.96)	0	0.05 (0.15)	—	7.75 ± 2.11	—	7.27 ± 2.45	—
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	ハルニレ	2 (0.39)	0	0.07 (0.22)	—	21.00 ± 4.24	—	21.80 ± 1.13	—
<i>Abies sachalinensis</i>	トドマツ	0	0	—	—	—	—	—	—
—	枯死木	112 (21.92)	11 (7.33)	5.31 (16.37)	0.13 (3.01)	7.94 ± 5.00	8.51 ± 6.18	18.39 ± 16.34	11.31 ± 4.40
計		511	150	32.44	4.32				

ハイフォンはデータが得られなかったことを示す。

表 3. ミズナラ林で計測した樹木の存在量（本数および胸高断面積合計），樹高，および胸高直径

樹種	和名	本数とその割合 (%)		胸高断面積合計 (m ²) とその割合 (%)		平均樹高 ± 標準誤差 (m)		平均胸高直径 ± 標準誤差 (cm)	
		樹洞木	対照木	樹洞木	対照木	樹洞木	対照木	樹洞木	対照木
<i>Acer</i> spp.	カエデ属	9 (3.19)	17 (11.33)	0.35	0.34 (3.43)	13.72 ± 6.16	14.94 ± 5.80	16.20 ± 15.12	14.74 ± 6.54
<i>Quercus crispula</i>	ミズナラ	51 (18.09)	79 (52.67)	9.62	7.84 (79.11)	18.63 ± 8.07	20.65 ± 6.11	37.46 ± 31.61	31.17 ± 17.21
<i>Alnus hirsuta</i> var. <i>hirsuta</i>	ケヤマハンノキ	1 (0.35)	0	0.01	—	18.00	—	9.87	—
<i>Aria alnifolia</i>	アズキナシ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Betula davurica</i>	ヤエガワカンバ	4 (1.42)	6 (4.00)	0.61	0.39 (3.94)	30.70 ± 3.56	24.67 ± 2.74	42.26 ± 13.04	27.92 ± 7.27
<i>Betula maximowicziana</i>	ウダイカンバ	1 (0.35)	0	0.13	—	25.20	—	40.11	—
<i>Betula platyphylla</i>	シラカンバ	4 (1.42)	3 (2.00)	0.42	0.14 (1.41)	22.17 ± 12.91	20.70 ± 10.38	34.48 ± 17.26	23.63 ± 8.47
<i>Cerasus</i> spp.	サクラ属	6 (2.13)	11 (7.33)	0.07	0.18 (1.82)	12.43 ± 3.94	14.24 ± 4.27	12.15 ± 2.33	14.19 ± 2.98
<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	カツラ	3 (1.06)	0	0.14	—	14.40 ± 5.30	—	19.92 ± 13.77	—
<i>Cornus controversa</i>	ミズキ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Eleutherococcus senticosus</i>	エゾウコギ	1 (0.35)	0	<0.01	—	3.40	—	7.32	—
<i>Euonymus hamiltonianus</i>	マユミ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Fraxinus lanuginosa</i>	アオダモ	6 (2.13)	0	0.04	—	8.08 ± 0.89	—	8.67 ± 2.26	—
<i>Fraxinus mandshurica</i>	ヤチダモ	7 (2.48)	0	0.69	—	18.33 ± 6.92	—	32.56 ± 14.22	—
<i>Hydrangea paniculata</i>	ノリウツギ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Kalopanax septemlobus</i>	ハリギリ	4 (1.42)	7 (4.67)	0.33	0.44 (4.44)	12.13 ± 4.34	19.57 ± 5.34	23.87 ± 21.86	26.37 ± 11.01
<i>Maackia amurensis</i>	イヌエンジュ	29 (10.28)	9 (6.00)	0.45	0.18 (1.82)	11.70 ± 4.07	14.27 ± 8.74	12.35 ± 6.56	13.62 ± 8.74
<i>Magnolia obovata</i>	ホオノキ	6 (2.13)	2 (1.33)	0.03	0.01 (0.10)	11.43 ± 3.17	9.10 ± 2.97	8.22 ± 1.51	6.97 ± 2.66
<i>Ostrya japonica</i>	アサダ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Phellodendron amurense</i>	キハダ	11 (3.90)	1 (0.67)	0.72	0.09 (0.91)	23.05 ± 7.82	30.60	26.77 ± 10.88	34.06
<i>Quercus dentata</i>	カシワ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Staphylea bumalda</i>	ミツバハツギ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Tilia japonica</i>	シナノキ	0	0	—	—	—	—	—	—
<i>Tilia maximowicziana</i>	オオバボダイジュ	6 (2.13)	1 (0.67)	0.04	0.02 (0.20)	11.57 ± 2.57	15.30	9.49 ± 0.96	15.30
<i>Toxicodendron trichocarpum</i>	ヤマウルシ	11 (3.90)	2 (1.33)	0.05	0.01 (0.10)	8.65 ± 3.07	8.40 ± 3.39	7.23 ± 1.26	6.21 ± 0.23
<i>Ulmus davidiana</i> var. <i>japonica</i>	ハルニレ	1 (0.35)	1 (0.67)	0.15	0.04 (0.40)	14.50	19.80	43.93	21.33
<i>Abies sachalinensis</i>	トドマツ	2 (0.71)	0	0.07	—	15.50 ± 0.50	—	21.25 ± 4.22	—
—	枯死木	119 (42.20)	11 (7.33)	7.39	0.24 (2.42)	11.17 ± 7.44	14.83 ± 6.21	23.06 ± 16.10	15.51 ± 6.21
計		282	150	21.32	9.91				

(range = 5.41 – 126.69cm) であり、ミズナラ林で樹高 $13.75 \pm 8.06\text{m}$ (range = 0.70 – 32.40m)、DBH $23.38 \pm 20.44\text{cm}$ (range = 5.09 – 133.37cm) であった (表 1)。カエデ林の胸高断面積合計は 32.44 m^2 ($6.49 \text{ m}^2/\text{ha}$) であり (表 2)、ミズナラ林の胸高断面積合計は 21.32 m^2 ($4.36 \text{ m}^2/\text{ha}$) であった (表 3)。

カエデ林では樹洞木 511 本のうち 399 本 (78.08%) が生立木、112 本 (21.92%) が枯死木であり、ミズナラ林では樹洞木 282 本のうち 163 本 (57.80%) が生立木、119 本 (42.20%) が枯死木であった (表 1)。またカエデ林では樹洞 553 個のうち 52 個 (9.40%) がキツツキ、196 個 (35.45%) が枝折れ、305 個 (55.15%) が凍裂に起因するものであった。一方、ミズナラ林では樹洞 310 個のうち 72 個 (23.23%) がキツツキ、122 個 (39.35%) が枝折れ、116 個 (37.42%) が凍裂に起因するものであった。

樹洞の有無に影響する要因

カエデ林において、樹洞木は対照木と比べて有意に樹高が低かった ($P < 0.05$, Mann-Whitney's U test)。また樹種構成が異なり ($P < 0.01$, Fisher's Exact test)、樹洞木の状態にも有意な差が認められた ($P < 0.01$, Pearson's χ^2 test)。その一方、樹洞の有無による DBH の値には有意な差が認められなかった ($P = 0.24$, Mann-Whitney's U test)。ミズナラ林でも同様の結果が得られ、樹洞木はコントロールと比べて有意に樹高が低かった ($P < 0.01$, Mann-Whitney's U test)。また樹種構成が異なり ($P < 0.01$, Fisher's Exact test)、樹洞木の状態にも有意な差が認められた ($P < 0.01$, Pearson's χ^2 test)。一方、樹洞の有無による DBH の値には有意な差が認められなかった ($P = 0.12$, Mann-Whitney's U test)。

ロジスティック回帰分析の結果、AIC を基準に選択したモデルには、DBH の他に、カエデ属、ミズナラ、ヤエガワカンバ *Betula davurica*、シラカンバ *B. platyphylla*、サクラ属の複数種 *Cerasus* spp. (以下、サクラ属)、アオダモ、ノリウツギ *Hydrangea paniculata*、ハリギリ

Kalopanax septemlobus、ホオノキ *Magnolia obovata*、アサダ *Ostrya japonica*、ミツバウツギ *Staphylea bumalda*、オオバボダイジュ *Tilia maximowicziana* が含まれた。得られたモデルに対して変数減少法を適用し、再度ロジスティック回帰分析を行った結果、ベストモデルには、DBH [オッズ比 1.03; 95% 信頼区間 (1.02-1.04)]、および、樹洞率が高い樹種順に、カエデ属 [0.21 ; (0.14-0.33)]、サクラ属 [0.14 ; (0.07-0.26)]、アサダ [0.12 ; (0.04-0.39)]、ヤエガワカンバ [0.09 ; (0.03-0.22)]、ハリギリ [0.08 ; (0.03-0.23)]、シラカンバ [0.08 ; (0.03-0.20)]、ミズナラ [0.06 ; (0.04-0.09)] が含まれた。ベストモデルは、DBH が大きい樹木ほど樹洞が形成されやすくなり、また樹種によってその程度が異なることを示した。しかしながら、両調査区で多く見られたカエデ属とミズナラにおいて、カエデ属はミズナラより DBH が小さいにもかかわらず、樹洞が形成され易い傾向が認められた (図 2)。

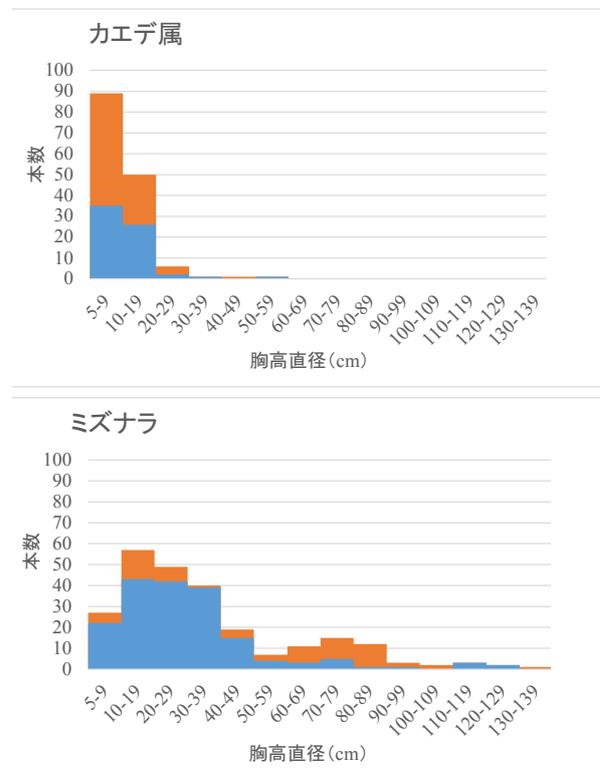


図 2. 両調査地に生育するカエデ属およびミズナラの胸高直径の分布。

オレンジは樹洞木数、青色はコントロール数を表す。

異なる植生間での樹洞木の比較

カエデ林は、ミズナラ林と比較して樹洞木数 ($P < 0.01$, Mann-Whitney's U test)、樹洞量 ($P < 0.01$, Mann-Whitney's U test)、生立木数 ($P < 0.01$, Mann-Whitney's U test) が有意に多かったが、枯死木数には有意差が認められなかった ($P = 0.76$, Mann-Whitney's U test)。またカエデ林はミズナラ林よりも DBH が有意に小さく ($P < 0.01$, Mann-Whitney's U test)、構成樹種 ($P < 0.01$, Fisher's Exact test)、樹洞木の状態 ($P < 0.01$, Pearson's χ^2 test)、樹洞の成因 ($P < 0.01$, Pearson's χ^2 test) に有意な差が認められたが、樹高には有意差が認められなかった ($P = 0.36$, Mann-Whitney's U test)。

考 察

樹洞の有無に影響する要因

樹洞の有無には樹木ごとに存在する樹洞率が影響し、例えば DBH や樹種は樹洞率に関わる主要因であるとされてきた (Fan et al. 2003a)。しかし本研究において、両調査区ともに DBH による樹洞形成への影響は見られず、その一方で、樹洞の形成に樹高、樹種、状態が寄与していた。樹種について、本結果は各樹種で樹洞率の程度が異なるという先行研究 (Fan et al. 2003b; 小野寺 2018) の結果を支持しており、本調査地でも同様の傾向が認められた。また樹高について、植生に因らず低樹高の樹木ほど樹洞が形成されやすい傾向が示されたが、この理由として樹木間の競合が考えられる (例えば、Umeki 2001; Enoki et al. 2018)。光を巡る競合では隣接する樹木間で樹高に影響を与えることが知られており (Weiner and Thomas 1986)、また、樹高の差異に起因する光抑制などの環境ストレスは樹木の生理機能へ悪影響を及ぼし、樹木が腐朽や疾病に対して脆弱となることが報告されている (Boddy and Rayner 1983)。実際に、北海道静内町のエゾヤマザクラ *Prunus sargentii* 並木では、後継樹がその日照条件の悪さから衰弱し、樹木サイズが

小さい場合でも樹幹が腐朽した例が報告されている (山口・田中 1995)。本調査地においても低樹高の樹木は高樹高のものより多くの光抑制ストレスを蓄積し、それが樹幹の脆弱化を惹起したため、樹洞が形成されやすかったのかもしれない。

各樹種の樹洞率について、小野寺 (2018) は、北海道南部の広葉樹林で樹洞の有無に関する調査を行い、その樹洞率はイタヤカエデが最も高く、次いでシラカンバ、ミズナラの順であると推定しており、北海道立林業試験場道南支場 (2007) もこの結果を支持している。本調査地においても、ロジスティック回帰分析の結果、各樹種の樹洞率について先行研究と同様の傾向がみられた。したがって、北海道の広葉樹林では樹種ごとに一定の樹洞率が存在し、これらが森林全体の樹洞量に反映されたのかもしれない。

異なる植生間での樹洞木の比較

1. 樹洞量

森林内の樹洞数は、樹木の特徴 (DBH および樹種) や環境条件 (立木密度、胸高断面積合計、林齢、組成など)、攪乱によって変動することが知られている (Fan et al. 2003a, b; Temesgen et al. 2008; Lindenmayer et al. 2012)。オーストラリア南東部では、山火事および過去の伐採の影響による樹洞数減少が危惧されている (Lindenmayer et al. 2012)。しかしながら、本研究で用いた両調査区には人為的影響は及んでおらず、攪乱による影響は排除して問題ないと判断される。一方、北米では、森林内の樹洞数が立木密度と正の相関を示すことが示唆されており (Temesgen et al. 2008)、ミズナラ林より立木密度が高かったカエデ林において、より多くの樹洞が存在したのかもしれない。

2. 樹種

各樹種で樹洞率が異なることから、既述の通り森林内の樹洞数は樹種構成によって変動する可能性がある。また先行研究 (橋本ら 2006; 小野寺 2018) により、各樹種の樹洞率は、その物理的な強度および耐朽性に依じて異なることが示唆されている。両調査区で多くみられた

樹種を比較すると、カエデ属はミズナラよりも高い樹洞率を示した。両種の耐朽性に着目すると、イタヤカエデはミズナラよりも心材が腐朽しやすいことが報告されており（浅井ら 1996）、また両種の樹洞率は心材腐朽の発生率と関連することが示唆されている（小野寺 2018）。したがって、両調査区で見られた樹洞量の相異には、イタヤカエデの様な樹洞率の高い樹種の占有割合の違いが影響したのかもしれない。

3. 樹洞木のサイズ（樹高および DBH）

異なる植生間における樹洞量の差異に関して、樹洞木の平均樹高は樹洞量に影響せず、その一方で、樹洞木の平均 DBH が小さいカエデ林にはミズナラ林よりも多くの樹洞が存在した。この理由として、各樹種の DBH 成長率の違いが挙げられる。樹木の成長率は種によって異なるため、一般に、同齢の樹木であっても、種ごとにそのサイズは異なっている。橋本ら（2006）は、クスノキ *Cinnamomum camphora* の樹洞が太い巨樹にのみ形成されることを明らかにし、樹種間で見られる樹洞率の違いには、それらの生育期間を考慮する必要があると述べている。両調査区で多く見られた樹種では、ミズナラの方がイタヤカエデより成長率が高く（Umeki 2001）、DBH に対するイタヤカエデの高い樹洞率は、その低い成長率が原因であることが示唆されている（小野寺 2018）。本研究においても、カエデ属およびミズナラの成長率の違いが全体的な樹洞率の差異を惹起し、その結果として樹洞木の平均 DBH および樹洞量に相異が生じたのかもしれない。

4. 状態および成因

両調査区に存在する樹洞木の多くは枯死木であり、また樹洞木の状態に応じてその成因も異なっていた。この理由として、天然生林の森林動態が影響したことが考えられる。一般に天然更新後の二次林には多様な樹種が生育するが、北海道や東北地方では寿命の短いカバノキ属 *Betula* spp. 等が先駆樹として定着する（松木 2011）。両調査区にはカバノキ属であるウダイカンバ *B. maximowicziana* やシラカンバが定着しており、天然更新直後に一斉に生育したこれらの先駆樹が寿命に達したた

め、両調査区で枯死木の存在密度が高かったのかもしれない。

また樹洞の成因に着目すると、キツツキ樹洞の多くは枯死木に存在した（カエデ林：52 個中 44 個が枯死木；ミズナラ林：72 個中 64 個が枯死木）。一般に、多くのキツツキ類は営巣および採餌場所として立枯れ木に高い選好性を示し（松岡・高田 1999）、北海道に分布するアカゲラ *Dendrocopos major* やコゲラ *D. kizuki* も同様に腐朽した立枯れ木を選好する傾向がある（石田・多賀 1988；山内ら 1997）。本調査地においても、両種が枯死木を選好して掘削したため、両調査区に多くのキツツキ樹洞がみられた可能性は高い。一方、凍裂樹洞の多くは生立木に見られ（カエデ林：305 個中 273 個が生立木；ミズナラ林：116 個中 95 個が生立木）、枯死木にはあまり見られなかった。凍裂は厳冬期に樹幹が割裂する現象であるが、一般に春期には閉塞する程度の弱い損傷である（佐野 1996）。枯死木に存在する凍裂樹洞数が少なかったことから、本調査地における凍裂は樹木の立ち枯れを惹起する損傷としてではなく、逆に生立木に多くの樹洞資源を提供する樹洞の成因として機能したことが示唆される。

エゾモモンガの資源利用可能性

両調査区にみられた多くの落葉広葉樹種（カエデ属、ミズナラ、ケヤマハンノキ *Alnus hirsuta* var. *hirsuta*、ウダイカンバ、シラカンバ、サクラ属、ヤチダモ *Fraxinus mandshurica*、ハリギリ、ホオノキ、キハダ、カシワ *Quercus dentata*、シナノキ *Tilia japonica*）については、これまでに針広混交林や広葉樹林に生息するエゾモモンガによる樹洞利用例が報告されており（中野ら 1991；増田 2003；名嘉真 2007；Kadoya et al. 2010；Marugame et al. 2010）、特にイタヤカエデは落葉広葉樹の中でも営巣木として高い利用性が認められている（中野ら 1991；Kadoya et al. 2010）。したがって、カエデ属の樹洞木が数多く存在するカエデ林は本亜種により多くの営巣資源を提供することが可能であるかもしれない。

しかしながら、エゾモモンガはカエデ属が多く見られ

ない平野部の耕地防風林（辻ら 2004）や人工林にも生息するため（柳川 1994）、カエデ属の豊富さのみが本亜種の生息地選択の要因であるとは断言できない。ユーラシア個体群において、餌資源量が本種の生息に影響を及ぼすことが報告されている（Hanski et al. 2000）ことから、落葉広葉樹林に生息する本亜種に関しても採食物の確認や生態調査を行うことで生息地の環境を詳細に評価できるかもしれない。さらに、両調査区には今回成因を記録した樹洞の他、“幹折れ跡”、“幹と枝の間”、“木のねじれ”にも樹洞が存在したことから、落葉広葉樹林はエゾモモンガにさらに多様な成因の営巣資源を提供可能であるかもしれない。これらについては今後の研究課題であろう。

謝 辞

本研究を行うにあたり、九州大学北海道演習林の職員の皆様には大変お世話になりました。心より御礼申し上げます。御助言を賜りました帯広畜産大学保全生態学研究室の赤坂卓美助教、野生動物管理学研究室の浅利裕伸特任講師、および植生管理学研究室の佐藤雅俊助教に心から感謝致します。また、調査に御協力頂いた三塚若菜氏、山口藍氏に深く感謝申し上げます。

引用文献

安藤元一. 2004. 樹洞シンポジウム要旨：樹洞はだれのもの. リスとムササビ 13: 7-10.

Boddy L, Rayner ADM. 1983. Origins of decay in living deciduous trees: the role of moisture content and a re-appraisal of the expanded concept of tree decay. *New Phytologist* 94: 623-640.

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.

浅利裕伸, 山口裕司, 柳川久. 2008. 野外観察によって確認されたエゾモモンガの採食物. *森林野生動物研究会誌* 33: 7-11.

浅利裕伸, 柳川久. 2008. 分断された狭小森林に生息するエゾモモンガ *Pteromys volans orii* による巢の利用. *Wildlife Conservation Japan* 11: 7-10.

Enoki T, Hishi T, Tashiro N. 2018. Changes in the effects of neighboring trees on tree growth and mortality in a temperate mixed forest for 30 years. *Bulletin of the Kyushu University Forest* 99: 1-7.

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.

Figuroa-de-León A, Naranjol EJ, Perales H, Santos-moreno A, Lorenzo C 2017. Abundance, density and habitat use of lowland paca (*Cuniculus paca*, Rodentia: Cuniculidae) in the Lacandon Rainforest, Chiapas, Mexico. *Therya* 8: 199-208.

Hanski IK, Monkkonen M, Reunanen P, Stevens P. 2000. Ecology of the Eurasian flying squirrel (*Pteromys volans*) in Finland. In (Goldingay, R. L. and Scheibe, J. S. eds) *Biology of Gliding Mammals*, pp. 67-86. Filander Verlag, Fürth.

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.

北海道立林業試験場道南支場. 2007. ブナ林における樹洞の野生生物生息場形成機能の評価. 平成 19 年度北海道林業試験場年報: 41-42.

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.
- 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.
- Kadoya N, Iguchi K, Matsui M, Okahira T, Kato A, Oshida T, Hayashi Y. 2010. A preliminary survey on nest cavity use by Siberian flying squirrels, *Pteromys volans orii*, in forests of Hokkaido Island, Japan. *Russian Journal of Theriology* 9: 27-32.
- 小高信彦. 2013. 木材腐朽プロセスと樹洞を巡る生物間相互作用: 樹洞営巣網の構築に向けて. *日本生態学会誌* 63: 349-360.
- 甲山隆司. 2011. 第2章 北海道の森林の特徴:2 針広混交林. 北海道の森林(北方森林学会, 編著), pp.79-82. 北海道新聞社, 北海道.
- Lindenmayer DB, Blanchard W, McBurney L, Blair D, Banks S, Likens GE, Franklin JF, Laurance WF, Stein JAR, Gibbons P. 2012. Interacting factors driving a major loss of large trees with cavities in a forest ecosystem. 2012. *PLOS ONE* 7(10): 1-16.
- Löhms A. 2003. Do Ural owls (*Strix uralensis*) suffer from the lack of nest sites in managed forests? *Biological Conservation* 110:1-9.
- Marugame M, Izumi I, Matsui M, Okahira T, Oshida T, Hayashi Y. 2010. Cavity resources for Siberian flying squirrel, *Pteromys volans orii*, in two different habitats in Hokkaido, Japan. *Russian Journal of Theriology* 9: 39-43.
- 増田康. 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.
- 松木佐和子. 2011. 第1章 森林をとりまく現状と危機: 3 病虫害研究の今(2) 被食防衛. 北海道の森林(北方森林学会, 編著), pp.42-47. 北海道新聞社, 北海道.
- 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(2): 33-48.
- 松岡茂. 2015. エゾモモンガ *Pteromys volans* の貯食の可能性—自動撮影装置による観察—. *森林総合研究所研究報告* 14: 37-41.
- McComb W, Lindenmayer D. 1999. Dying, dead, and down trees. In (Hunter Jr. M. L. ed.) *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*, pp.335-372. Cambridge University Press, Cambridge.
- 村木尚子, 柳川久. 2006. 帯広市における鳥獣類による樹洞利用の季節変化. *樹木医学研究* 10: 69-71.
- 名嘉真咲菜. 2007. エゾモモンガが利用する樹洞の特徴, 特に冬期とそれ以外の時期との比較. 帯広畜産大学修士論文. 30pp.
- 中村琢磨, 田代直明, 久保田勝義, 南木大祐, 村田秀介, 井上幸子, 緒形健人, 長慶一郎, 山内康平, 馬淵哲也, 壁村勇二, 扇大輔, 大崎繁, 菱拓雄, 古賀信也, 内海泰弘. 2017. 北海道東部の落葉広葉樹林における11年間の森林動態. *九州大学農学部演習林報告* 98:1-12.
- 中野繁, 日野輝明, 夏目俊二, 林田光祐, 稲葉芳和, 奥田篤志. 1991. 冬季におけるエゾモモンガ *Pteromys volans orii* の営巣木の特徴と巣穴の構造. *北海道大学農学部演習林研究報告* 48: 183-190.
- Nielsen CLR, Gates RJ, Zwicker EH. 2007. Projected availability of natural cavities for wood ducks in southern Illinois. *The Journal of Wildlife Management* 71: 875-883.
- 岡野哲郎. 1994. 九州大学北海道演習林の森林植生: 落葉広葉樹林の分類と立地環境について. *九州大学農学部演習林報告* 70: 1-12.
- 小野寺賢介. 2018. 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. 北海道大学博士論文. 113pp.
- Oshida T. 2009. *Pteromys volans* (Linnaeus, 1758). In

- (S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa and T. Saitoh, eds.) The Wild Mammals of Japan, pp.196-197. Shoukadoh, Kyoto.
- R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. DOI: <https://www.R-project.org/>.
- 佐野雄三. 1996. 樹木の凍裂発生要因の研究. 北海道大学農学部邦文紀要 19: 565-648.
- 寫本樹, 古川竜司, 鈴木圭, 柳川久. 2014. 糞を用いたタイリクモモンガ *Pteromys volans* の生息確認方法. 哺乳類科学 54: 201-206.
- Temesgen H, Barrett TM, Latta G. 2008. Estimating cavity tree abundance using nearest neighbor imputation methods for western Oregon and Washington forests. *Silva Fennica* 42: 337-354.
- 辻修, 柳川久, 宗岡寿美, 土谷富士夫. 2004. GISを用いたエゾモモンガの生息エリアの推定. 農業土木学会誌 72: 37-40.
- Umeki K. 2001. Growth characteristics of six tree species on Hokkaido Island, northern Japan. *Ecological Research* 16: 435-450.
- Weiner J, Thomas SC. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. *OIKOS* 47: 211-222.
- 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.
- 柳川久. 1999. エゾモモンガの生態 (ビデオ発表)・北海道十勝平野における一年間の記録. 哺乳類科学 39(1): 181-183.
- 山口岳広, 田中潔. 1995. 北海道静内町エゾヤマザクラ並木の病害調査. 日本林学会北海道支部論文集 43: 38-41.
- 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.

Abstract

Tree cavities are important and limited resources for arboreal small-sized mammals and forest birds. Therefore, cavities may be useful indicators for evaluating habitat quality. To understand ecological characteristics of animals nesting in cavities, it is important to understand characteristics of cavity trees and document number of cavities in the habitat. The Siberian flying squirrel, *Pteromys volans*, is widely distributed in the northern part of Eurasian Continent, Sakhalin, and Hokkaido; is arboreal; and nests in cavities. On Hokkaido Island, Japan, there is an endemic subspecies, *Pteromys volans orii*. Unlike the Eurasian population's habitat (coniferous or mixed forest), the Hokkaido population occurs in deciduous or mixed forest. In general, deciduous trees have more cavities than coniferous trees. On Hokkaido, then, deciduous forests may provide more nest resources for Siberian flying squirrels. To obtain fundamental information on cavity resources in Hokkaido's deciduous forests, we documented number of cavities and characteristics of cavity trees in two different deciduous forests: *Acer mono*-rich forest and *Quercus crispula*-rich forest. The *Acer mono*-rich forest had many more cavities than the *Quercus crispula*-rich forest. Tree growth rate, number of cavities, and number of live trees may have affected this difference. In both forests, more cavities were found in shorter sub-canopy trees than in taller canopy trees. These sub-canopy trees may be more likely to decay because of the stress of competing for sunlight.