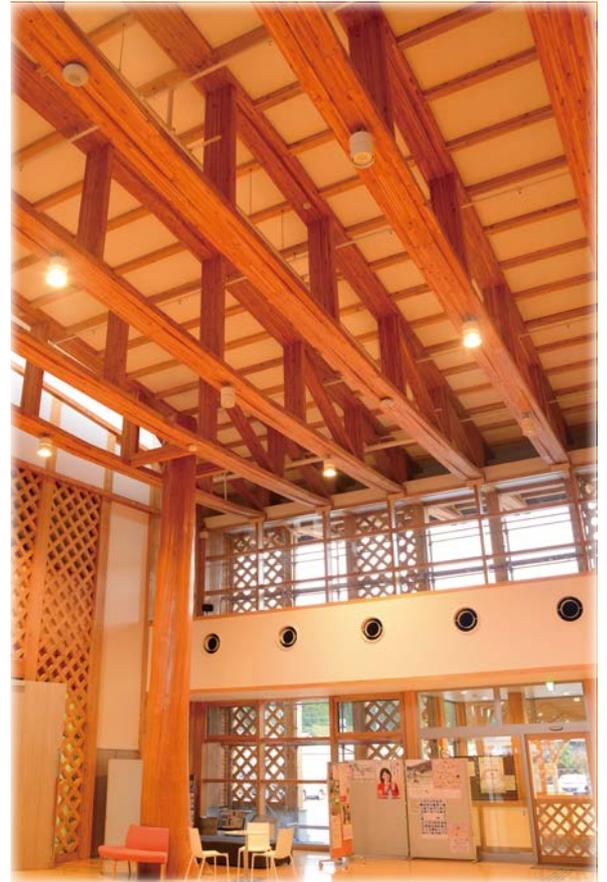


# 森林総合研究所研究報告

Vol.16 No.2 (No.442)

## BULLETIN

of the  
Forestry and  
Forest Products  
Research Institute



June 2017



国立研究開発法人 森林研究・整備機構  
森林総合研究所  
Forestry and Forest Products Research Institute

## The Chief Editor

根田 仁 Hitoshi NEDA (Principal Research Director, FFPRI)

## The Vice- Chief Editor

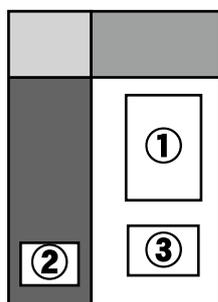
宮本 基杖 Motoe MIYAMOTO (Public Relations Division, FFPRI)

## Editor

韓 慶民 Qingmin HAN (Department of Plant Ecology, FFPRI)  
伊原 徳子 Tokuko IHARA (Department of Forest Molecular Genetics and Biotechnology, FFPRI)  
石塚 成宏 Shigehiro ISHIZUKA (Department of Forest Soils, FFPRI)  
河村 文郎 Fumio KAWAMURA (Department of Forest Resource Chemistry, FFPRI)  
倉本 恵生 Shigeo KURAMOTO (Department of Forest Vegetation, FFPRI)  
丸山 温 Yutaka MARUYAMA (College of Bioresource Sciences, Nihon University)  
松村 ゆかり Yukari MATSUMURA (Department of Wood Properties and Processing, FFPRI)  
野口 正二 Shoji NOGUCHI (Department of Disaster Prevention, Meteorology and Hydrology, FFPRI)  
岡 輝樹 Teruki OKA (Department of Wildlife Biology, FFPRI)  
岡野 通明 Michiaki OKANO (Department of Disaster Prevention, Meteorology and Hydrology, FFPRI)  
砂川 政英 Masahide SUNAGAWA (Department of Mushroom Science and Forest Microbiology, FFPRI)  
鷹尾 元 Gen TAKAO (Forestry Division, JIRCAS)  
高務 淳 Jun TAKATSUKA (Department of Forest Entomology, FFPRI)  
高山 範理 Norimasa TAKAYAMA (Department of Forest Management, FFPRI)  
谷口 亨 Toru TANIGUCHI (Forest Tree Breeding Center, FFPRI)  
山口 浩和 Hirokazu YAMAGUCHI (Department of Forest Engineering, FFPRI)

This journal is indexed in CAB Abstracts.

## 表紙写真 Photographs in Cover



- ① トラス梁とラチス壁を使用した木造庁舎 (岩手県住田町)  
Wooden town hall constructed with truss beams and lattice walls (Sumita town, Iwate Prefecture)
- ② アラスカ内陸部のクロトウヒ林火災跡地に生育するウマスギゴケ  
*Polytrichum commune* in a black spruce stand in interior Alaska after wildfire
- ③ (本文77~86ページ)  
セイヨウハコヤナギの葉における乾燥・塩ストレス応答性ガラクトキノール合成酵素 (Galactinol synthase, GoIS) 遺伝子の単離とGoIS過剰発現ポプラの解析 (英文)  
Isolation of the drought- and salt-responsive galactinol synthase (GoIS) gene from black poplar leaves and analysis of the transformants overexpressing GoIS

目次

総説	生物多様性オフセットによるノーネットロス達成の生態学的課題 小山明日香、岡部貴美子 .....	61
論文	セイヨウハコヤナギの葉における乾燥・塩ストレス応答性ガラクトシノール合成酵素 (Galactinol synthase, GalS) 遺伝子の単離と GalS 過剰発現ポプラの解析 (英文) 宮澤真一、西口満、古川原聡、田原恒、毛利武、 掛川弘一、横田智、楠城時彦 .....	77
	森林総合研究所千代田苗畑(茨城県かすみがうら市)のチョウ類相 井上大成 .....	87
短報	大規模森林開発地判読のための道路網抽出 齋藤英樹 .....	99
ノート	ホンシメジ <i>Lyophyllum shimeji</i> は閉鎖実験系で、外生菌根共生を伴わずにセイヨウハコヤナギ <i>Populus nigra</i> の根の形態を変化させ、植物の地上部の成長を促進する (英文) 村田仁、山田明義、遠藤直樹、早川記央、丸山毅、 伊ヶ崎知弘、毛利武、横田智、山中高史、田原恒、 根田仁 .....	107
研究資料	インドネシア共和国東カリマンタン州バリクパパン近郊の低地で採集された糞虫(鞘翅目:コガネムシ上科食糞群)のリスト(英文) 上田明良、ディアン・ドウィバドラ、ウォロ・ノエルジト、 スギアルト、近雅博、越智輝雄、高橋正義、福山研二 .....	109
	小川試験地における29樹種の胸高直径-樹高関係 正木隆、中静透、新山馨、田中浩、飯田滋生 .....	121

CONTENTS

*Review*

- Ecological issues in achieving no net loss of biodiversity offsets  
Asuka KOYAMA and Kimiko OKABE ..... 61

*Original article*

- Isolation of the drought- and salt-responsive galactinol synthase (GolS) gene from black poplar leaves and analysis of the transformants overexpressing GolS  
Shin-Ichi MIYAZAWA, Mitsuru NISHIGUCHI, Satoshi KOGAWARA,  
Ko TAHARA, Takeshi MOHRI, Koichi KAKEGAWA,  
Satoru YOKOTA and Tokihiko NANJO ..... 77
- Butterfly fauna of Chiyoda Tree Nursery, Forestry and Forest Products Research Institute, Kasumigaura City, Ibaraki Prefecture, central Japan  
Takenari INOUE ..... 87

*Short communication*

- Road network extraction for interpreting large scale forest exploitation  
Hideki SAITO ..... 99

*Note*

- Lyophyllum shimeji* confers morphological changes on the roots of *Populus nigra* and promotes its aboveground growth *in vitro*  
Hitoshi MURATA, Akiyoshi YAMADA, Naoki ENDO,  
Norio HAYAKAWA, Tsuyoshi MARUYAMA, Tomohiro IGASAKI,  
Takeshi MOHRI, Satoru YOKOTA, Takashi YAMANAKA,  
Ko TAHARA and Hitoshi NEDA ..... 107

*Research record*

- List of dung beetles (Coleoptera : Coprophagous group of Scarabaeoidea) collected in lowland near Balikpapan, East Kalimantan, Indonesia  
Akira UEDA, Dhian DWIBADRA, Woro A. NOERDJITO,  
SUGIARTO, Masahiro KON, Teruo OCHI, Masayoshi TAKAHASHI  
and Kenji FUKUYAMA ..... 109
- Height–diameter relationships of 29 tree species in the Ogawa Forest Reserve  
Takashi MASAKI, Tohru NAKASHIZUKA, Kaoru NIIYAMA,  
Hiroshi TANAKA and Shigeo IIDA ..... 121

## 総説 (Review)

# 生物多様性オフセットによるノーネットロス達成の生態学的課題

小山 明日香<sup>1)\*</sup>、岡部 貴美子<sup>2)</sup>

### 要旨

生物多様性オフセットは、開発事業等による生物多様性や生態系への負の影響を回避、最小化、修復した後、なお残る残存影響に対し代償措置を行う制度である。既に多くの諸外国で法制度化されており、国内でも愛知目標を達成する生物多様性保全の具体策として期待される。生物多様性オフセットは開発行為により失われる生物多様性損失とオフセット行為による獲得を同等にする「ノーネットロス」の達成を原則としている。しかしながら生物多様性オフセットによるノーネットロスの達成には様々な理論、技術、実践上の課題がある。本総説は、生態学的観点から生物多様性ノーネットロスを達成する上での要点、特に 1) 生物多様性の計測および生態学的同等性の評価、2) 保全効果の追加性、3) オフセット実施における不確実性および失敗リスク、および 4) オフセットの限界とミティゲーション・ヒエラルキーの順守、について整理して概説した。さらに、本制度を日本の生物多様性保全策として導入することを想定し、国内の二次的生態系の特徴を考慮した具体的課題として、オフセット地選定における地域的枠組み、および開発・オフセット地として期待される劣化した里山生態系の活用可能性を検討した。

キーワード：生態系評価、生態学的同等性、ミティゲーション・ヒエラルキー、ノーネットロス、生態系修復、里山生態系、タイムラグ

### 1. はじめに

全球規模での生物多様性損失が依然進行する中、2010年に開催された生物多様性条約第10回締約国会議(CBD COP10)では、生物多様性の損失を止めるための効果的かつ緊急の行動を実施するための世界目標「愛知目標(Aichi Target)」が採択された。この中で、2020年までに「森林を含む自然生息地の損失速度が少なくとも半減し、劣化・分断化が顕著に減少する(目標5)」ことや「劣化した生態系の15%以上を回復する(目標15)」ことが合意された。またそのために「生物多様性に有害な補助金を含む奨励措置が廃止、又は改革され、正の奨励措置が策定・適用される(目標3)」べきであることが認識された(生物多様性センター2016)。

生物多様性オフセット(Biodiversity Offsets)は、避けられない開発等による生物・生態系への影響を代償する一制度である。開発により失われる生物多様性損失(ロス)をオフセット行為による同等以上の生物多様性の獲得(ゲイン)によるノーネットロス(No net loss)の達成を原則とし、さらにはネットゲイン(Net gain)を目指すことで、生物多様性および関連する生態系機能や文化的価値を保全するものである(BBOP 2012a)。本制度あるいは類似の制度は、オーストラリア、アメリカ合衆国、ドイツなどのEU

諸国のほか、ブラジルや南アフリカ等の発展途上国を含む70カ国以上で既に法制度化されており(ICMM and IUCN 2012)、環境保全に加え経済活動の面からも活用が期待されている(ten Kate et al. 2004, Madsen et al. 2010)。たとえば生物多様性と生態系サービスの経済学(The Economics of Ecosystems and Biodiversity: TEEB)の報告書は、生物多様性オフセットについて生物多様性保全に関わる新しいビジネスを創出する具体例として言及している(TEEB 2010)。2012年には、企業や政府機関、NGO等の様々なステークホルダーを含む国際的パートナーシップBBOP(The Business and Biodiversity Offsets Programme)により、生物多様性オフセットの適切な実施および優良事例の普及を促進するためのBBOPスタンダード(BBOP 2012d)が作成され、生物多様性オフセットの10原則が示された(Table 1)。一方で生物多様性オフセットにおいては、方法論的、技術的、経済的、政策的観点等から様々な問題点や課題が指摘されている(Walker et al. 2009, Maron et al. 2012, Bull et al. 2013a, Gardner et al. 2013)。生態学分野からの懸念の指摘は多いが、たとえば生物多様性オフセットの計画および実施における不確実性が高く、ノーネットロスの達成は実現困難であるなどの批判がある(Gibbons and Lindenmayer 2007, Bull et al. 2013a)。

原稿受付：平成28年10月13日 原稿受理：平成29年2月15日

1) 元森林総合研究所生物多様性研究拠点

2) 森林総合研究所生物多様性研究拠点

\* 東京大学大学院農学生命科学研究科附属生態調和農学機構 〒188-0002 東京都西東京市緑町1-1-1

Table 1. BBOPスタンダードの生物多様性オフセット 10原則(BBOP(2012d) を改変)

原則	概要
1 ミティゲーション・ヒエラルキーの順守	回避、最小化、修復の順に適切な措置を行なってもなお残る生物多様性への重大な負の影響を代償するために実施する。
2 オフセットの限界	代替不可能性・脆弱性が高い生物多様性が影響を受ける場合、残存影響を完全に代償できないことがある。
3 景観要素	生物学的・社会的・文化的な生物多様性価値を考慮し、生態系アプローチを満たすように景観要素の視点をもって設計・実施すべきである。
4 ノーネットロス	生物多様性のノーネットロス、望ましくはネットゲインとなる保全成果が達成されるように設計・実施すべきである。
5 追加的な保全の成果	生物多様性オフセットを行わない場合に生じない保全成果が得られるべきであり、生物多様性に負の影響を及ぼす事業を他地域に移すことのないように設計・実施すべきである。
6 ステークホルダーの参加	開発事業・生物多様性オフセットの影響を受ける地域では、評価、選択、設計、実施、モニタリングにおいて、利害関係者が効果的に参加することが望ましい。
7 公平性	利害関係者間で開発事業・オフセットに関する権利、責任、リスク、報酬が公正になるよう設計・実施すべきである。
8 長期の成果	少なくとも事業の影響が継続する期間、望ましくは永久に継続する成果を達成するために、モニタリングおよび評価を含む順応的管理アプローチを基礎とするべきである。
9 透明性	生物多様性オフセットの設計・実施とその結果の公衆への伝達は、適切な時期に分かり易く実施するべきである。
10 科学と伝統的知識	生物多様性オフセットの設計・実施は、伝統的知識を適切に考慮し、科学的知識に基づき文書化しなければならない。

日本では生物多様性を広く認識し、また関連する政策決定の判断材料とするため生物多様性総合評価 (Japan Biodiversity Outlook: JBO) が実施され、過去 50 年の生物多様性損失の状態と傾向が報告された (環境省生物多様性総合評価検討委員会 2010, 2016)。2012 年には愛知目標達成に向けた日本のロードマップ「生物多様性国家戦略 2012-2020」が閣議決定されており、2020 年を前に今後目標達成のための期限を定めた定量的目標の設定や目標達成の具体策が求められる (宮崎 2011)。そのような中、様々なビジネスに起因する負の影響を最小化又は回避する、あるいは生息地の損失をゼロに近づけるために有効な手法として、国内でも生物多様性オフセットの法制度化に期待が高まりつつある (宮崎 2010, 田中 2011)。2014 年には環境省により「日本の環境影響評価における生物多様性オフセットの実施に向けて (案)」として、実施を仮定した課題や対応のとりまとめが報告された (環境省 2014)。国内での生物多様性オフセットに関するこれまでの議論は、諸外国の制度整備状況の整理 (宮崎 2010, 田中 2011) や日本への制度導入に向けた政策的・社会経済的課題の検討 (宮崎 2010, 小林ら 2015)、新たなバンキング制度導入の提案 (宮崎 2011) がある。一方で生態学分野では、BBOP スタンダードの日本語訳の作成や一部の研究動向の整理が行われているものの (東北大学グローバル COE 2013, 太田 2014)、国際的議論の整理はほとんどなされていない。さらには日本が今後取り組むべき生態学的観点からの課題の提案が不足している。た

例えば国内への制度導入を視野に入れ、既に制度を導入している大陸国 (アメリカ合衆国、オーストラリア、ヨーロッパ諸国など) とは異なる日本の生態系の特徴を考慮した評価手法の開発や実施についての検討が必要である。

本稿では、生物多様性オフセットの日本導入を視野に入れた生態学分野の研究、分析および議論の端緒として、生態学的観点からの課題を整理し、日本での生物多様性オフセットのあり方について議論することを目的とした。まず生物多様性オフセットによりノーネットロスを達成する要件について、国際誌における議論を整理し概説する。次いで本制度の日本導入を想定し、事前に取り組むべき課題として、二次的生態系の実情に即した具体的課題を挙げて検討する。

## 2. 生物多様性オフセットの目的と要件

### 2.1 環境影響評価制度と生物多様性オフセットの関係

生物多様性オフセットは、「開発事業により引き起こされる生物多様性に対する負の影響をなくすまたはできる限り低減するのに必要な措置を実施した後、それでもなお残存する影響を対象とした代償行為により得られる定量可能な保全の効果」と定義される (ten Kate et al. 2004, BBOP 2012d)。国内では環境保全措置として 1972 年に公共事業での環境アセスメントが導入され、1993 年に制定された環境基本法において環境アセスメントの推進が位置付けられたことをきっかけとして、1997 年に環境影響評価法が成立した (環境省

2011)。さらに2013年に改正された環境影響評価法の完全施行が実現した。この環境影響評価法に基づく環境影響評価制度の基本的事項（環境庁告示第八十七号）第三・二（1）では、「環境保全措置の検討に当たっては、環境への影響を回避し、又は低減することを優先するものとし、これらの検討結果を踏まえ、必要に応じ当該事業の実施により損なわれる環境要素と同種の環境要素を創出すること等により損なわれる環境要素の持つ環境の保全の観点からの価値を代償するための措置の検討が行われるものとする」と明示されている。このことから、生物多様性オフセットに係る基本的な要件は、日本の環境影響評価制度に内包されていると理解できる。

諸外国では通常生物多様性オフセット実施において、開発事業計画の発生または公開後に開発による影響評価を行い、影響回避や低減計画を作成して評価した後、それでもなお残る生物多様性や生態系への影響に対してオフセット事業の計画立案を行う（BBOP 2012a）。このことから日本の環境影響評価制度は既に生物多様性オフセットを含むとも考えられるが、大きな違いは生物多様性オフセットではミティゲーション・ヒエラルキー（mitigation hierarchy; 影響低減の手順または順位付け）の順守（Table 1の原則1）およびノーネットロスの達成（Table 1の原則4）を明確に実施または目標とすることである（田中 2014）。ミティゲーション・ヒエラルキーは、生物多様性に対する負の事業影響を回避（avoidance）、最小化（minimization）、修復（rehabilitation）の順に適切な措置を行った上で、なお残存する影響に対して代償行為（オフセット）を実施することを求めるものである（BBOP 2012a）。すなわち影響への対策実施の要件を実施の順序としてまたは優先順位として明確にしている点から、日本の環境影響評価制度よりもさらに踏み込んだものといえる。ま

たノーネットロスとは、生物多様性を計測可能な保全効果としてオフセットを計画および実施し、その結果として開発前後において生物多様性の減少や劣化がオフセットによって相殺されることを意味するものだが、多くの国はノーネットロスのみならずネットゲイン（Fig. 1）を達成することを目指している。これらミティゲーション・ヒエラルキーの順守およびノーネットロスの達成という2つの厳格な要件により、生物多様性オフセットは開発に対して一定の抑止力となることが期待される。また日本の現状の環境影響評価制度と比較して、評価と努力のみにとどまらないより定量的で厳密な成果を求める制度ともいえる。

2.2 生物多様性ノーネットロス達成の要件

生物多様性オフセットに関する生態学的課題は、主に生物多様性ノーネットロスが適切に達成されていないことにある（Gardner et al. 2013）。BBOP（2012c）で指摘されている生物多様性ノーネットロスを達成するための主な生態学的要件を要約すると、オフセットが1) 生物多様性のロスとゲインが明確な計測に基づき（Fig. 2）、かつ生態学的同等性が担保されており、2) オフセットによるゲインが追加的でなければならず、3) オフセット実施における不確実性およびリスクは特定されており、4) オフセットの生態学的・科学的限界が認識されていること、とされている。たとえば1) は生物多様性ロスに対し代替可能なゲインの生物多様性・生態系を量的・質的に評価することを求めている。2) の追加性とは、オフセットでは実施サイトにおける生物多様性の自然増加を許容するのではなく、オフセット行為を実施することによって発生する増加を求めていることを意味する。既に各国で実施されている制度では、これら要件に対するガイドラインが必ずしも明確でないため、実際は生物多様性のネットロスが生じ

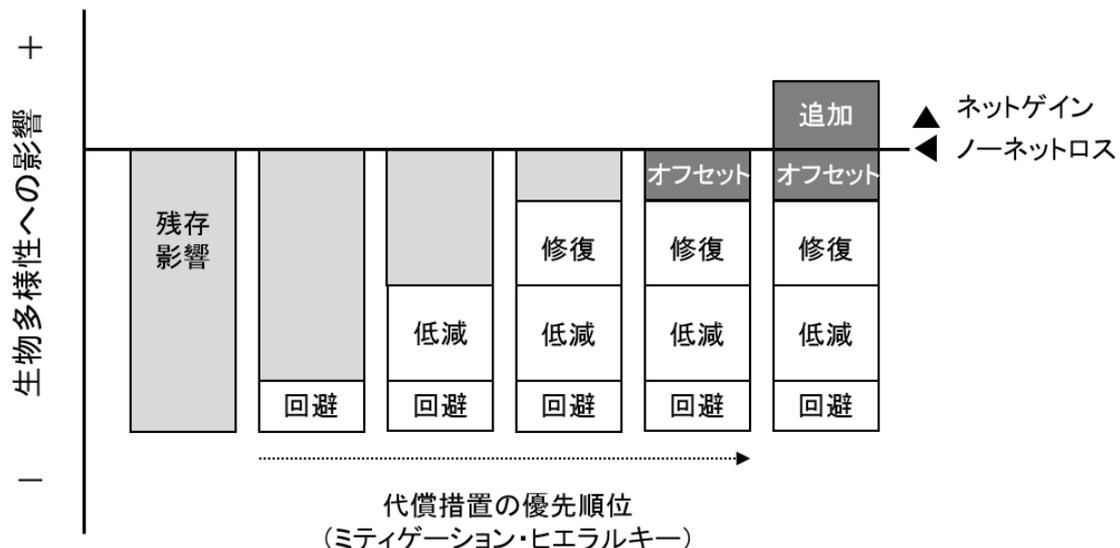


Fig. 1 ミティゲーション・ヒエラルキーの概念図（BBOP（2012a）を改変）

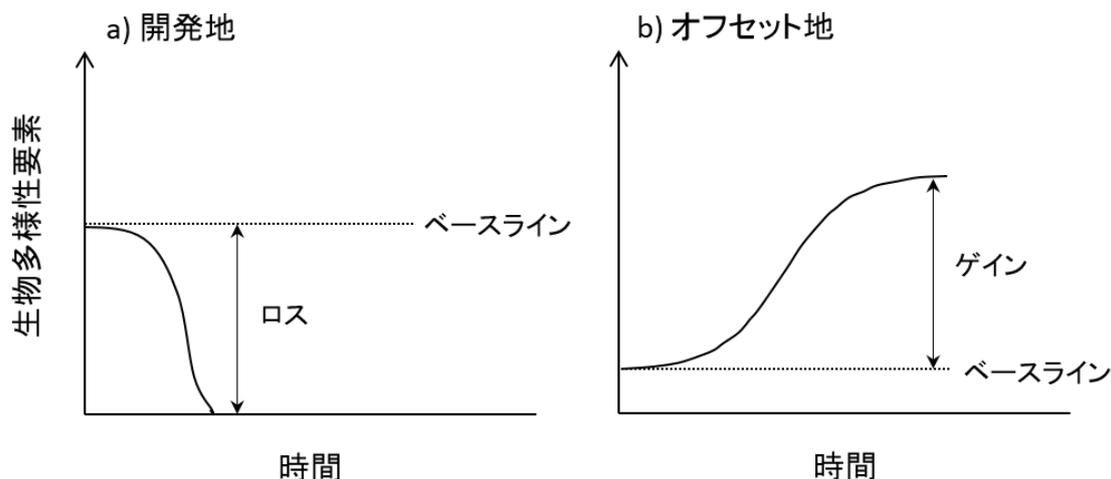


Fig. 2 生物多様性要素の a) 開発地におけるロスおよび、b) オフセット地におけるゲインの概念図  
ベースラインはそれぞれ開発・オフセット行為が行われる前の値を示す。

ているおそれがある (McKenney and Kiesecker 2010)。次章では、これらの要件に沿って生物多様性ノーネットロスの達成にかかる近年の議論を概説し、解決のアプローチを検討する。

### 3. 生物多様性ノーネットロスの達成における生態学的課題

#### 3.1 生物多様性をどのように計測するか

生物多様性は、生物多様性条約の条文において、種内、種間および生態系における多様性、すなわち遺伝的、種、生態系の多様性を含む、と定義されている。生物多様性条約事務局は国際的な生物多様性の概況を報告する地球規模生物多様性概況 (Global Biodiversity Outlook: GBO) を4、5年おきに刊行しており、2006年に刊行されたGBO2では生物多様性条約2010年目標 (2010年までに全球、地域、国レベルで現在の生物多様性減少速度を顕著に低減させるという目標) 達成を評価するために、定量化の指標や指数 (例: 生きている地球指数: Living Planet Index (Loh et al. 1998)) が開発された (Secretariat of CBD 2006, 2010)。さらに生物多様性が支える生態系機能、その持続性や安定性の定量的評価も試みられている (TEEB 2010, Cadotte et al. 2011)。これらの指標や定量化によって、たとえば環境省生物多様性総合評価検討委員会 (2016) によるJBO2のように、ある生態系や生物多様性の変化が生物のみならず、生態系機能やサービスの変化としても視覚的に評価されるようになってきた。

生物多様性オフセットでの生態系評価の目的は上述のような広域のトレンドの変化を確認することではなく、開発地での生物多様性要素のロスとオフセットを行う場所すなわちオフセット地で得られるゲインを計測し (Fig. 2)、ノーネットロスの達成を定量評価することにある (Gardner et al. 2013)。このような生態系

評価の課題として、まず生物多様性を構成する様々な要素 (生物多様性要素; biodiversity components) には組成的 (たとえば種や種群)、構造的 (たとえば林分構造) および機能的 (たとえば栄養塩循環速度) 要素が含まれるため (Hagan and Whitman 2006, Magurran and McGill 2011)、生物多様性を多面的に評価するメトリクス (計測法; measure/metrics/currency) の選択が求められる。また開発地とオフセット地間でこれら要素の量、質、状態、時間および空間的位置が全て同等となることは不可能であり、厳密な生態学的同等性 (ecological equivalency) の達成は困難であることから (Walker et al. 2008, Bull et al. 2013a)、代替可能な同等性の許容範囲の検討が必要となる。さらに生物多様性オフセットでは、生態系評価の計測を専門家ではなくオフセット実施者や評価者が実施する。そのため、オフセット実施者および評価者のためには計測が比較的容易であることが求められる (Gibbons and Freudenberger 2006)。

#### 3.1.1 生物多様性を計測するメトリクスの選択

生物多様性オフセットで用いられるメトリクスは、種ベースのアプローチとハビタット (生物の生息地) ベースのアプローチに大別される (Quétier and Lavorel 2011, Bull et al. 2014)。種ベースのアプローチは、開発により失われる生物種 (群) とオフセットにより得られる生物種 (群) の同等性を評価する方法である。しかしながら開発地・オフセット候補地に生息する生物種をすべて把握することは不可能であるため、実際には特定の生物群や指標種に着目したメトリクスが用いられる (Bekessy et al. 2010, Bull et al. 2014)。たとえばEUでは、自然保護区ネットワーク「Natura 2000事業」の指定区内での開発行為に対し種群の同等性 (species equality) を原則とした代償を定めているが、実際にフランスで行われた開発プロジェクトでは多く

の場合絶滅危惧種が適用されており、危惧レベルの低い種の適用は3割以下であった (Regnery et al. 2013)。またアメリカ合衆国のコンサーベーションバンキング (US conservation banking) では、絶滅のおそれのある生物の生息域保全地のクレジットを購入することを代償行為として認めている (McKenney and Kiesecker 2010)。このように絶滅危惧種をはじめとする保全優先度の高い種は、生物多様性の代替指標としての指標種 (indicator species) として用いられる傾向にある (岡部・小川 2011)。一方で、生物多様性の空間分布は必ずしも生息環境の限られた種の分布によって代替されず、広域に分布する普通種 (common species) の種多様性に規定されることが報告されている (Pearman and Weber 2007, Rodríguez et al. 2015)。また絶滅危惧種を指標とした場合でも、該当種個体群の維持を左右する密度等は必ずしも指標に含まれない。これらのことから、多様な生物のノーネットロスを目指す生物多様性オフセットでは、絶滅危惧種・希少種や指標種に着目した種ベースのメトリクスによる評価だけでは不十分であると考えられる。

ハビタットベースのアプローチは、特定あるいは複数生物種の生息地、ハビタット (habitat) を評価する手法であり、ハビタットの量 (面積) および質 (タイプ) により計測される。最も単純な場合には、開発地と同じ生態系タイプで同面積あるいはそれ以上の土地であれば代償可能であるとされる。また特定の種、特に絶滅危惧種・希少種を対象として用いられることが多い評価手法として、ハビタット評価手続き (Habitat Evaluation Procedure: HEP) がある (ten Kate et al. 2004, BBOP 2012a)。より発展的な手法としてはオーストラリア・ヴィクトリア州で開発されたハビタットヘクタール (Habitat Hectare) 法がある。この手法の特徴は、生物全体のハビタットを総合的に評価するために植生状態を計測すること、およびハビタットの定性的な“状態”を定量的に評価するために比較対象となる参照状態 (reference state) を設定することにある (Parkes et al. 2003, DSE 2004)。具体的には、まず生態系群 (同一とみなされるバイオーム) ごとにベンチマーク (benchmark) と呼ばれる参照状態を決めるが、一般的に長期的に攪乱を受けていない自然度の高いサイトが選択される (Dunford et al. 2004, Stoddard et al. 2006)。次に開発およびオフセット候補地の植物群落 (サイト) を対象に、サイトの状態および景観構造に関わる複数項目 (たとえば大径木の個体数や在来植生パッチからの距離) を測定し、各項目に対し参照状態との差異を基準に配点をきめる。最終的に各配点の総合点によって、現時点 (開発およびオフセット行為前) での開発地およびオフセット候補地の生態系が定量化される (詳細事例は DSE 2004 参照)。オーストラリアでは、気候、植生構造、地形等を基に細分化さ

れた地域区分 (エコリージョン; Bailey (1996)) のそれぞれに対し、ヨーロッパ人入植以前の相対的に人為攪乱の少ない植生状態がベンチマークとして設定されている (Gibbons et al. 2008)。ハビタットベースのアプローチは、複数生物群のハビタットを考慮して評価できること、また同一の基準や手法で測定できることから、生物多様性オフセットのメトリクスとして効果的であるといえる。その反面、面積のみや総合点による評価など簡略化された計測では、生態系の質の低下が見過ごされるおそれがあること (BBOP 2012c, Bull et al. 2013a)、ベンチマークのガイドラインの設定が困難であること (Nielsen et al. 2007) などの課題もある。たとえば生物多様性オフセットにおけるベンチマークは、現時点の生態系状態の評価基準とオフセット達成後の評価基準の2つの役割を持つ。しかしながら同一エコリージョンにおいても、たとえば原生林と二次林のように、遷移過程では生態系の状態が全く異なる。もし単一のベンチマークで評価を行えば、定期的な攪乱によって遷移途中段階で維持される二次的生態系の保全が困難になることが懸念される (McCarthy et al. 2004)。

生物多様性オフセットでは様々なメトリクスが適用されているが (McKenney and Kiesecker 2010, Quéfier and Lavorel 2011)、用いるメトリクスによって生物多様性価値は大きくばらつくため、異なるメトリクス間では比較することはできない (Bull et al. 2014)。一方で、生物多様性要素を総合的に定量化するためには複数のメトリクスによる評価が必要である (Gardner 2010, Gonçalves et al. 2015)。これらを踏まえ、生物多様性オフセットの生態系評価では、まず普通種群集の生息環境のノーネットロスを目指すためにハビタットベースのメトリクスを適用し、総合点の比較でなく測定項目ごとにスコア比較・評価を行うことが重要だろう。次いで種ベースのメトリクスを適用し、生息地特異性の高い特定種の生息状況確認に用いることが有効であると考えられる。

### 3.1.2 生態学的同等性を担保する

開発による生物多様性ロスとオフセット行為によるゲイン間での生態学的同等性の担保は、生態系評価におけるもう一つの課題である。Habib et al. (2013) は経済的・生物学的観点からの検討として、異なる生物多様性ターゲット間でオフセットに要するコストおよび面積を比較した。カナダの北方林での油砂開発に対し、オフセットの対象として「生態学的に同等な植生」と「地域的な保全優先度の高い生息域」を比較した結果、前者の生態学的同等性の要求に応えるためには後者の2~17倍のコストを要することが示された。従って対応不可能なコストの創出を避けるため、生態系評価では代替可能な同等性の許容範囲 (exchange rule) をあらかじめ検討しておく必要がある (BBOP 2012c)

と考える。

オフセットでは生態系の同等性を生態系タイプ（カインド；kind）によって表し、損失する生態系と同じ生態系タイプをインカインド（in-kindあるいはlike-for-like）、異なる生態系タイプをアウトオブカインド（out-of-kind）とよぶ。既存制度の多くでは、オフセット候補地をインカインドに限定することで生物多様性の同等性を担保している（McKenney and Kiesecker 2010, Quétier and Lavorel 2011）。また生態系の空間的位置について、オフセット地が開発区域内あるいは隣接地である場合をオンサイト（on-site）、区域外および隣接地外である場合をオフサイト（off-site）とよぶ。オフセット候補地の選定をオンサイトに限定することで、オフセットゲインの生物群集における地域的な類似性、すなわちインカインドをある程度担保できる。このような地域的制限は開発により失われた生態系機能やサービスを当該地域に補う上でも有効であるが（Gonçalves et al. 2015）、開発区域の面積が小さい場合や区域外で付加的な価値を得られやすい場合にはオフサイトの活用が有効な場合もあり得る（Kiesecker et al. 2009）。これらを踏まえ、生態学的同等性を担保できるサイト選定のためには、まず国や地方レベルの気候、植生、地史情報等に基づき地域区分（すなわちオン/オフサイト）を検討すること、また景観レベルでの定量的空間選択ツール（たとえば Marxan (Ball et al. 2009)）を活用したサイト選択手法を確立すること等が有効である（Kiesecker et al. 2009）と考えられる。

### 3.2 追加的な保全効果

追加性（additionality）は、オフセットゲインが新たに付加される追加的な保全効果であることを要求するものであり、BBOP スタンドの原則の一つになっている（McKenney and Kiesecker 2010, BBOP 2012a）（Table 1 の原則 5）。オフセットゲインにおける追加性は、以下に述べる 1) オフセットゲインの算出法および、2) オフセットの実施手法、において必須の概念である。

#### 3.2.1 オフセットゲインの算出

保全行為等によって将来的に得られる保全効果の算出には、目的に応じて様々な推定法がある（Maron et al. 2013, 2015）。オフセット行為により得られる追加的な生物多様性価値、オフセットゲイン（ $V_{\text{gain}}$ ）は、オフセット行為からの時間経過後（ $t_1$ ）の価値（ $V_{\text{future}}$ ）とオフセット行為がない場合（すなわちベースライン<sub>0</sub>）の価値（ $V_{\text{current}}$ ）のシナリオの差分（ $V_{\text{gain}} = V_{\text{future}} - V_{\text{current}}$ ）により表される（Fig. 3）。しかしながら、既存制度ではしばしばオフセットゲインとして  $V_{\text{future}}$  が適用されており、オフセット行為前に既に存在していた  $V_{\text{current}}$  を含むことから過大評価となることが指摘されている（Bekessy et al. 2010）。

また、ベースラインは時間に対して一定値として扱

われる場合が多いが、実際にはオフセット行為の有無に関わらず変化しうる（Bull et al. 2013b）。保全生態学分野では、保全行為の有無に関わらず将来的に損失が生じえる場合（すなわちベースライン<sub>1</sub>）に、回避された損失分（averted loss;  $V_{\text{averted}}$ ）を保全効果として考慮する必要性が指摘されている（Maron et al. 2015）（Fig. 3）。対して生物多様性オフセットでは、あくまでオフセット行為により新たに得られる価値を計測する必要があるため、 $V_{\text{averted}}$  をオフセットゲインに含めることは過大評価となる。保全効果の追加性は、開発行為による生物多様性ロスを代償するうえで必須の要件であり、ゲイン算出のベースラインを明確化することが必要である。

#### 3.2.2 オフセットの実施手法

オフセットの実際の実施手法もまたオフセットゲインの追加性に関連する。オフセット行為は主に保護（protection）、創出（recreation）、修復（restoration）に区分される（ten Kate et al. 2004, BBOP 2012a）。保護によるオフセットは、既に存在している開発のおそれのある生態系等を保護区に設定することなどを指す。オフセットの経済的メカニズムである生物多様性バンキング（biodiversity banking）では、企業などの第三者が設立した生物多様性バンクから開発業者がクレジットを購入することで代償する制度であり、保護がない時点から保護後の生物多様性価値をクレジットとして登録することができる。このような保護によるオフセットでは生物多様性価値が既に存在していることから、ロスーゲイン間の生態学的同等性を確保しや

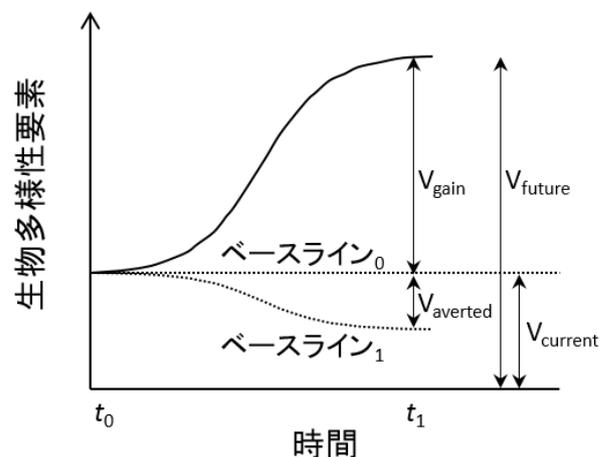


Fig. 3 オフセット地における生物多様性要素の時間に伴う変化（オフセット行為前後（ $t_0$ から  $t_1$ ）のゲインの算出およびベースラインの設定）（Maron et al. (2013) を改変）

$V_{\text{gain}}$ : オフセットにより得られた価値、 $V_{\text{current}}$ :  $t_0$ 時点での価値、 $V_{\text{future}}$ :  $t_1$ 時点での価値、 $V_{\text{averted}}$ :  $t_1$ 時点で生じた損失分の価値、ベースライン 0: オフセット行為がない場合、ベースライン 1: 行為の有無に関わらず将来的に損失が生じえる場合。

すく、ゲインを速やかに獲得できるといった利点がある一方 (McKenney and Kiesecker 2010, Bekessy et al. 2010)、厳密には保全効果の追加性に反することが指摘されている (Bekessy et al. 2010, Maron et al. 2013)。

創出は、目的とする生態系を新たに人為的に作り出す手法である (Bekessy et al. 2010, McKenney and Kiesecker 2010)。アメリカの生物多様性バンキングでは 1980 年代からこの制度に基づいて湿原生態系の創出が盛んに行われてきた。創出によるオフセットでは追加的な保全効果が得られる一方、実際に自然度の高い生態系の群集構造や生態系機能を内包する系を作り出すことは技術的に困難であることが生態学者から批判されているほか、オフセット地 (創出地) の確保が困難であることが保全の実施者から指摘されている (Zedler 1996, Bekessy et al. 2010, Kiesecker et al. 2010)。たとえば Pickett et al. (2013) はオーストラリア南東部のため池において、開発が絶滅危惧種であるカエルの個体群維持に与える影響を新たなハビタットの創出により代償するには、開発地の 19 倍のオフセット地が必要であることを示している。

修復は、攪乱を受けて劣化した生態系を望ましい状態の生物群集、ハビタットおよび生態系機能を復元・再生する手法である (Montoya et al. 2012)。修復により追加的な保全効果を得る上では、適切な修復技術の欠如や修復行為による生態系回復の不確実性が課題であり (Bullock et al. 2011, Gardner et al. 2013)、オフセット制度により実施された修復においてもいくつかの失敗事例が報告されている (Maron et al. 2012)。たとえば湿原生態系の修復はすでに多くの事業例があるものの、水文環境の複雑さや生物相の希少性から現在の修復技術による生態系構造や機能の回復は困難であると考えられている (Moreno-Mateos et al. 2012, González et al. 2014)。また二次林の生態系修復では天然林の生物多様性には到達しないことが長期観測データのメタ解析により示されている (Curran et al. 2014)。しかしながら、過剰な土地利用や管理放棄により劣化した生態系は全球規模で急増しており (Cramer et al. 2008, Suding 2011)、これら劣化生態系の修復は目標を明確に設定することができれば、量的にも技術的にも最も追加的な保全効果を期待できると考えられる。中でも劣化した森林および草原は湿地などの (陸) 水域生態系と比較してコスト・ベネフィットの面から修復行為によりゲインが得られやすく (De Groot et al. 2013)、たとえば欧州では生物多様性回復を目的とした農地の森林化が活発に取り組まれている (Rey Benayas et al. 2008, 2009, Rey Benayas and Bullock 2012)。

既存のオフセット事例では修復行為後のモニタリングや事後評価が行なわれていない場合が多いが (González et al. 2014)、今後これまで保全生物学、復元生態学等の分野で蓄積されてきた生態系修復の失敗・

成功事例を生物多様性オフセットによる追加的な保全効果の達成に活用していくことが期待される。特に、放棄人工林や耕作放棄をはじめとする劣化した生態系の修復技術を確立し、回復の不確実性を低減させることが有効だろう。

### 3.3 オフセットの不確実性とリスク

ここまでにも述べてきたように、将来的に得られるオフセットゲインによるノーネットロスの達成においては、様々な段階で不確実性 (uncertainty) や失敗リスクが生じうる (Moilanen et al. 2009)。このような不確実性や失敗リスクを考慮した公正な代償を行うための予防的措置として、オフセット率 (multipliers/offset ratio/compensation ratio) の適用が推奨されている (Moilanen et al. 2009, Laitila et al. 2014)。オフセット率はオフセットゲインの不確実性や失敗リスク (Fig. 4)、保全上の重要性に応じてオフセットサイズ、すなわちオフセット地の面積を増やすことを意味し、[オフセット地の面積] / [開発地の面積] と表される (Dunford et al. 2004, Moilanen et al. 2009, Laitila et al. 2014)。

オフセット率によって考慮される不確実性として、まず生態系修復や創出などのオフセット行為が実施手法の違い等によって失敗するリスク、気候や周辺の土地利用を含む外部要因およびそれらの長期変動の不確実性によるゲインの伸び悩みに由来するものがある (Fig. 4 の a2)。たとえば生態系修復のために植林した面積のうち 50% でしか成林しなかった場合、期待されるオフセットゲインを獲得するためには 2 倍のオフセット地が必要となる。第二に、ゲインが得られるま

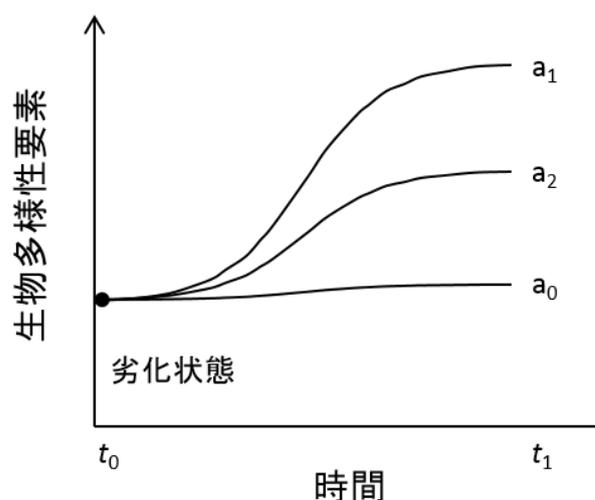


Fig. 4 オフセットゲインの不確実性(オフセット行為前後 ( $t_0$ から  $t_1$ ) のゲインの変化) (Quétier and Lavorel (2011) を改変)

$a_0$ : オフセット行為がない場合、 $a_1$ および  $a_2$ : オフセット行為がある場合。 $a_1$ および  $a_2$ はオフセットの実施手法の違いや外部要因の影響によって生じるオフセットゲインの不確実性を示す。

での時間的遅延（タイムラグ；time lag）のリスクに由来するものがある。たとえば農地開発により減少している絶滅危惧種のオウムに対し、餌資源環境であるモクマオウ科の大木を創出するには、100年でも達成できないことがシナリオ比較により示されている（Maron et al. 2010）。このようなゲイン獲得の時間的遅延により開発によるロスの代償が遅れることで、脆弱な種の存続に影響したり生物個体群のボトルネックとなるおそれが生じる（Walker et al. 2009, Gardner et al. 2013）。オフセット率では時間的遅延のリスクを時間割引（time discounting）として考慮する。時間割引は経済学分野で一般的に用いられている概念であり、オフセット率では時間経過に伴い価値が低下するとして扱う。Moilanen et al. (2009) は単純な理論モデルにより不確実性および時間割引を考慮したオフセット率を推定し、開発地に対しそれぞれ2倍および数十～数百倍のオフセット地面積が必要であることを示した。また Laitila et al. (2014) は単純な数理モデルにより時間割引の最小値を推定し、オフセット率が時間に伴い指数関数的に増加することを示している。

しかしながら既存制度（たとえばアメリカの湿原ミティゲーションやコンサーベーションバンキング）では、これらオフセット率は未だ適用されておらず、オフセットが達成されるべき期限が設定されていないもの（たとえばEUの「Natura2000事業」）もある（McKenney and Kiesecker 2010）。たとえばカナダでは、魚類の生息環境を対象にしたオフセット事業において、ノーネットロスの達成に必要なオフセット率が平均6.8:1（オフセット地の面積：開発地の面積）であったが、実際の達成程度は1.5:1にとどまっていた（Quigley and Harper 2006a, b）。適切なオフセット率や時間割引の設定の検討は、将来的な環境変動や生態系応答の予測が困難であることから未だ単純な理論・数理モデル検証の段階にあるが、今後実施事例を活用したモデル精度の向上やオフセット技術の確立による不確実性の低減が期待される。また社会的観点から、ノーネットロス達成のための理論上のオフセット率と事業者にとって実施可能な現実的なオフセット率間の合意形成も重要な課題になるだろう。

### 3.4 オフセットの限界を認識する

オフセットの限界はBBOPスタンダードの原則（Table 1の原則2）に明記されており、ミティゲーション・ヒエラルキー（Table 1の原則1）の回避において、代替不可能または脆弱な生物多様性への影響・リスクを回避するための方法も含めることとされている（BBOP 2012d）。代替不可能性（irreplaceability）とは、ある保全対象に対してこれ以上失うと保全が達成できないと考えられる面積の上限を指す（Pressey et al. 1993, 1994）。脆弱性（vulnerability）は、ある

場所の生物多様性損失の切迫度を示す（Wilson et al. 2005）。オフセットの実現可能性（オフセットバリティ；offsetability/offset feasibility）は、事業計画の段階で残存影響、オフセットの条件、実行可能性および成功の見込みに基づき定量化し、オフセットバリティが低い場合には回避対象とすることが求められる（BBOP 2012b, Pilgrim et al. 2013）。たとえば Pilgrim et al. (2013) はオフセットバリティを評価する方法として、生物多様性の代替不可能性・脆弱性を表す保全危惧度（たとえばIUCNレッドリストカテゴリーに基づく脆弱性のランク）とオフセットの成功可能性（技術的、財政的、時間的条件等）の2軸から検討する方法を提案している。

既存制度では、生物多様性価値の過小評価や技術の過信によりオフセットの限界を考慮した回避は軽視されており、ノーネットロス・ネットゲインは形骸化しているといえる（Walker et al. 2009, Clare et al. 2011）。そのためオフセットの限界を認識し、オフセット可能な閾値（offsetable threshold）を明確に設定することで、オフセットの失敗を低減することが重要である。たとえば老齢天然林の生態系修復はオフセットゲインの不確実性が高く、長期の時間的遅延が生じて生物多様性がネットロスとなることが予想されるため、回避対象とすべきだろう（Curran et al. 2014）。また泥炭地をはじめとする湿原生態系は、生物群集の希少性や固有性、生態系機能の特異性から生態系修復や創出が困難であり（Fischer et al. 2006, Curran et al. 2014, González et al. 2014）、当面回避対象とすべきであろう。

## 4. 生物多様性オフセットの日本導入を見据えた検討課題

ここまで既存のオフセット制度における生物多様性ノーネットロスの達成にかかる生態学的観点からの課題を整理し、解決のためのアプローチを示した。特に諸外国の既存制度では、評価、選択、設計、実施、モニタリングの各段階において生じる不確実性等により生物多様性ノーネットロスが達成されているといえず（Walker et al. 2008）、これらの課題を認識した上で、日本への制度導入を見据えた事前の検討が必要である。これらに加えて、日本の生態系の特異性を考慮して今後国内で取り組むべき検討課題もある。たとえば、日本の生態系は国土面積が小さい一方で南北に細長い島嶼国であるため、地域によって気候や植生が大きく異なり、種の地域的な固有性が高い。このような特徴は、生物多様性オフセットにおけるサイトやカインドを考える際に配慮しなければならない。また、日本には原生的な生態系はほとんど残されておらず、大部分が人間の持続的利用下で維持されてきた二次的生態系である。このことは、生物多様性オフセットにおける生態系評価手法やオフセット行為の実施手法を開発する上

で十分考慮すべき点である。本章では、日本が今後取り組むべき課題の具体例として、以下に述べる 1) オフセット地選定における地域的制限、および 2) 放棄された里山生態系をはじめとする劣化生態系の活用可能性、について検討し、今後の研究蓄積の端緒とした。

#### 4.1 オフセット地選定における地域区分

オフセット候補地の選定においては、3.1.2 節で述べたように開発地の生物多様性ロスとオフセット地のゲイン間の生態学的同等性を高めるために、地域的制限を設けることが重要である (Kiesecker et al. 2009, Gordon et al. 2011)。たとえば欧米では、エコリージョンの研究蓄積があり、政策にも適用されている。日本での生物多様性の地域区分としては、陸域自然植生における生物学的特性に基づいた「生物多様性保全における国土区分(試案)」(環境省 1997) が作成されている。ここでは植物群集を主な指標とし、生物分布の境界線、積算温度、年間降水量を用いた 10 地域区分が提案された。生物多様性オフセットの地域的枠組みでは、生物多様性の中でも普通種群集を対象とし、その生物学的特性に加え、制度の観点からのさらなる検討が必要である。

制度の観点から、オフセット事業を計画、実施しやすい主体として、行政上の地域区分である都道府県単位でのオフセット実施が現実的であると考えられる。一方で生物保全のために新たに動物の生息地を創出・修復しても、十分な移動経路が確保されなければ動物をそこに移動・定住させることは、必ずしも容易ではないと予想される。もしオフセットを実施する範囲内に検討すべき種の既存の分布地があれば、その分布地を生息源(ソース)としてオフセット地と連結することで、その種の存続がより期待できるだろう。そこで、1) 都道府県単位と 2) より広い地域ブロックでオフセットをした場合、開発地以外に既存の分布地がなく、オフセットを技術的に困難とさせる生物種がどの程度あるかを、最も情報量の多い森林性の動物について解析した。解析には哺乳類、鳥類、昆虫について、日本の動物分布図集(環境省 2010) および図鑑等の情報を用いた。なお、生物多様性オフセットではレッドリスト種と普通種を区別して評価する可能性があることから、文献に掲載された種のうち、環境省レッドリストカテゴリー(環境省 2010) に含まれる種は除いた。1) は都道府県単位でオフセットを実施するが、開発地の隣接地(使用した分布図における同一二次メッシュ(10kmメッシュ)内)では行わないという状況を想定した。2) では都道府県単位でオフセットを実施した場合、地域ブロックでの連携が現実的と推測したが、ここではより生物の分布に配慮して、気候区分に基づき亜寒帯、冷温帯、暖温帯、亜熱帯(Sasse 1998)の同一気候帯

単位でオフセットを実施することを想定した。この場合、1) と同じ理由で、隣接地や県内でのオフセットは行わないことを前提とする。

最も制度化の単位として可能性が高いと考えられる 1) の都道府県単位でのオフセットでは、もし開発域内や隣接地でオフセットが実施されれば問題が生じにくい、開発地から距離的に離れば離れるほど、同質の生物群集が得られにくくなるのが懸念される。この得られにくさは地域的にも異なると考えられるが、オフセットのフレームを検討するために、概観することは有意義である。もし県内の開発地内および隣接地を除く場所(本解析では日本の動物分布図集の同一メッシュ内ではない地点)でオフセットを実施すると、哺乳類では全 48 種中 29 種、鳥では 126 種中 59 種、昆虫では 226 種中 151 種が、47 都道府県内のいずれかにおいて、(その都道府県内に 1 点しか分布がないため)これらの種をオフセット地内に誘導するために必要な既存の生息地がない状況が発生すると予想された(Fig. 5 で 1) を付した棒グラフ)。すなわち生物の分布に配慮せず、開発地と同じ行政単位で安易にオフセット候補地を選出することは、普通種であっても保全が困難になる可能性が示唆された。一方、オフセット候補域を同一気候帯内に広げた場合は、いずれの生物群においても、既にその種が生息している保全に適切なサイトを選出できる可能性が高まった(Fig. 5 で 2) を付した棒グラフ)。しかし候補域を拡大しても、島嶼部や北海道、沖縄県では、オフセット地の選定が困難な種が多かった。これらのことから、厳密なオンサイトである開発地内または隣接地域よりも広い範囲でオフセットを検討する場合は、連続した生息地(例: 同一の山塊)を共有する、類似の気候帯にある複数の隣接行政単位で連携することが重要といえる。また広域のオフセットで特に注意すべきは、島嶼部に顕著に見られる地理的隔離であった。本結果から、特に日本のように山塊や島嶼部の生物群集が顕著な国では、オフセットの地域性の検討においては、行政界ではなく地形などの地理条件に十分配慮すべきであると考えられる。

今後国内においても、生態学的同等性を担保できる生態系タイプ(カインド)の検討や、開発およびオフセットの回避対象地および候補地の検討・整備が必要である。たとえば前者については、近年研究が蓄積されつつある全国スケールでの生物多様性評価(たとえば Katayama et al. 2014)やモニタリングサイト 1000(重要生態系監視地域モニタリング推進事業)をはじめとする生物多様性計測データが活用できるだろう(岡部・小川 2011)。後者については、生物多様性地域戦略に基づき都道府県単位で作成が進められている生物多様性マップを活用して、保全すべき地域の優先順位づけ(Pressey et al. 1994, Kujala et al. 2015)や生態系修復の候補地を選出することが有効だろう。

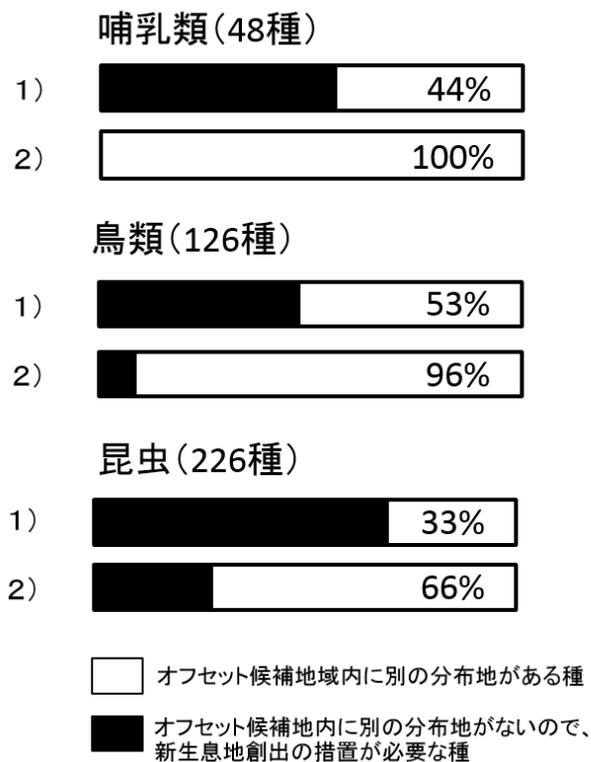


Fig. 5 森林性生物の生物多様性オフセットにおける地域性

開発によって生息地が失われても別の地で生息しているといえる種がどれほどあるかを明らかにするため、日本の動物分布図集(環境省 2010)の陸生哺乳類、森林性鳥類(東條(2007)の分類による)、森林性昆虫(セミ、クワガタムシ、カミキリムシ)の情報をを用いて検討した。これらのうち、生物多様性オフセットではレッドリスト種と普通種を区別して評価する可能性があることから、文献に掲載された種のうち、環境省レッドリストカテゴリーに含まれる種は除いた。なお本文には、二次メッシュ(10kmメッシュ)における在、不在が示されている。行政単位のオフサイトにおけるオフセット(図中 1、番号は本文に同じ)では、各種について、同一県内に分布地が 2か所以上ある種、1か所しかない種に分類した。さらに、種ごとにすべての県において県内に 2か所以上の分布が記録されているかを確認し、1県でも県内の分布が 1か所しかない種があれば、その種は「ほかに分布地のない種」に分類した。同一気候帯内のオフセット(図中 2、番号は本文に同じ)では、隣接地でも県内でもオフセットしないことを前提とし、上述の行政単位内を同一気候帯内と置き換え、同様の分析を行った。

#### 4.2 劣化した里山生態系の活用可能性

日本での生物多様性損失の要因として、開発・改変等の行為による危機に次いで里山等の利用・管理の縮小による危機が挙げられている(環境省生物多様性総合評価検討委員会 2010, 2016)。里山生態系の管理放棄は今後より増加することが予想されており(農林水産省 2011)、生物多様性および生態系機能の回復を目的とした放棄農地の森林化、人工林の広葉樹林化(新山ら 2010)、半自然草原の管理再開(高橋 2004, Koyama et al. 2017)等が試みられている。生物多様性オフセットにおいても、劣化した里山生態系は開発地としてだけでなく生態系修復や再生ポテンシャルの高いオフセット候補地としての有効活用策を積極的に検討するべきである。ここでは里山生態系を対象に、生物多様性オフセットを実施する際に生じる課題について、カインドの考え方、生態系評価手法、オフセットによる修復の順に具体例を検討する。

##### 4.2.1 里山生態系でのカインドの設定

里山生態系では、植林、薪炭利用や季節的な火入れなどの施業により、森林(人工林、二次林)と草地(農耕地、採草地、放牧地など)が時空間的に変遷しながらモザイク状に存在してきた(小椋 2010)。このように人為影響下で変遷してきた生態系を開発地あるいはオフセット地とする場合、生態系タイプ(カインド)をどのように定義すべきだろうか。ここでは例として、放棄人工林および耕作放棄地を開発地・オフセット候補地とする場合に想定されるインカインドのパターンを検討した(Table 2)。放棄人工林を開発する場合(Table 2の1)、森林を創出・修復することがインカインドのオフセットである。具体的には、放棄人工林を広葉樹二次林化して生物多様性の増強を図ることに加え、周囲が森林地帯の耕作放棄地を二次林化することも有効だろう。一方、既に森林化が始まった耕作放棄地を開発する場合(Table 2の2, 3)、森林あるいは草地のどちらを創出・修復することがインカインドのオフセットに位置づけられるだろうか。カインドの検討においては、さらにオフセット候補地の修復技術の有無が要点となる。森林を創出・修復する場合(Table 2の2)、放棄人工林や耕作放棄地の再森林化(Rey Benayas et al. 2008, 2009, Rey Benayas and Bullock 2012)が有効な修復手法として期待される。たとえば長期間放棄された日本の耕作放棄地では、クズやアズ

Table 2. 劣化した里山生態系を対象としたインカインドのオフセットパターンの例

	開発地 [カインド]	オフセット候補地	オフセット行為地 [カインド]
1	放棄人工林 [森林]	放棄人工林/耕作放棄地	二次林 [森林]
2	耕作放棄地 [森林]	放棄人工林/耕作放棄地	二次林 [森林]
3	耕作放棄地 [草地]	放棄二次草地	二次草地 [草地]

マネザサの単一優占群集となり木本実生の定着が阻害されるため、下草刈りによるギャップ形成が有効な修復手法かもしれない (Tokuoka et al. 2011, Tokuoka and Hashigoe 2015)。一方草地を創出・修復する場合 (Table 2 の 3)、耕作放棄地の草原化は耕起や施肥等の土地改変履歴の影響により成功例がなく、放棄された半自然草原 (二次草地) での管理再開による再草原化 (Koyama et al. 2017) が数少ない修復手法であると考えられる。このように日本の里山生態系の現状と特性に適したカインドの考え方を整理するとともに、劣化した生態系を修復する実証研究の蓄積が求められる。その際は生態学的同等性だけでなく生態系の持続性に配慮して、各生態系の国や地方レベルでの空間配置や比率についての生態学的情報も必要だろう。

#### 4.2.2 景観構造や外来種を考慮した生態系評価手法

里山における景観のモザイク構造は、景観構造の考慮が BBOP スタンドの原則の一つになっているように (Table 1 の原則 3)、生態系評価においても重要な検討項目である (Lindenmayer et al. 2008, Gibbons et al. 2009)。景観生態学分野では、1960 年代から景観構造が生物分布や生物間相互作用に与える影響に関する研究蓄積があり (Lovett et al. 2005)、オーストラリア・ヴィクトリア州のハビタットヘクター法では在来植生パッチの空間配置や連結性が評価項目となっている (Parkes et al. 2003)。景観のモザイク構造が時空間的に変遷する里山では、これらに加え、過去の土地利用履歴 (Koyanagi et al. 2012) や境界 (エッジ) 効果 (Murcia 1995) も生物群集構造に強く影響すると考えられる。特に日本のように各生態系タイプが小面積である場合、ハビタットの面積に対してエッジ効果の及ぶ範囲は大きくなるだろう (Ries et al. 2004)。従って、アメリカやオーストラリアのような大陸国で作られた生態系評価法をそのまま日本に適用することは適切でなく、測定項目の付加や配点の重みづけ等の工夫が必要である。

生態系評価における外来種の扱いもまた、劣化した生態系において重要な課題である。日本の耕作放棄地にはセイタカアワダチソウ、アレチウリ、オオブタクサ等の外来草種が侵入定着し単一優占していることから、生物多様性オフセットの議論において日本に適した外来種評価が必要である。たとえばハビタットヘクター法では、外来種を主とする雑草種 (weed species) の定着情報が、林冠構成樹種の更新阻害要因として評価項目に含まれている。日本における外来種を更新阻害要因 (多種との様々な競合が含まれる) としてのみ評価するのか、外来種がもたらう生態系機能 (表層流失防止機能にあたる植生率等) においては在来種と同等に評価すべきかなど、従来の生態学では見過ごされがちな観点からも検討する必要がある。

#### 4.2.3 里山管理による生態系修復

最後にオフセットの実施に要するコストについて述

べる。里山の生態系修復では、間伐や下草刈り、火入れや採草といった管理の (再) 導入およびその継続が有効な手段であることから、継続的な人手の確保を含むコストへの対応が必要となる (Naidoo et al. 2006, Klimkowska et al. 2010)。いくつかの既存制度では、オフセットによって自立的な生態系の成立を目指すことで生物多様性ゲインの永続性 (permanency) を担保することを要求している (McKenney and Kiesecker 2010)。一方里山の継続管理は、本来農林業と密接に関連して行われてきたものであり、これらの生産活動と切り離して継続することはコストの面から困難である。すなわち長期的な生物多様性ゲインを目的とする場合には、コストおよび管理を行う人材の確保が大きな制限要因と予想されることから、特に生態系の持続性において社会・経済学的な包括的検討が求められる。

## 5. 今後の展望

本稿では、新たな生物多様性保全策として期待される生物多様性オフセットについて、国内の生態学分野からの議論への参入および研究蓄積の推進を目的として、国際的な議論の整理および日本の生態系の特徴に基づく検討課題について論じた。これまでの国内の自然環境保全政策は、国立公園制度の制定や環境影響評価制度をはじめ希少な生態系や特定の生物種の保全に注力してきたため (武内・渡辺 2014)、普通種を主とする生物多様性の開発等による損失は見過ごされてきたといえる。加えて、近年の国内の生物多様性劣化は自然資源のオーバーユース (過剰利用) よりアンダーユース (管理縮小) により引き起こされている点が特徴的である。2020 年の愛知目標達成に向け、生物多様性とそれらに関わる生態系機能およびサービスの安定化をすすめるためには、小規模開発を含むあらゆる開発行為による生物多様性への影響の抑止力となり、かつ劣化した生態系の修復により生物多様性損失に対処できるメカニズムとして、生物多様性オフセットの導入を想定した積極的な議論も必要となるだろう。本稿では取り上げなかった課題として、生態系サービスの評価とそのオフセットの関係解明 (ten Kate et al. 2004, Naidoo et al. 2008)、生物多様性保全における炭素保全の考慮 (山下ら 2013, Gilroy et al. 2014)、気候変動をはじめとする将来的な環境変動の影響、土地所有者や地域住民との合意形成など、科学的、技術的、政策的、経済的側面から検討すべき問題が存在する (BBOP 2012b, Pilgrim et al. 2013)。生態学分野では、これまでの保全生物学、修復生態学、景観生態学等による研究蓄積を、今後は生物多様性オフセットにかかる評価、選択、設計、実施、モニタリング等、実施を見据えた具体的な議論に活用させていくことが期待される。

## 謝 辞

本稿の執筆にあたり、東京学芸大学の小柳知代博士には初期の原稿構成に関して貴重なご意見を頂いた。深く感謝する。本研究は環境省・環境研究総合推進費(1-1401)によって行なわれた。

## 引用文献

- Bailey, R. G. (1996) *Ecosystem geography*. Springer-Verlag, New York, 204pp.
- Ball, I. R., Possingham, H. P. and Watts, M. (2009) Chapter 14: Marxan and relatives: Software for spatial conservation prioritisation. In Moilanen, A., Wilson, K. A. and Possingham, H. P. (eds.) "Spatial conservation prioritisation: Quantitative methods and computational tools". Oxford University Press, Oxford, 185-195.
- BBOP (2012a) Biodiversity offset design handbook. BBOP, Washington D.C., 101pp.
- BBOP (2012b) Resource paper: Limits to what can be offset. BBOP, Washington D.C., 29pp.
- BBOP (2012c) Resource paper: No net loss and loss-gain calculations in biodiversity offsets. BBOP, Washington D.C., 27pp.
- BBOP (2012d) Standard on biodiversity offsets. BBOP, Washington D.C., 22pp.
- Bekessy, S. A., Wintle, B. A., Lindenmayer, D. B., McCarthy, M. A., Colyvan, M., Burgman, M. A. and Possingham, H. P. (2010) The biodiversity bank cannot be a lending bank. *Conserv. Lett.*, 3, 151-158.
- Bull, J. W., Suttle, K. B., Gordon, A., Singh, N. J. and Milner-Gulland, E. J. (2013a) Biodiversity offsets in theory and practice. *Oryx*, 47, 369-380.
- Bull, J. W., Suttle, K. B., Singh, N. J. and Milner-Gulland, E. J. (2013b) Conservation when nothing stands still: Moving targets and biodiversity offsets. *Front. Ecol. Environ.*, 11, 203-210.
- Bull, J. W., Milner-Gulland, E. J., Suttle, K. B. and Singh, N. J. (2014) Comparing biodiversity offset calculation methods with a case study in Uzbekistan. *Biol. Conserv.*, 178, 2-10.
- Bullock, J. M., Aronson, J., Newton, A. C., Pywell, R. F. and Rey Benayas, J. M. (2011) Restoration of ecosystem services and biodiversity: Conflicts and opportunities. *Trends Ecol. Evol.*, 26, 541-549.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K. and Mirotchnick, N. (2011) Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *J. Appl. Ecol.*, 48, 1079-1087.
- Clare, S., Krogman, N., Foote, L. and Lemphers, N. (2011) Where is the avoidance in the implementation of wetland law and policy? *Wetl. Ecol. Manag.*, 19, 165-182.
- Cramer, V. A., Hobbs, R. J. and Standish, R. J. (2008) What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends Ecol. Evol.*, 23, 104-112.
- Curran, M., Hellweg, S. and Beck, J. (2014) Is there any empirical support for biodiversity offset policy? *Ecol. Appl.*, 24, 617-632.
- De Groot, R. S., Blignaut, J., Van Der Ploeg, S., Aronson, J., Elmquist, T. and Farley, J. (2013) Benefits of investing in ecosystem restoration. *Conserv. Biol.*, 27, 1286-1293.
- DSE (2004) *Vegetation Quality Assessment Manual—Guidelines for applying the habitat hectares scoring method*. Version 1.3. Victorian Government Department of Sustainability and Environment, Melbourne, 68pp.
- Dunford, R. W., Ginn, T. C. and Desvousges, W. H. (2004) The use of habitat equivalency analysis in natural resource damage assessments. *Ecol. Econ.*, 48, 49-70.
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B. and Manning, A. D. (2006) Biodiversity, ecosystem function, and resilience: Ten guiding principles for commodity production landscapes. *Front. Ecol. Environ.*, 4, 80-86.
- Gardner, T. A. (2010) *Monitoring forest biodiversity: Improving conservation through ecologically responsible management*. Earthscan, London, 360pp.
- Gardner, T. A., Von Hase, A., Brownlie, S., Ekstrom, J. M. M., Pilgrim, J. D., Savy, C. E., Stephens, R. T. T., Treweek, J. O., Ussher, G. T., Ward, G. and ten Kate, K. (2013) Biodiversity offsets and the challenge of achieving no net loss. *Conserv. Biol.*, 27, 1254-1264.
- Gibbons, P. and Freudenberger, D. (2006) An overview of methods used to assess vegetation condition at the scale of the site. *Ecol. Manage. Restor.*, 7, S10-S17.
- Gibbons, P. and Lindenmayer, D. B. (2007) Offsets for land clearing: No net loss or the tail wagging the dog? *Ecol. Manage. Restor.*, 8, 26-31.
- Gibbons, P., Briggs, S. V., Ayers, D. A., Doyle, S., Seddon, J., McElhinny, C., Jones, N., Sims, R. and Doody, J. S. (2008) Rapidly quantifying reference conditions in modified landscapes. *Biol. Conserv.*, 141, 2483-2493.
- Gibbons, P., Briggs, S. V., Ayers, D., Seddon, J., Doyle, S., Cosier, P., McElhinny, C., Pelly, V. and Roberts, K. (2009) An operational method to assess impacts of land clearing on terrestrial biodiversity. *Ecol. Indic.*, 9, 26-40.
- Gilroy, J. J., Woodcock, P., Edwards, F. A., Wheeler, C., Baptiste, B. L. G., Medina Uribe, C. A., Haugaasen, T. and Edwards, D. P. (2014) Cheap carbon and biodiversity co-benefits from forest regeneration in a hotspot of endemism. *Nat. Clim. Chang.*, 4, 503-507.
- Gonçalves, B., Marques, A., Soares, A. M. V. D. M. and Pereira, H. M. (2015) Biodiversity offsets: From current challenges to harmonized metrics. *Curr. Opin. Environ. Sustain.*, 14, 61-67.

- González, E., Rochefort, L., Boudreau, S. and Poulin, M. (2014) Combining indicator species and key environmental and management factors to predict restoration success of degraded ecosystems. *Ecol. Indic.*, 46, 156-166.
- Gordon, A., Langford, W. T., Todd, J. A., White, M. D., Mullerworth, D. W. and Bekessy, S. A. (2011) Assessing the impacts of biodiversity offset policies. *Environ. Model. Softw.*, 26, 1481-1488.
- Habib, T. J., Farr, D. R., Schneider, R. R. and Boutin, S. (2013) Economic and ecological outcomes of flexible biodiversity offset systems. *Conserv. Biol.*, 27, 1313-1323.
- Hagan, J. M. and Whitman, A. A. (2006) Biodiversity Indicators for sustainable forestry: Simplifying complexity. *J. For.*, 104, 203-210.
- ICMM and IUCN (2012) "Independent report on biodiversity offsets", 59pp, [www.icmm.com/biodiversity-offsets](http://www.icmm.com/biodiversity-offsets), (参照 2016-04-01).
- 環境省 (1997) "平成9年12月25日 生物多様性保全のための国土区分(試案)及び区域ごとの重要地域情報(試案)について", <http://www.env.go.jp/press/press.php?serial=2356>, (参照 2016-04-01).
- 環境省 (2010) "日本の動物分布図集", 1070pp, [http://www.biodic.go.jp/kiso/atlas/pdf/animal\\_distribution\\_atlas\\_of\\_japan.pdf](http://www.biodic.go.jp/kiso/atlas/pdf/animal_distribution_atlas_of_japan.pdf). (参照 2015-04-17).
- 環境省 (2011) "第6回環境影響評価法に基づく基本的事項等に関する技術検討委員会. 資料4-3: 生物多様性オフセットについて", 12pp, [https://www.env.go.jp/policy/assess/5-4basic/basic\\_h23\\_6/mat\\_6\\_4\\_3.pdf](https://www.env.go.jp/policy/assess/5-4basic/basic_h23_6/mat_6_4_3.pdf) (参照 2016-04-01).
- 環境省 (2014) "日本の環境影響評価における生物多様性オフセットの実施に向けて(案)", 12pp, [https://www.env.go.jp/policy/assess/4-1report/file/h26\\_01-09.pdf](https://www.env.go.jp/policy/assess/4-1report/file/h26_01-09.pdf), (参照 2016-04-01).
- 環境省生物多様性総合評価検討委員会 (2010) 生物多様性総合評価報告書 (JBO). 環境省, 東京, 238pp.
- 環境省生物多様性総合評価検討委員会 (2016) 生物多様性及び生態系サービスの総合評価報告書 (JBO2). 環境省, 東京, 157pp.
- Katayama, N., Amano, T., Naoe, S., Yamakita, T., Komatsu, I., Takagawa, S., Sato, N., Ueta, M. and Miyashita, T. (2014) Landscape heterogeneity-biodiversity relationship: Effect of range size. *PLoS ONE*, 9, e93359.
- Kiesecker, J. M., Copeland, H., Pocerwicz, A., Nibbelink, N., McKenney, B., Dahlke, J., Holloran, M. and Stroud, D. (2009) A framework for implementing biodiversity offsets: Selecting sites and determining scale. *Bioscience*, 59, 77-84.
- Kiesecker, J. M., Copeland, H., Pocerwicz, A. and McKenney, B. (2010) Development by design: Blending landscape-level planning with the mitigation hierarchy. *Front. Ecol. Environ.*, 8, 261-266.
- Klimkowska, A., Van Diggelen, R., Grootjans, A. P. and Kotowski, W. (2010) Prospects for fen meadow restoration on severely degraded fens. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.*, 12, 245-255.
- 小林 聡・富田 基史・阿部 聖哉 (2015) 生物多様性条約に関わる国際動向調査: 電気事業の事業活動や環境経営の視点から. 電力中央研究所報告, 14016, 1-24+ 巻頭 1-3.
- Koyama, A., Koyanagi, T. F., Akasaka, M., Takada, M. and Okabe, K. (2017) Combined burning and mowing for restoration of abandoned semi-natural grasslands. *Appl. Veg. Sci.*, 20, 40-49.
- Koyanagi, T., Kusumoto, Y., Yamamoto, S., Okubo, S., Iwasaki, N. and Takeuchi, K. (2012) Grassland plant functional groups exhibit distinct time-lags in response to historical landscape change. *Plant Ecol.*, 213, 327-338.
- Kujala, H., Whitehead, A. L., Morris, W. K. and Wintle, B. A. (2015) Towards strategic offsetting of biodiversity loss using spatial prioritization concepts and tools: A case study on mining impacts in Australia. *Biol. Conserv.*, 192, 513-521.
- Laitila, J., Moilanen, A. and Pouzols, F. M. (2014) A method for calculating minimum biodiversity offset multipliers accounting for time discounting, additionality and permanence. *Methods Ecol. Evol.*, 5, 1247-1254.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R. J., Montague-Drake, R. and the other 34 authors (2008) A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecol. Lett.*, 11, 78-91.
- Loh, J., Randers, J., MacGillivray, A., Kapos, V., Jenkins, M., Groombridge, B. and Cox, N. (1998) Living Planet Report 1998. Gland, Switzerland: WWF, 37pp.
- Lovett, G. M., Jones, C. G., Turner, M. G. and Weathers, K. C. (2005) Ecosystem function in heterogeneous landscapes. Springer-Verlag, New York, 489pp.
- Madsen, B., Carroll, N. and Moore Brands, K. (2010) State of biodiversity markets report: Offset and compensation programs worldwide. *Forest Trends*, Washington D. C., 73pp.
- Magurran, A. E. and McGill, B. (2011) Biological diversity: Frontiers in measurement and assessment. Oxford University press, New York, 368pp.
- Maron, M., Dunn, P. K., McAlpine, C. A. and Apan, A. (2010) Can offsets really compensate for habitat removal? The case of the endangered red-tailed black-cockatoo. *J. Appl. Ecol.*, 47, 348-355.
- Maron, M., Hobbs, R. J., Moilanen, A., Matthews, J. W., Christie, K., Gardner, T. A., Keith, D. A., Lindenmayer, D. B. and McAlpine, C. A. (2012) Faustian bargains?

- Restoration realities in the context of biodiversity offset policies. *Biol. Conserv.*, 155, 141-148.
- Maron, M., Rhodes, J. R. and Gibbons, P. (2013) Calculating the benefit of conservation actions. *Conserv. Lett.*, 6, 359-367.
- Maron, M., Bull, J. W., Evans, M. C. and Gordon, A. (2015) Locking in loss: Baselines of decline in Australian biodiversity offset policies. *Biol. Conserv.*, 192, 504-512.
- McCarthy, M. A., Parris, K. M., van der Ree, R., McDonnell, M. J., Burgman, M. A., Williams, N. S. G., McLean, N., Harper, M. J., Meyer, R., Hahs, A. and Coates, T. (2004) The habitat hectares approach to vegetation assessment: An evaluation and suggestions for improvement. *Ecol. Manage. Restor.*, 5, 24-27.
- McKenney, B. and Kiesecker, J. (2010) Policy development for biodiversity offsets: A review of offset frameworks. *Environ. Manage.*, 45, 165-176.
- 宮崎 正浩 (2010) 生物多様性のノーネットロス政策—日本における導入の実現性に関する考察—。跡見学園女子大学マネジメント学部紀要, 9, 63-81.
- 宮崎 正浩 (2011) 生物多様性条約の愛知目標を達成するための日本の政策課題—EU と日本の相違点からの考察—。跡見学園女子大学マネジメント学部紀要, 12, 67-82.
- Moilanen, A., van Teeffelen, A. J. A., Ben-Haim, Y. and Ferrier, S. (2009) How much compensation is enough? A framework for incorporating uncertainty and time discounting when calculating offset ratios for impacted habitat. *Restor. Ecol.*, 17, 470-478.
- Montoya, D., Rogers, L. and Memmott, J. (2012) Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.*, 27, 666-672.
- Moreno-Mateos, D., Power, M. E., Comin, F. A. and Yockteng, R. (2012) Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. *Plos Biol.*, 10, 8.
- Murcia, C. (1995) Edge effects in fragmented forests: Implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 10, 58-62.
- Naidoo, R., Balmford, A., Ferraro, P. J., Polasky, S., Ricketts, T. H. and Rouget, M. (2006) Integrating economic costs into conservation planning. *Trends Ecol. Evol.*, 21, 681-687.
- Naidoo, R., Balmford, A., Costanza, R., Fisher, B., Green, R. E., Lehner, B., Malcolm, T. R. and Ricketts, T. H. (2008) Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 105, 9495-9500.
- Nielsen, S. E., Bayne, E. M., Schieck, J., Herbers, J., and Boutin, S. (2007) A new method to estimate species and biodiversity intactness using empirically derived reference conditions. *Biol. Conserv.*, 137, 403-414.
- 新山 馨・小川 みふゆ・九島 宏道・高橋 和規・佐藤 保・酒井 武・田内 裕之 (2010) 人工林の広葉樹林化に向けた広葉樹の更新に関する文献の収集と評価。日林誌, 92, 292-296.
- 農林水産省 (2011) “耕作放棄地の現状についてと課題”, 6pp, <http://www.maff.go.jp/j/nousin/tikei/houkiti/pdf/genjou1103.pdf> (参照 2016-09-09).
- 太田 貴大 (2014) 生態系サービス保全のための生物多様性オフセット研究の動向。 “特集 生物多様性と生態系サービスのかかわり：里地，森，海からの恩恵とその保全”。環境情報科学, 43, 47-54.
- 小椋 純一 (2010) 日本の草地の歴史を探る。 “特集：生物多様性と半自然草地。成立と維持に向けた戦略”。日草誌, 56, 216-219.
- 岡部 貴美子・小川 みふゆ (2011) 森林の生物多様性モニタリングの歴史と生態学的視点からの将来展望。森林総研報, 10, 231-250.
- Parkes, D., Newell, G. and Cheal, D. (2003) Assessing the quality of native vegetation: The ‘habitat hectares’ approach. *Ecol. Manage. Restor.*, 4, S29-S38.
- Pearman, P. B. and Weber, D. (2007) Common species determine richness patterns in biodiversity indicator taxa. *Biol. Conserv.*, 138, 109-119.
- Pickett, E. J., Stockwell, M. P., Bower, D. S., Garnham, J. I., Pollard, C. J., Clulow J. and Mahony, M. J. (2013) Achieving no net loss in habitat offset of a threatened frog required high offset ratio and intensive monitoring. *Biol. Conserv.*, 157, 156-162.
- Pilgrim, J. D., Brownlie, S., Ekstrom, J. M. M., Gardner, T. A., von Hase, A., ten Kate, K., Savy, C. E., Stephens, R. T. T., Temple, H. J., Treweek, J., Ussher, G. T. and Ward, G. (2013) A process for assessing the offsetability of biodiversity impacts. *Conserv. Lett.*, 6, 376-384.
- Pressey, R. L., Humphries, C. J., Margules, C. R., Vane-Wright, R. I. and Williams, P. H. (1993) Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. *Trends Ecol. Evol.*, 8, 124-128.
- Pressey, R. L., Johnson, I. R. and Wilson, P. D. (1994) Shades of irreplaceability: Towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodivers. Conserv.*, 3, 242-262.
- Quétier, F. and Lavorel, S. (2011) Assessing ecological equivalence in biodiversity offset schemes: Key issues and solutions. *Biol. Conserv.*, 144, 2991-2999.
- Quigley, J. and Harper, D. (2006a) Compliance with Canada’s Fisheries Act: A field audit of habitat compensation projects. *Environ. Manage.*, 37, 336-350.
- Quigley, J. and Harper, D. (2006b). Effectiveness of fish habitat compensation in Canada in achieving no net loss. *Environ. Manage.*, 37, 351-366.
- Regnery, B., Couvet, D. and Kerbiriou, C. (2013) Offsets and

- conservation of the species of the EU habitats and birds directives. *Conserv. Biol.*, 27, 1335-1343.
- Rey Benayas, J. M. and Bullock, J. M. (2012) Restoration of biodiversity and ecosystem services on agricultural land. *Ecosystems*, 15, 883-899.
- Rey Benayas, J. M., Bullock, J. M. and Newton, A. C. (2008) Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Front. Ecol. Environ.*, 6, 329-336.
- Rey Benayas, J. M., Newton, A. C., Diaz, A. and Bullock, J. M. (2009) Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: A meta-analysis. *Science*, 325, 1121-1124.
- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J. and Sisk, T. D. (2004) Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35, 491-522.
- Rodríguez, J. P., Keith, D. A., Rodríguez-Clark, K. M., Murray, N. J., Nicholson, E., Regan, T. J., Miller, R. M., Barrow, E. G., Bland, L. M., Boe, K., Brooks, T. M., Oliveira-Miranda, M. A., Spalding, M. and Wit, P. (2015) A practical guide to the application of the IUCN Red List of ecosystems criteria. *Philos. Trans. R. Soc. B*, 370, 9.
- Sasse J. (1998) The forests of Japan. Japan Forest Technical Association, Tokyo, 75pp.
- 生物多様性センター (2016) “愛知目標”, <http://www.biodic.go.jp/biodiversity/about/> (参照 2016-04-01).
- Secretariat of CBD (2006) Global Biodiversity Outlook 3. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montréal, 30pp.
- Secretariat of CBD (2010) Global Biodiversity Outlook 3. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montréal, 54pp.
- Stoddard, J. L., Larsen, D. P., Hawkins, C. P., Johnson, R. K. and Norris, R. H. (2006) Setting expectations for the ecological condition of streams: The concept of reference condition. *Ecol. Appl.*, 16, 1267-1276.
- Suding, K. N. (2011) Toward an era of restoration in ecology: Successes, failures, and opportunities ahead. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 42, 465-487.
- 高橋 佳孝 (2004) 半自然草地の植生持続をはかる修復・管理法. *日草誌*, 50, 99-106.
- 武内 和彦・渡辺 綱男 (2014) 日本の自然環境政策 自然共生社会をつくる. 東京大学出版会, 東京, 246pp.
- 田中 章 (2011) 生物多様性オフセット制度化の国際的広がりと今後の課題: CBD COP10での動向を含めて. “特集: 生物多様性問題”. 東京都市大学環境情報学部紀要, 12, 27-32.
- 田中 章 (2014) 環境アセスメントにおける生物多様性オフセットの論点. 日本環境共生学会第17回(2014年度)学術大会発表論文集, 252-259.
- ten Kate, K., Bishop, J. and Bayon, R. (2004) Biodiversity offsets: Views, experience, and the business case. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK, and Insight Investment, London, 95pp.
- TEEB (2010) “Report for business. Chapter 3”, [www.teebweb.org](http://www.teebweb.org) (参照 2016-04-01).
- 東北大学グローバルCOE生物多様性オフセット研究会実証試験ワーキンググループ (2013) 環境影響評価データを活用した生物多様性オフセットの実施可能性検討のための実証的研究報告書, 69pp.
- 東條 一史 (2007) 日本産森林依存性鳥類種数の推定. *森林総研報*, 6, 9-26.
- Tokuoka, Y. and Hashigoe, K. (2015) Effects of stone-walled terracing and historical forest disturbances on revegetation processes after the abandonment of mountain slope uses on the Yura Peninsula, southwestern Japan. *J. Forest. Res.*, 20, 24-34.
- Tokuoka, Y., Ohigashi, K. and Nakagoshi, N. (2011) Limitations on tree seedling establishment across ecotones between abandoned fields and adjacent broad-leaved forests in eastern Japan. *Plant Ecol.*, 212, 923-944.
- Walker, S., Price, R. and Theo Stephens, R. T. (2008) An index of risk as a measure of biodiversity conservation achieved through land reform. *Conserv. Biol.*, 22, 48-59.
- Walker, S., Brower, A. L., Theo Stephens, R. T. and Lee, W. G. (2009) Why bartering biodiversity fails. *Conserv. Lett.*, 2, 149-157.
- Wilson, K., Pressey, R., Newton, A., Burgman, M., Possingham, H. and Weston, C. (2005) Measuring and Incorporating Vulnerability into Conservation Planning. *Environ. Manage.*, 35, 527-543.
- 山下 聡・岡部 貴美子・佐藤 保 (2013) 森林生態系における生物多様性と炭素蓄積. *森林総研報*, 12, 1-21.
- Zedler, J. B. (1996) Ecological issues in wetland mitigation: An introduction to the forum. *Ecol. Appl.*, 6, 33-37.

## Ecological issues in achieving no net loss of biodiversity offsets

Asuka KOYAMA<sup>1)\*</sup> and Kimiko OKABE<sup>2)</sup>

### Abstract

Biodiversity offsets are a mechanism that compensates for the residual negative effects of project development after avoidance, minimization, and restoration of environmental impacts have been implemented. Offset policies have been developed in a growing number of countries as biodiversity conservation and restoration strategies, and are also expected to be an effective approach in Japan toward achieving Aichi Targets. Achieving no net-loss, which means that biodiversity gains from targeted conservation activities match the losses of biodiversity due to the impacts of a specific development project, is a principle of biodiversity offsets. However, the no net-loss concept of biodiversity offsets leaves various unsolved ecological problems pertaining to theory, technology, and practice. This review summarizes the key components of no net loss of biodiversity from ecological perspectives, focusing particularly on 1) explicit measures of biodiversity and ecological equivalence, 2) additional conservation benefits, 3) uncertainty and the risk of failure, and 4) limits to what can be offset and the mandatory mitigation hierarchy. We also discussed challenges to introducing the biodiversity-offset concept in Japan, which is characterized by species-rich secondary ecosystems. We particularly considered a number of specific issues concerning the regional framework in selecting offset-site locations and restoring degraded *Satoyama* ecosystems as potential impact- and offset-sites in Japan.

**Key words:** ecosystem evaluation, equivalency, mitigation hierarchy, no net loss, restoration, *Satoyama* ecosystem, time lag

---

Received 13 October 2016, Accepted 15 February 2017

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

2) Center for Biodiversity, FFPRI

\* Institute for Agro-ecosystem Services, Graduate School of Agricultural and Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1, Midori-cho, Nishi-Tokyo, Tokyo, 188-0002, Japan; e-mail: asukoyama@gmail.com

## 論文 (Original article)

# Isolation of the drought- and salt-responsive galactinol synthase (GolS) gene from black poplar leaves and analysis of the transformants overexpressing GolS

Shin-Ichi MIYAZAWA<sup>1)†\*</sup>, Mitsuru NISHIGUCHI<sup>1)†</sup>, Satoshi KOGAWARA<sup>2)</sup>,  
Ko TAHARA<sup>1)</sup>, Takeshi MOHRI<sup>1)</sup>, Koichi KAKEGAWA<sup>3)</sup>,  
Satoru YOKOTA<sup>1)</sup> and Tokihiko NANJO<sup>4)</sup>

### Abstract

Galactinol synthase (GolS), an enzyme synthesizing galactinol from *myo*-inositol and UDP-galactose, catalyzes the first step of the biosynthetic pathway of the raffinose family oligosaccharides (RFOs). A putative function of accumulated RFOs, galactinol and *myo*-inositol is compatible solute, but clear *in vivo* functions are uncertain. Six *GolS* genes were isolated from black poplar (*Populus nigra*) leaves. We characterized expression patterns of the *GolS* genes in response to either drought, salinity, cold stress or abscisic acid (ABA) and found the distinct *GolS* gene of which transcript level remarkably increased in response to drought- and salt-stress (*PnGolS2*). The amounts of leaf raffinose, galactinol and *myo*-inositol were significantly larger in the poplar transformants overexpressing *PnGolS2* (OXGolS) than those in non-transformants (NT). Leaf transpiration rate was significantly lower in the OXGolS plants than that in the NT due to the reduced stomatal conductance in the OXGolS. Leaf osmolality was unaffected by the overexpression of *PnGolS2* while the leaf water potential showed more negative values in the OXGolS plants than that in the NT plants. These results suggest that overexpressing the drought and salt-responsive *GolS* gene, *PnGolS2*, reduces hydraulic conductance in black poplar.

**Key words:** galactinol synthase, osmolality, poplar, stomatal conductance, transformant, water potential

### 1. Introduction

The accumulation and potential role of the raffinose family of oligosaccharides (RFOs) including raffinose and stachyose have been previously studied during seed maturity (Saravitz et al. 1987). Later, it has been also reported that RFOs accumulate in the vegetative organs and appear to play a prominent role in the stress tolerance of plants (Bachmann et al. 1994, Taji et al. 2002, Zhou et al. 2014).

Galactinol synthase (GolS), the enzyme that synthesizes galactinol from *myo*-inositol and UDP-galactose, can regulate RFO productions because GolS catalyzes the first step in the RFO biosynthetic pathway (Keller and Pharr 1996). Seven and nine genes encoding GolS proteins have been identified in *Arabidopsis thaliana* (*AtGolS1-7*; Taji et al. 2002) and in *Populus trichocarpa* (*PtGolS1-9*; Zhou et al. 2014), respectively.

Abiotic stresses induce the expression of *GolS* genes in several plant species such as *A. thaliana* (Taji et al. 2002), tomato (Downie et al. 2003), coffee (dos Santos et al. 2011),

rice (Saito and Yoshida 2011), and grapevine (Pillet et al. 2012). Recently, expression patterns of *GolS* genes have been characterized in *P. trichocarpa* subjected to stress treatments (Zhou et al. 2014). In *Arabidopsis*, Taji et al. (2002) studied stress responses of the three genes (*AtGolS1*, *AtGolS2*, and *AtGolS3*) and found that *AtGolS1* and *AtGolS2* expression were induced by drought or salinity, while *AtGolS3* expression was induced by low temperature. That study also demonstrated that overexpressing *AtGolS2* using the 35S promoter improved drought tolerance in *Arabidopsis*. Overexpressing *GolS* by genetic engineering has paved the way for improving the stress tolerance of plants (Sun et al. 2013, Zhuo et al. 2013, Himuro et al. 2014).

In the *Arabidopsis* transformant overexpressing the *GolS*, significant improvement in drought tolerance is likely due to reduced water consumption from the soil in the pot because the transformant had lower leaf transpiration rates (*E*) on leaf area basis than the non-transformant (Taji et al. 2002). On the other hand, *in vitro* studies show that RFOs and galactinol that

Received 13 October 2016, Accepted 13 February 2017

1) Department of Forest Molecular Genetics and Biotechnology, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) Tsukuba Research Institute, Sumitomo Forestry Co. Ltd.

3) Department of Forest Resource Chemistry, FFPRI

4) Iriomote Tropical Tree Breeding Technical Garden, FFPRI

† These authors equally contributed to this work.

\* Department of Forest Molecular Genetics and Biotechnology, FFPRI, 1 Matsunosato, 305-8687, Japan; e-mail: miyashin@ffpri.affrc.go.jp

have accumulated in the aerial organs function as compatible solutes (Santarius 1973) or scavengers of radical oxygen that is toxic to plants (Nishizawa et al. 2008). A putative function of accumulated RFOs, galactinol and *myo*-inositol is also osmoregulation (Ishibashi et al. 2011). However, water relations including water potentials and osmolyte concentrations of such transformants are not elucidated. The responses of stomatal conductance ( $g_s$ ) and net CO<sub>2</sub> gas exchange rates ( $P_N$ ) in such transformants are also unclear.

Black poplar (*Populus nigra*) is easily propagated by cuttings. In addition, studies on water relations such as measurements of water potential are more easily applicable to such tree species than to herbaceous species with rosette leaves, i.e., *Arabidopsis*. We previously constructed and analyzed the full-length cDNA libraries from *P. nigra* in order to study its stress physiology of *P. nigra* as well as for the functional analysis of its genes as a genetic resource (Nanjo et al. 2004, 2007).

The aims of this study are to isolate the *GolS* genes of which transcript abundance markedly response to drought or salinity stress in *P. nigra* and to reveal the function of *GolS* based on physiological analyses on the transformants overexpressing the *GolS* gene.

## 2. Materials and Methods

### 2.1 Plant materials and growth conditions

To isolate the *GolS* genes and characterize their expression patterns, a *P. nigra* clone was aseptically cultivated according to the method described in Nanjo et al. (2004). The tissue culture was grown at 25°C under cool white fluorescent light (16h/8h; day/night length). The photosynthetically active photon flux density was 40–60  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (LI-190SA, Li-Cor, MA).

For analyzing leaf gas exchange properties, sugar contents and water relations, poplar transformants (OX*GolS*) and non-transformants (NT) were hydroponically grown in an environmentally controlled growth chamber (Koito Electric Industries Ltd., Yokohama, Japan). The air temperature and relative humidity inside the chamber were set at 25°C and 75%, respectively. The photosynthetically active photon flux density measured at the top of these plants was 300  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . The lights (ceramic halide lamps) turned on at 6:00. Day/night length was 16/8 h. The plants were propagated by cuttings. Stems of 13 cm in length were cut out from OX*GolS* and NT plants and the base of the stems was submerged in tap water for 2 weeks. Next, the plant cuttings were transferred to Wagner pots (1/10,000-are, 1.4 L in volume) containing hydroponic culture (1/2,000 Hyponex 6-10-5, HYPONeX, Osaka, Japan). The culture medium was renewed twice every week. The plants were grown for 6 weeks after being transferred to Wagner pots.

### 2.2 Isolation and sequencing analysis of *PnGolS* cDNAs

Expressed sequence tags (ESTs) of *GolS* were queried using the BLAST+ program (Camacho et al. 2009) against the *P. nigra* full length cDNA libraries (Nanjo et al. 2004, 2007). The ESTs, PnFL2-078\_L13, PnFL1-047\_C08, PnFL2-032\_B04, PnFL2-046\_L21, PnFL1-093\_N05, and PnFL1-055\_M08 were re-sequenced. Each amino acid sequence was aligned using MUSCLE (Edgar 2004) in MEGA6 software (Tamura et al. 2013). Phylogenetic analysis was performed using the maximum likelihood method with the same software. Sequence identity and similarity were calculated by the FASTA program (Pearson and Lipman 1988) using GENETYX (ver.12 for Windows; GENETYX, Tokyo, Japan).

### 2.3 Stress and ABA treatments and RNA isolation

Stress and ABA treatments and RNA isolation were performed as described previously (Nanjo et al. 2004). The leaves of aseptically grown poplar were cut and subjected to dehydration, 400 mM NaCl, cold temperature (4°C) or 100  $\mu\text{M}$  abscisic acid (ABA). For the dehydration treatment, the leaves were desiccated in 90 mm×20 mm petri dishes under dim light at an air temperature of 25°C and a relative humidity of 50–60%. For the cold treatment, the leaves were placed on a wet paper towel in a petri dish and then exposed to an air temperature of 4°C. For the NaCl treatment, the leaves were soaked in 50 mL aqueous solutions of 400 mM NaCl under dim light at 25°C. The leaves were treated for 1, 2, 5, 10 or 24 h and then frozen in liquid N<sub>2</sub> for RNA isolation. Each stress treatment was repeated three times. Quantitative real-time PCR (qPCR) was performed as described previously (Nishiguchi et al. 2012). The sequences of the DNA primers used for qPCR are shown in Table S1. The specificity of each amplified PCR product was confirmed by agarose gel electrophoresis and DNA sequencing. The relative mRNA level was normalized to the mRNA level of the ubiquitin gene.

### 2.4 Transformation of black poplar

To overexpress *PnGolS2* in *P. nigra*, the plasmid harboring the cDNA of *PnGolS2* was digested with *Sfi*I. The excised cDNA fragment was inserted into the *Sfi*I-digested pBE2113SF binary vector, which had the Cauliflower mosaic virus (CaMV) 35S promoter, the omega sequence of the Tobacco mosaic virus, the *Sfi*I recognition sites, the nopaline synthase (NOS) terminator and the kanamycin-resistant *NPTII* gene (Ichikawa et al. 2006). The constructed vector was introduced into *Agrobacterium tumefaciens* GV3101 by electroporation. Transformation of *P. nigra* was performed as described previously (Mohri et al. 1996). Genomic DNA from poplar leaves was isolated using the DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Venlo, The Netherlands). The *NPTII* gene introduced into the

transgenic poplar was confirmed by PCR using the specific DNA primers, NPT2U and NPT2R (Table S1), with the Quick Taq® HS DyeMix (Toyobo, Osaka, Japan). Conditions for the PCR reaction were as follows: 94°C for 2 min, followed by 30 cycles of 94°C for 30 sec, 55°C for 1 min and 68°C for 1.5 min, and 68°C for 5 min. An endogenous phosphoglycerate kinase gene (accession number AB018410) was amplified using the PnPGK\_LP and PnPGK\_RP primers (Table S1) as a positive control for PCR.

## 2.5 Sampling procedures for leaf gas exchange, water relation and sugar analyses

Fully expanded leaves positioned in the middle portion of the aerial parts were used for all measurements. Gas exchange and leaf water potential ( $\psi_L$ ) experiments were performed between 9:00 and 14:00. For analyzing osmolality ( $\pi_L$ ) and sugar contents, the leaves were also harvested between 9:00 and 14:00. These leaves were immediately frozen in liquid N<sub>2</sub> and were kept in a freezer (-80°C) until the measurements were taken. The number of sampled leaves was 15 for gas exchange measurements and it was 5–10 for  $\psi_L$ ,  $\pi_L$ , and sugar content analyses. These leaves were taken from five plants.

## 2.6 Leaf gas exchange, osmolality and water potential

Leaf gas exchange parameters such as net CO<sub>2</sub> fixation rate ( $P_N$ ), transpiration rate ( $E$ ) and stomatal conductance ( $g_s$ ) were measured using a portable infra-red CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O gas analyzer (LI-6400, Li-Cor). Light irradiated on the leaf surfaces was provided by a LED lamp (red + blue LED) equipped with the analyzer. The light intensity was adjusted to 400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . The leaf temperature was set at 25°C and the leaf-to-air vapor pressure deficit was between 0.8 kPa and 1.2 kPa throughout the measurements.  $\pi_L$  of leaf sap was measured with an osmometer (Vapro 5520, Wescor, UT). Leaf sap was squeezed from the frozen leaf samples enclosed in a plastic bag using a

pair of pliers.  $\psi_L$  was measured with a pressure chamber (Model 3000, Soil Moisture Equipment, CA).

## 2.7 Leaf sugar content

Frozen leaf samples were powdered in liquid N<sub>2</sub> using a mortar and pestle. Soluble sugars were extracted with 80% (v/v) ethanol including maltotetraitol as an internal standard at 90°C for 10 min in a water bath. After two additional extractions with 80% ethanol, the combined extracts were evaporated to dryness and dissolved in distilled water. The water-soluble fraction was extracted with chloroform to remove lipophilic materials and then passed through an ion exchange resin column (Dowex 50Wx8 H<sup>+</sup>-form, The Dow Chemical, MI). Analysis of sugars was performed using an HPLC (LC-10A, Shimadzu, Tokyo, Japan) with a refractive index detector (RID-6A, Shimadzu) in a COSMOSIL Sugar-D column (4.6 × 250 mm, Nacalai Tesque, Kyoto, Japan) at 30°C. The eluent was 75% (v/v) acetonitrile in distilled water.

## 3. Results

### 3.1 Isolation of cDNAs encoding stress-induced *GolS* from black poplar

Many cDNAs homologous to *Arabidopsis GolS* (*AtGolS1*, *AtGolS 2*, and *AtGolS3*) were found in the *P. nigra* cDNA library. Their EST sequences were compared mutually to remove multiple redundant cDNAs. Therefore, six cDNAs encoding *GolS* were selected. PnFL2-078\_L13, PnFL1-047\_C08, PnFL2-032\_B04, PnFL2-046\_L21, PnFL1-093\_N05, and PnFL1-055\_M08. The predicted *GolS* proteins encoded by these six cDNAs consisted of 334 to 338 amino acid residues and could be divided into four groups (Table 1). Thus, the gene corresponding to each cDNA was newly named *PnGolS1* to *PnGolS4.2*. The *PnGolS* protein sequences were compared with the *GolS* proteins from *A. thaliana*, *P. trichocarpa* (Philippe et al. 2010, Zhou et al. 2014), and *Populus alba* × *grandidentata*

**Table 1. Identity and similarity of the predicted amino acid sequences of galactinol synthase cDNAs isolated from *Populus nigra*.**

Gene name	ID of cDNA	Predicted protein length (Amino acids)	% Identity (similarity) within the predicted <i>PnGolSs</i>					
			<i>PnGolS1</i>	<i>PnGolS2</i>	<i>PnGolS3.1</i>	<i>PnGolS3.2</i>	<i>PnGolS4.1</i>	<i>PnGolS4.2</i>
<i>PnGolS1</i>	PnFL2-078_L13	337	100 (100)	75 (93)	75 (92)	74 (91)	77 (93)	76 (93)
<i>PnGolS2</i>	PnFL1-047_C08	334		100 (100)	89 (99)	89 (99)	89 (99)	88 (98)
<i>PnGolS3.1</i>	PnFL2-032_B04	334			100 (100)	98 (99)	89 (97)	89 (97)
<i>PnGolS3.2</i>	PnFL2-046_L21	334				100 (100)	90 (97)	89 (97)
<i>PnGolS4.1</i>	PnFL1-093_N05	337					100 (100)	99 (99)
<i>PnGolS4.2</i>	PnFL1-055_M08	338						100 (100)

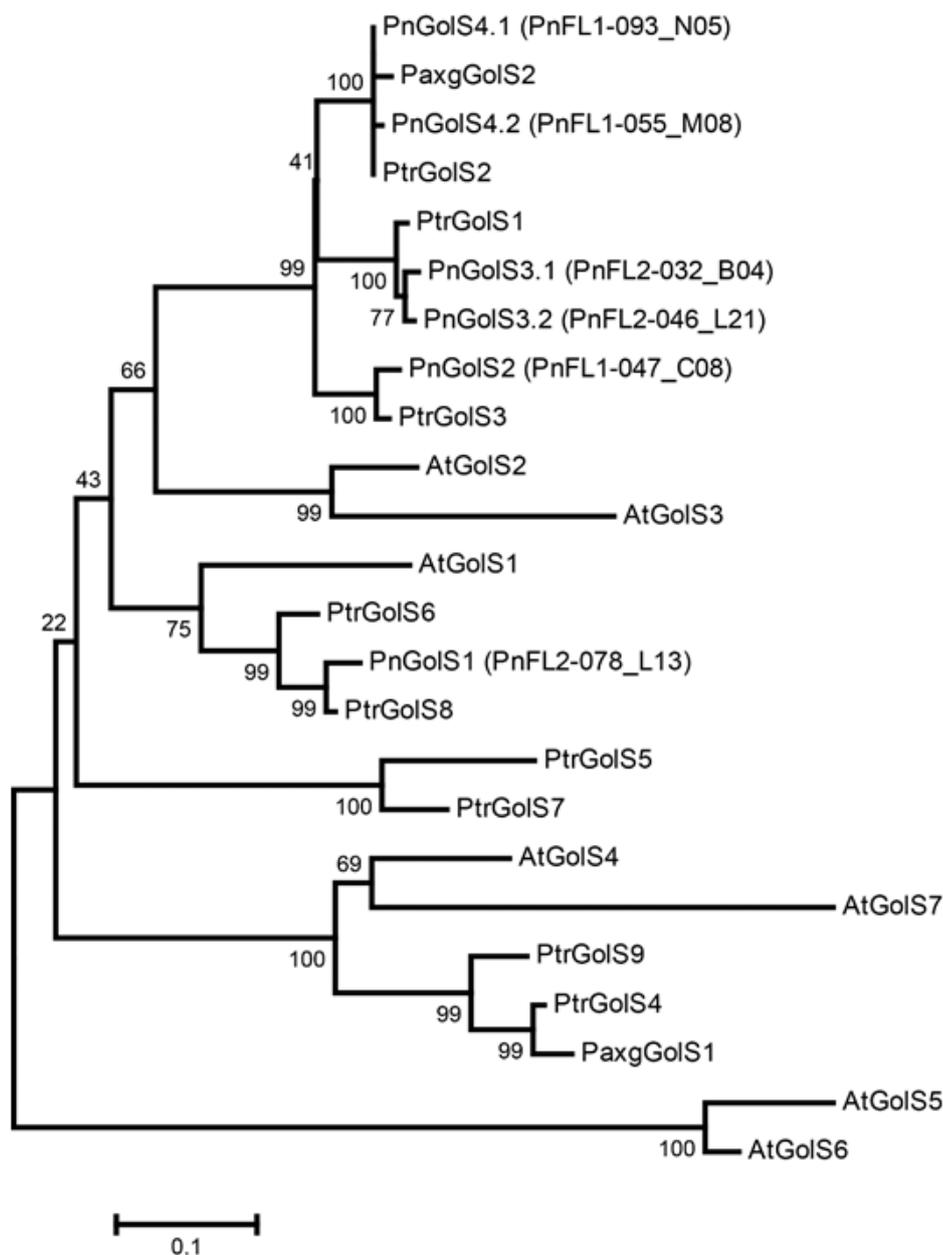
DDBJ accession numbers of the *GolS* cDNAs from *P. nigra* are as follows: PnFL2-078\_L13, DB906648 and DB888707, PnFL1-047\_C08, BP933107 and BP925488; PnFL2-032\_B04, DB898289 and DB880105; PnFL2-046\_L21, DB900909 and DB882796; PnFL1-093\_N05, BP936598 and BP929152, PnFL1-055\_M08, BP933724 and BP926146.

(Unda et al. 2012) (Fig. S1). Based on the alignment to these proteins, a phylogenetic tree was constructed (Fig. 1). PnGolS1 was in the same clade that includes PtrGolS8 (96% identity with PnGolS1, Table S2), PtrGol6 (92%), and AtGolS1 (82%). On the other hand, PnGolS2, PnGolS3.1, PnGolS3.2, PnGolS4.1 and PnGolS4.2 had low homology with PnGolS1 (Table 1) and formed a different clade. Among them, PnGolS2 showed high homology with PtrGolS3 (97%). PnGolS3 (PnGolS3.1 and PnGolS3.2) and PnGolS4 (PnGolS4.1 and PnGolS4.2) were highly homologous with PtrGolS1 and PtrGolS2, respectively

(Table S2). PnGolS4.1 and PnGolS4.2 were also highly homologous with PaxgGolS2 from *P. alba* × *grandidentata* (98% and 97%, respectively).

### 3.2 Effects of environmental stress and ABA on *GoIS* expression in black poplar

We used the *P. nigra* full-length cDNA libraries for the isolation of *GoIS* cDNAs in this study. The cDNA libraries had been constructed from poplar plants subjected to environmental stress treatments such as dehydration, chilling,



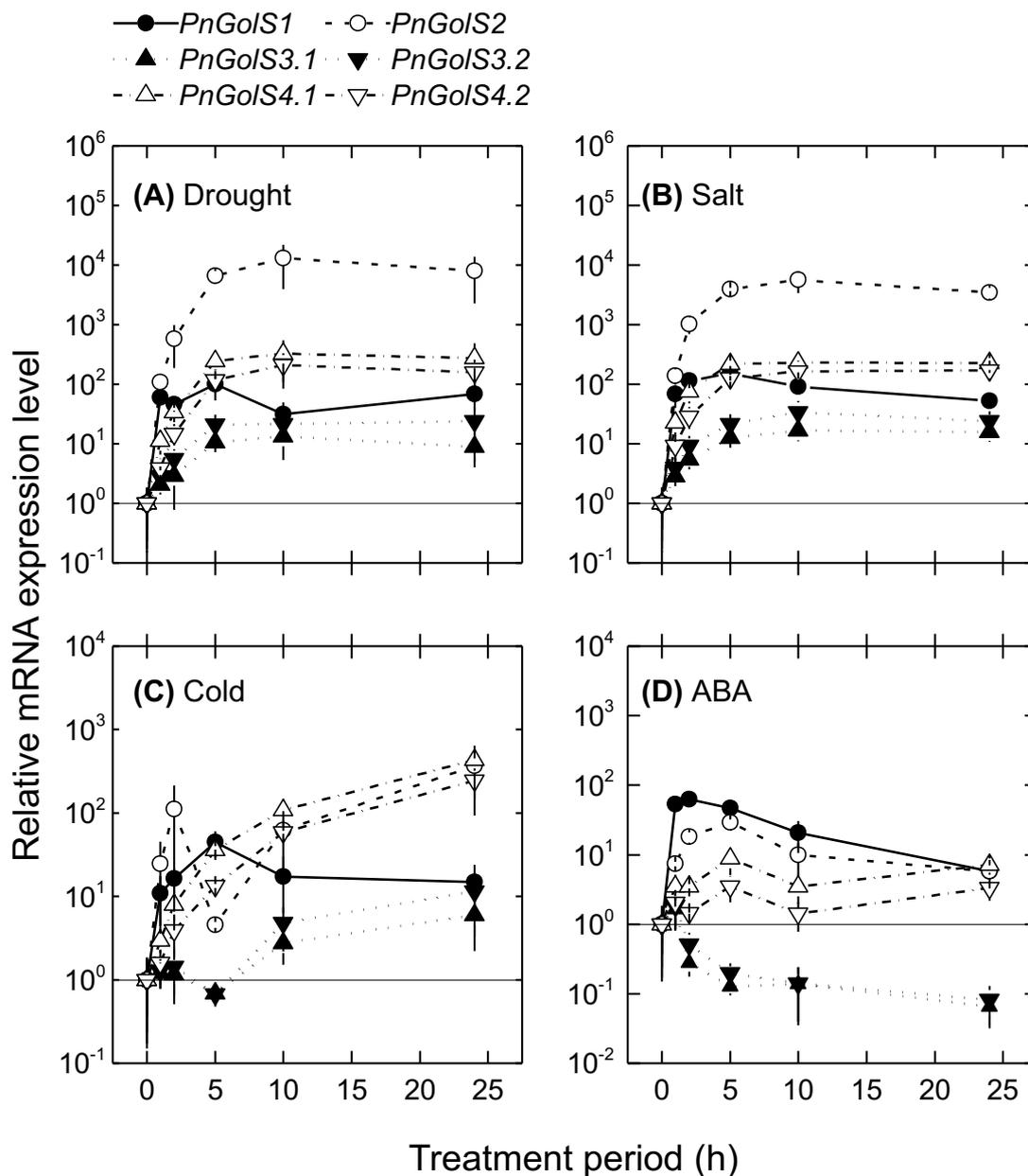
**Fig. 1** Phylogenetic analysis of the predicted *GoIS* proteins from *Populus nigra*, *P. trichocarpa*, *P. alba* × *grandidentata*, and *Arabidopsis thaliana*.

The names of the *GoIS* proteins from *P. trichocarpa* are based on the report by Zhou et al. (2014). The phylogenetic tree was constructed with the maximum likelihood method. Bootstrap values are based on 1000 replicates. The bar corresponds to 0.1 amino acid substitutions per site.

high concentration of NaCl, heat, ABA, and hydrogen peroxide (Nanjo et al. 2004, 2007). The gene expression of *AtGolS1*, *AtGolS2*, and *AtGolS3* is induced by environmental stress (Taji et al. 2002). Accordingly, the gene expression of the isolated *PnGolS* genes is expected to change in response to environmental stress. To confirm this hypothesis, we measured the mRNA levels of each *PnGolS* gene in leaves under drought, NaCl, cold, or ABA treatment using qPCR.

The expression of *PnGolS1* was increased 10- to 100-fold by drought, NaCl, cold, and ABA treatment (Fig. 2). The rapid

induction of *PnGolS1* expression could be detected at 1 h after each treatment. *PnGolS2* was remarkably induced by drought- and NaCl-stress treatment (Fig. 2). The mRNA abundance of *PnGolS2* reached approximately 13,000-fold at 10 h after drought treatment and approximately 5,700-fold at 10 h after NaCl treatment. Cold treatment increased the expression of *PnGolS2* by approximately 370-fold at 24 h after treatment. *PnGolS3.1* and *PnGolS3.2* were also induced by drought and NaCl (Fig. 2). However, the increases in the mRNA abundance of *PnGolS3.1* and *PnGolS3.2* (10- to 30-fold) were remarkably



**Fig. 2** The effect of drought, salt, cold, and abscisic acid (ABA) treatments on the gene expression of *PnGolS* in the lamina of *Populus nigra*.

Leaves of tissue-cultured *P. nigra* were cut and subsequently subjected to (A) dehydration, (B) 400 mM NaCl, (C) 4°C or (D) 100 μM ABA treatment. The mRNA level of samples subjected to treatments was normalized to that of the non-treated sample (0 h). Error bars represent the SD (*n* = 3 experiments).

lower than those of the *PnGolS2*. Similarly, the expression of *PnGolS4.1* and *PnGolS4.2* were induced by drought, NaCl, and cold treatments (Fig. 2): particularly, these genes responded to cold (by 440-fold and 240-fold increased expression, respectively). *PaxgGolS2* in *P. alba* × *grandidentata* (Unda et al. 2012) and *PtrGolS2* in *P. trichocarpa* (Zhou et al. 2014) are also *GolS* genes that show a remarkable upregulation in the expression in response to cold. The predicted amino acid sequences of the *PaxgGolS2* and *PtrGolS2* were structurally similar to those of *PnGolS4.1* and *PnGolS4.2* (Fig. 1). ABA treatment elevated the gene expression of *PnGolS1*, but its effect on the gene expression of the other *PnGolSs* was very small.

### 3.3 Generation of poplar transformants overexpressing *GolS*

We generated poplar transformants overexpressing *PnGolS2* (OXGolS) because *PnGolS2* showed the highest expression under drought and salinity conditions among the investigated *PnGolS* genes (Fig. 2). The cDNA of *PnGolS2* was fused downstream of the CaMV 35S promoter in the binary vector pBE2113SF (Fig. 3A). *P. nigra* was transformed with *Agrobacterium* harboring pBE2113SF::*PnGolS2*. Three kanamycin-resistant poplar plants were regenerated. PCR analysis confirmed that three lines of the poplar plants had the *NPTII* gene but only a single line was successfully sustained (Fig. S2). The expression level of *PnGolS2* in the leaves of OXGolS plants was approximately 280,000-fold higher than that in NT plants (Fig. 3B). This result indicates that the introduced *PnGolS2* cDNA was constitutively overexpressed in the OXGolS group. Nishizawa et al (2008) reported that no morphological difference was found between the *Arabidopsis* transformants overexpressing *GolS* and the wild type. As was the case for *Arabidopsis*, the morphological appearance was unaffected by the *GolS* overexpression in poplar (Fig. S3).

### 3.4 Leaf gas exchange, sugar content and water relations in poplar overexpressing *GolS*

Taji et al. (2002) reported that overexpressing *GolS* reduced the leaf transpiration rate (*E*) in *A. thaliana*. As was the case for *Arabidopsis*, *E* significantly decreased in the *P. nigra* transformants overexpressing *GolS* (Table 2). The decrease in *E* was largely due to the decrease in stomatal conductance (*g<sub>s</sub>*). The significant reduction of *g<sub>s</sub>* was observed while the net CO<sub>2</sub> exchange rate (*P<sub>N</sub>*) was similar between NT and OXGolS plants. From these results, the calculated water-use efficiency (WUE) was significantly higher in the OXGolS plants than in the NTs (Table 2).

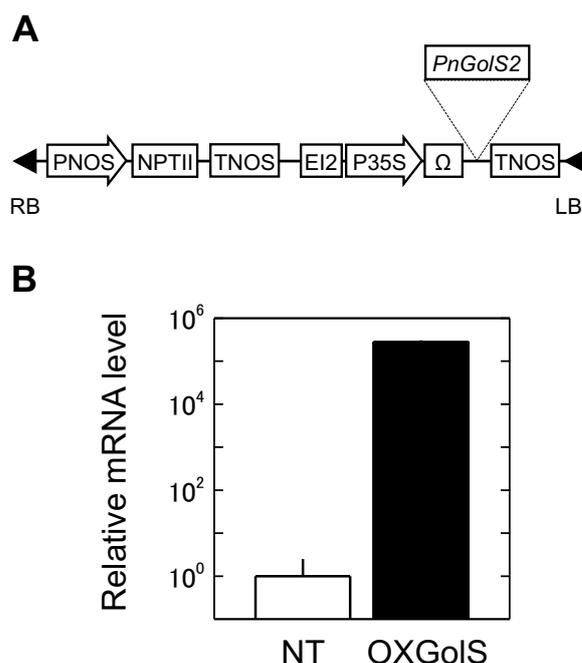
Overexpressing *PnGolS2* significantly increased the leaf galactinol, raffinose and *myo*-inositol contents (Table

2). Stachyose content was lower than the detection limit in both transformants and NT. Again, the amount of galactinol, a *GolS* reaction product, was significantly enhanced by *GolS* overexpression. This strongly suggests that the transgene was active in the transformants. The differences in osmolality ( $\pi_L$ ) between NT and OXGolS leaves were unclear although significant increases in the galactinol, raffinose, and *myo*-inositol content were observed for the OXGolS group (Table 2). Water potential ( $\psi_L$ ) showed more negative values in the OXGolS than in the NT (Table 2).

## 4. Discussion

### 4.1 Functional differentiation in gene expression between multiple *GolS* genes in black poplar leaves

The six isolated cDNAs encoding *GolS* genes were structurally compared with each other and with *GolS* genes from other *Populus* species and *A. thaliana*, after which we named the putative genes corresponding to each cDNA, *PnGolS1*, *PnGolS2*, *PnGolS3.1*, *PnGolS3.2*, *PnGolS4.1*, and



**Fig. 3 Overexpression of *PnGolS2* in *Populus nigra*. (A) Construction of the pBE2113SF::*PnGolS2* binary vector.**

The *PnGolS2* cDNA was inserted downstream of the omega sequence. PNOS, promoter of nopaline synthase; NPTII, neomycin phosphotransferase; TNOS, terminator of nopaline synthase; E12, two tandem repeats of 5'-upstream sequences of Cauliflower mosaic virus (CaMV) 35S promoter; P35S, CaMV 35S promoter;  $\Omega$ , Tobacco mosaic virus omega sequence. (B) Expression of *PnGolS2* in non-transformant (NT) and transformants (OXGolS). The mRNA level of *PnGolS2* was normalized to that of the NT group. Error bars represent the SD ( $n = 3$  experiments).

*PnGolS4.2*, respectively. There was a slight difference in the amino acid sequence between PnGolS3.1 and PnGolS3.2 and between PnGolS4.1 and PnGolS4.2. Therefore, PnGolS3.1 and PnGolS4.1 may be allelic variants of PnGolS3.2 and PnGolS4.2, respectively. Putative *GolS* alleles with amino acid substitutions have been reported for *P. trichocarpa* and *P. trichocarpa* × *deltoides* (Philippe et al. 2010).

Only *PnGolS1* expression was induced by ABA, while the other *PnGolS* genes were not significantly induced (Fig. 2). This result suggests that *PnGolS1* is induced in an ABA-dependent pathway. *PnGolS1* showed a highly homologous to *PtrGolS8* and *PtrGolS6* in *P. trichocarpa* (Fig. 1 and Table S2). On the other hand, a significant elevated expression by ABA was not observed in *PtrGolS6* or *PtrGolS8* (Zhou et al. 2014). Zhou et al. did not follow the expression patterns of *GolS* over time in response to exogenous ABA, which may explain why a clear ABA-dependent was not observed.

The expression level of *PnGolS2* peaked at 10 h after drought treatment, and then decreased by 24 h, and this expression pattern showed the same trend under NaCl treatment (Fig. 2). In a study by Zhou et al. (2014), *PtrGolS3* from *P. trichocarpa* was structurally similar to PnGolS2 in the black poplar (Fig. 1) and also exhibited a strong upregulation in gene

expression at 10 h after drought treatment and sharply declined by 24 h.

The response of *PnGolS2* to drought and salt stresses was distinct from that of the other *GolS* genes, suggesting that *PnGolS2* significantly contributes to stress responsive galactinol synthesis. In contrast, the induction of *PnGolS3.1* and *PnGolS3.2* by stress treatments was significantly lower than that of the other *PnGolS* genes. In addition, *PnGolS4.1* and *PnGolS4.2* were strongly induced by cold treatment. Thus, we clearly show that the expression of multiple *GolS* genes are functionally differentiated in black poplar leaves.

#### 4.2 Overexpressing *GolS* reduces stomatal conductance in the poplar

Data on the  $g_s$  and  $P_N$  of *Arabidopsis* overexpressing *GolS* were not provided in the study by Taji et al. (2002). In this study, we clearly show that the decrease in  $E$  was due to the decrease in  $g_s$  in the *GolS*-overexpressed poplars (Table 2). It also appeared that leaf yellowing symptoms due to water deficient was delayed in the potted transformants compared with NT (Fig. S4), which might be related with the reduced  $g_s$  of the transformants.

A putative function of accumulated galactinol, *myo*-

**Table 2. Leaf gas exchange properties, sugar contents and water relations of non-transformants (NT) and transformants overexpressing *PnGolS2* (OXGolS) in *Populus nigra*.**

		NT	OXGolS	<i>p</i>	<i>n</i>	% Change
Gas exchange properties						
Net CO <sub>2</sub> fixation rate ( $P_N$ )	$\mu\text{ mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	9.8 ± 2.2	9.2 ± 2.3	ns	15	-6
Transpiration rate ( $E$ )	$\text{mmol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	5.5 ± 0.4	4.1 ± 0.5	***	15	-25
Stomatal conductance ( $g_s$ )	$\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	0.93 ± 0.12	0.50 ± 0.11	***	15	-46
WUE (= $P_N / g_s$ )	$\mu\text{ mol mol}^{-1}$	11 ± 1.8	18 ± 3.8	***	15	+63
Sugar content						
Galactinol	$\mu\text{ mol gFW}^{-1}$	0.12 ± 0.26	1.7 ± 0.58	***	5	+1316
Raffinose	$\mu\text{ mol gFW}^{-1}$	0.07 ± 0.10	0.3 ± 0.22	*	5	+329
<i>myo</i> -inositol	$\mu\text{ mol gFW}^{-1}$	11 ± 2	21 ± 2	***	5	+91
Fructose	$\mu\text{ mol gFW}^{-1}$	31 ± 13	25 ± 3	ns	5	-19
Glucose	$\mu\text{ mol gFW}^{-1}$	39 ± 16	40 ± 12	ns	5	+3
Sucrose	$\mu\text{ mol gFW}^{-1}$	12 ± 7	14 ± 7	ns	5	+17
Water relations						
Osmolality ( $\pi_L$ )	$\text{mmol kg}^{-1}$	655 ± 64	640 ± 48	ns	10	-2
Water potential ( $\psi_L$ )	MPa	-0.67 ± 0.9	-0.85 ± 1.6	**	10	+27

WUE is instantaneous water-use efficiency. Stachyose was not detected. The percent change by *GolS* overexpression was calculated as:  $(N-T)/N \times 100$ , where N and T are the mean values for NT and for OXGolS, respectively. FW, fresh weight. The values are mean ± SD. *p*-values for student *t*-tests are shown: \*, <0.05; \*\*, <0.01; \*\*\*, <0.001. ns, not significant. *n* is the number of sample leaves.

inositol, and RFOs is osmoregulation (Ishibashi et al. 2011). However,  $\psi_L$  was unaffected by *GolS* overexpression (Table 2), meaning that the increases in leaf galactinol, raffinose and *myo*-inositol content by the *GolS* overexpression were not enough to increase the osmolality.

During a steady-state condition,  $\psi_L$  is expressed as a function of  $E$  (Kaufmann 1976) as follows:

$$\psi_L = \psi_s - \frac{E}{K_{SL}} \quad (1)$$

where  $\psi_s$  and  $K_{SL}$  are soil water potential and hydraulic conductance from the soil to the leaf, respectively. Equation (1) indicates that  $\psi_L$  linearly increases (i.e. shifting to positive values) as  $E$  decreases when  $K_{SL}$  is assumed to be constant. However,  $\psi_L$  showed more negative values in OXGoS than in NT although OXGoS had a lowered  $E$  (Table 2), implying that  $K_{SL}$  is different between OXGoS and NT plants.

Equation (1) can be rewritten as follows:

$$K_{SL} = \frac{E}{(\psi_s - \psi_L)} \quad (2)$$

We estimated  $K_{SL}$  from the mean values of each measured  $E$  and  $\psi_L$  using equation (2), based on the assumption that  $\psi_s$  is zero and is not different between the transformants and NT groups. The estimated  $K_{SL}$  values were 8.3 and 4.8  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$  for NT and OXGoS, respectively. Thus, the estimated  $K_{SL}$  value was considerably lower in the OXGoS plants than that in the NT plants. Previous studies suggest that  $K_{SL}$  controls  $g_s$  via unidentified signals (hydraulic signal) in contrast to the well-known chemical signaling by which ABA controls  $g_s$  (Comstock 2002, Hacke 2014). Lowered hydraulic conductance may explain the reduced  $g_s$  following *GolS* overexpression. Further studies need to confirm this hypothesis by a direct measurement of  $K_{SL}$  and to clear underlying mechanisms how the *GolS* product controls  $K_{SL}$ .

#### Acknowledgments

We thank Dr. Mitsutoshi Kitao, Dr. Kenichi Yazaki and Dr. Junko Nagakura for the support of measuring instruments. This work was supported in part by the research program #201109 of the Forestry and Forest Products Research Institute.

#### References

- Bachmann, M., Matile, P. and Keller F. Metabolism of the raffinose family oligosaccharides in leaves of *Ajuga reptans*. (1994) *Plant Physiol.*, 105, 1335-1345.
- Camacho, C., Coulouris, G., Avagyan, V., Ma, N., Papadopoulos, J., Bealer, K. and Madden, T. L. (2009) BLAST+: architecture and applications. *BMC Bioinformatics*, 10, 421.
- Comstock, J. P. (2002) Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration. *J. Exp. Bot.*, 53, 195-200.
- dos Santos, T. B., Budzinski, I. G., Marur, C. J., Petkowicz, C. L., Pereira, L. F. and Vieira, L. G. (2011) Expression of three galactinol synthase isoforms in *Coffea arabica* L. and accumulation of raffinose and stachyose in response to abiotic stresses. *Plant Physiol. Biochem.*, 49, 441-448.
- Downie, B., Gurusinghe, S., Dahal, P., Thacker, R. R., Snyder, J. C., Nonogaki, H., Yim, K., Fukunaga, K., Alvarado, V. and Bradford, K. J. (2003) Expression of a *GALACTINOL SYNTHASE* gene in tomato seeds is up-regulated before maturation desiccation and again after imbibition whenever radicle protrusion is prevented. *Plant Physiol.*, 131, 1347-1359.
- Edgar, R. C. (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.*, 32, 1792-1797.
- Hacke, U. G. (2014) Variable plant hydraulic conductance. *Tree Physiol.*, 34, 105-108.
- Himuro, Y., Ishiyama, K., Mori, F., Gondo, T., Takahashi, F., Shinozaki, K., Kobayashi, M. and Akashi, R. (2014) *Arabidopsis* galactinol synthase *AtGolS2* improves drought tolerance in the monocot model *Brachypodium distachyon*. *J. Plant Physiol.*, 171, 1127-1131.
- Ichikawa, T., Nakazawa, M., Kawashima, M., Iizumi, H., Kuroda, H., Kondou, Y., Tshuhara, Y., Suzuki, K., Ishikawa, A., Seki, M., Fujita, M., Motohashi, R., Nagata, N., Takagi, T., Shinozaki, K. and Matsui, M. (2006) The FOX hunting system: an alternative gain-of-function gene hunting technique. *Plant J.*, 48, 974-985.
- Ishibashi, Y., Yamaguchi, H., Yuasa, T., Iwaya-I., M., Arima, S and Zheng, S. -H. (2011) Hydrogen peroxide spraying alleviates drought stress in soybean plants. *J. Plant Physiol.*, 168, 1562-1567.
- Kaufmann, M. R. (1976) Water transport through plants: current perspectives. In: Wardlaw, I. F. and Passioura, J. B. (eds.). "Transport and Transfer Processes in Plants". Academic Press, New York, 313-327.
- Keller, F. and Pharr, D. M. (1996) Metabolism of carbohydrates in sinks and sources: galactosyl-sucrose oligosaccharides. In: Zamski, E. and Schaffer, A. A. (eds.). "Photoassimilate Distribution in Plants and Crops: Source-Sink Relationships". Marcel Dekker, New York, 157-184.
- Mohri, T., Yamamoto, N. and Shinohara, K. (1996) *Agrobacterium*-mediated transformation of Lombardy poplar (*Populus nigra* L. var. *italica* Koehne) using stem segments. *J. For. Res.*, 1, 13-16.
- Nanjo, T., Futamura, N., Nishiguchi, M., Igasaki, T., Shinozaki, K. and Shinohara, K. (2004) Characterization of full-length enriched expressed sequence tags of stress-treated poplar leaves. *Plant Cell Physiol.*, 45, 1738-1748.

- Nanjo, T., Sakurai, T., Totoki, Y., Toyoda, A., Nishiguchi, M., Kado, T., Igasaki, T., Futamura, N., Seki, M., Sakaki, Y., Shinozaki, K. and Shinohara, K. (2007) Functional annotation of 19,841 *Populus nigra* full-length enriched cDNA clones. *BMC Genomics*, 8, 448.
- Nishiguchi, M., Nanjo, T. and Yoshida, K. (2012) The effects of gamma irradiation on growth and expression of genes encoding DNA repair-related proteins in Lombardy poplar (*Populus nigra* var. *italica*). *J. Environ. Radioact.*, 109, 19-28.
- Nishizawa, A., Yabuta, Y. and Shigeoka, S. (2008) Galactinol and raffinose constitute a novel function to protect plants from oxidative damage. *Plant Physiol.*, 147, 1251-1263.
- Pearson, W. R. and Lipman, D. J. (1988) Improved tools for biological sequence comparison. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 85, 2444-2448.
- Philippe, R. N., Ralph, S. G., Mansfield, S. D. and Bohlmann, J. (2010) Transcriptome profiles of hybrid poplar (*Populus trichocarpa* × *deltoides*) reveal rapid changes in undamaged, systemic sink leaves after simulated feeding by forest tent caterpillar (*Malacosoma disstria*). *New Phytol.*, 188, 787-802.
- Pillet, J., Egert, A., Pieri, P., Lecourieux, F., Kappel, C., Charon, J., Gomes, E., Keller, F., Delrot, S. and Lecourieux, D. (2012) VvGOLS1 and VvHsfA2 are involved in the heat stress responses in grapevine berries. *Plant Cell Physiol.*, 53, 1776-1792.
- Saito, M. and Yoshida, M. (2011) Expression analysis of the gene family associated with raffinose accumulation in rice seedlings under cold stress. *J. Plant Physiol.*, 168, 2268-2271.
- Santarius, K. A. (1973) The protective effect of sugars on chloroplast membranes during temperature and water stress and its relationship to frost, desiccation and heat tolerance. *Planta*, 113, 105-114.
- Saravitz, D. M., Pharr, D. M. and Carter, T. E. (1987) Galactinol synthase activity and soluble sugars in developing seeds of four soybean genotypes. *Plant Physiol.*, 83, 185-189.
- Sun, Z., Qi, X., Wang, Z., Li, P., Wu, C., Zhang, H. and Zhao, Y. (2013) Overexpression of *TsGOLS2*, a galactinol synthase, in *Arabidopsis thaliana* enhances tolerance to high salinity and osmotic stresses. *Plant Physiol. Biochem.*, 69, 82-89.
- Taji, T., Ohsumi, C., Iuchi, S., Seki, M., Kasuga, M., Kobayashi, M., Yamaguchi-Shinozaki, K. and Shinozaki, K. (2002) Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, 29, 417-426.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D., Filipski, A. and Kumar, S. (2013) MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol. Biol. Evol.*, 30, 2725-2729.
- Unda, F., Canam, T., Preston, L. and Mansfield, S. D. (2012) Isolation and characterization of galactinol synthases from hybrid poplar. *J. Exp. Bot.*, 63, 2059-2069.
- Zhou, J., Yang, Y., Yu, J., Wang, L., Yu, X., Ohtani, M., Kusano, M., Saito, K., Demura, T. and Zhuge, Q. (2014) Responses of *Populus trichocarpa* galactinol synthase genes to abiotic stresses. *J. Plant Res.*, 127, 347-358.
- Zhuo, C., Wang, T., Lu, S., Zhao, Y., Li, X. and Guo, Z. (2013) A cold responsive galactinol synthase gene from *Medicago falcata* (*MfGols1*) is induced by *myo*-inositol and confers multiple tolerances to abiotic stresses. *Physiol. Plant.*, 149, 67-78.

### Supplemental Date

Supplemental date can be found at

<https://www.ffpri.affrc.go.jp/pubs/bulletin/442/index.html>

Table S1. The DNA primers used in this study.

Table S2. Relationship of galactinol synthase (GolS) from *Populus nigra* with those from *P. trichocarpa*.

Fig. S1 Comparison of the predicted amino acid sequence of galactinol synthase (GolS) from *Populus nigra* with those of other GolSs from *P. trichocarpa*, *P. alba* × *grandidentata*, and *Arabidopsis thaliana*. A putative serine phosphorylation site is indicated by an asterisk and the characteristic hydrophobic pentapeptide (APSAA) at the C-terminus is shown by a black bar.

Fig. S2 PCR confirmation of transgene integration. The neomycin phosphotransferase gene (*NPTII*) was amplified from only the genomic DNA of a *PnGols2*-overexpressed poplar (OXGolS), whereas a non-transformant (NT) did not have the *NPTII* gene. A phosphoglycerate kinase gene (*PGK*, accession number AB018410) was used as a positive control for PCR. M, Lambda DNA/HindIII marker.

Fig. S3 Photographs of (A) non-transformants and (B) transformants overexpressing *PnGols2* in *Populus nigra*. The photographs were taken 8 weeks after transfer to the Wagner-pots. The scale bar on the right bottom corner equals 10 cm in length.

Fig. S4 Photographs of the transformants overexpressing *PnGols2* in *Populus nigra* (OXGolS) and the non-transformants (NT) (A) before and (B) on 14th day after withholding water supply. Aseptically cultivated clones were transplanted in a 1/10000 Wagner pot filled with 40 g vermiculite (in dry weight per pot). The plants were grown during about two months under an environmentally-controlled growth chamber before withholding water supply. The photosynthetically active photon flux density over the plants was 300–500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . The scale bar on the right bottom corner equals 10 cm in length.

# セイヨウハコヤナギの葉における乾燥・塩ストレス応答性 ガラクトシノール合成酵素 (Galactinol synthase, GolS) 遺伝子の 単離と GolS 過剰発現ポプラの解析

宮澤 真一<sup>1)†\*</sup>、西口 満<sup>1)†</sup>、古川原 聡<sup>2)</sup>、田原 恒<sup>1)</sup>、  
毛利 武<sup>1)</sup>、掛川 弘一<sup>3)</sup>、横田 智<sup>1)</sup>、楠城 時彦<sup>4)</sup>

## 要旨

ガラクトシノール合成酵素 (Galactinol synthase, GolS) は *myo*-イノシトールと UDP-ガラクトースからガラクトシノールを合成する酵素であり、ラフィノース族オリゴ糖類 (Raffinose family oligosaccharide, RFO) 合成経路の初発反応を触媒する。植物体に蓄積する RFO、ガラクトシノール、*myo*-イノシトールは適合溶質としての機能などが示唆されているが、生体内でのはっきりとした役割は明らかではない。我々はセイヨウハコヤナギ (*Populus nigra*) の葉から 6 種類の *GolS* 遺伝子を単離し、乾燥や塩ストレスに応答して発現量が顕著に増加する *GolS* 遺伝子 (*PnGolS2*) を見出した。*PnGolS2* を過剰発現した形質転換セイヨウハコヤナギ (OXGolS) の葉に含まれるラフィノース、ガラクトシノール、*myo*-イノシトールの含量は、非形質転換体 (non-transformant, NT) よりも顕著に増加した。また、OXGolS の気孔コンダクタンスは NT と比べると低下し、その結果、OXGolS の葉の蒸散速度は大きく減少していた。*PnGolS2* を過剰発現しても葉の浸透圧に大きな影響はなかったが、一方で、過剰発現によって葉の水ポテンシャルは大きく低下した。これらの結果は、乾燥・塩ストレス応答性 *GolS* 遺伝子である *PnGolS2* を過剰発現すると、セイヨウハコヤナギの通導コンダクタンスを低下させることを示唆している。

キーワード：ガラクトシノール合成酵素、浸透圧、ポプラ、気孔コンダクタンス、形質転換体、水ポテンシャル

原稿受付：平成 28 年 10 月 13 日、原稿受理：平成 29 年 2 月 13 日

1) 森林総合研究所樹木分子遺伝研究領域

2) 住友林業株式会社筑波研究所

3) 森林総合研究所森林資源化学研究領域

4) 森林総合研究所西表熱帯林育種技術園

† 筆頭著者

\* 森林総合研究所樹木分子遺伝研究領域 〒305-8687 茨城県つくば市松の里 1

## 論文 (Original article)

森林総合研究所千代田苗畑 (茨城県かすみがうら市) の  
チョウ類相井上 大成<sup>1)\*</sup>

## 要旨

茨城県かすみがうら市の森林総合研究所千代田苗畑のチョウ類相を解明するために調査を行った。その結果、1997～2016年の20年間に、アゲハチョウ科10種、シロチョウ科6種、シジミチョウ科17種、タテハチョウ科30種、セセリチョウ科8種、合計71種が記録された。記録種のうち、ムラサキツバメ、ナガサキアゲハ、ツマグロヒョウモンは2000年代に、アカボシゴマダラは2010年代に千代田苗畑に侵入したと考えられた。記録された71種を田中の基準に基づいて分類したところ、森林性種は51種(71.8%)、草原性種は20種(28.2%)であった。巢瀬の環境指数(EI)の値は145で、「良好な林や草原」にあたる「多自然」と評価された。記録種の地理的分布型の構成比を日本全体と比較すると、シベリア型(15.5%)や汎熱帯型(8.5%)の種が占める割合は低く、中華型(23.9%)の種が占める割合が高かった。国または茨城県のレッドリストに掲載された種としては、ツマグロキチョウ、オオムラサキ、ウラゴマダラシジミ、クロミドリシジミの4種が記録された。

キーワード：生物多様性、地理的分布型、茨城県、分布拡大種、レッドリスト、避難場所、筑波山塊

## 緒言

森林総合研究所千代田苗畑(旧千代田試験地；以下、「千代田苗畑」と略記)は、茨城県かすみがうら市(旧新治郡千代田町)の北部に位置する。周囲は果樹園、畑、水田等の農耕地で、それらの間に住宅が点在している。千代田苗畑の約600m西側には、筑波山の南東の不動峠付近から派生する「東筑波」と呼ばれる尾根の末端部付近に閑居山(標高227m)が位置する。閑居山の千代田苗畑側の斜面は、主にスダジイ *Castanopsis sieboldii* (Makino) Hatus. ex T.Yamaz. et Mashiba からなる常緑広葉樹林であるが、部分的にクヌギ *Quercus acutissima* Carruth. を主とした落葉広葉樹林も交じる。

試験研究機関の敷地は、面積が比較的広く森林的環境と草原的環境が入り混じった植生を有することや、大規模開発の影響を直接的には受け難いことなどから、都市近郊において生物の避難場所として機能している可能性が高い(井上2004)。例えば井上(2004)は、つくば市の森林総合研究所には茨城県南部の平野部に生息するチョウ類の86%にあたる60種が生息することを報告した。森林総合研究所の支所等では、同様に八王子市の多摩森林科学園(松本2006)、多摩市の多摩試験地(現在、連光寺実験林)(松本2008)、埼玉県鳩山町の赤沼実験林(松本・井上2012)、高知市の四国支所(松本ら2013)、京都市の関西支所(佐藤ら2015)、熊本市の九州支所を含む立田山(井上・後藤2017)でも周辺地域と比較して多くの種数のチョウ

類が生息していたり、多様度指数の値や生息密度が高かったり、国や都県のレッドリスト種が記録されたりしており、チョウ類の多様性が高いことが明らかになっている。また、大学のキャンパスでも同様な調査が行われており、概ね周辺地域と比較してチョウ類の多様性が高いことが報告されている(例えば、江本1997, 1999, 西中ら2005, 溝田・遠藤2010, 伊藤2013)。

森林・林業研究機関の実験林は、周辺環境の変化に関わらず緑地として維持されているため、生物多様性保全の機能を兼ね備えていることが期待される(松本・井上2012)。しかし、千代田苗畑の生物相についてはこれまで報告はない。本報では、千代田苗畑に生息するチョウ類相を可能な限り明らかにするために調査を行い、千代田苗畑のチョウ類相の特徴と、それをを用いて環境を評価することを試みた結果を報告する。

## 調査地および研究方法

千代田苗畑(2006年に千代田試験地から改称)は、農林省林業試験場の圃場として、1973年から1976年にかけて現在地(北緯36度10分、東経140度13分、標高約30～50m、面積16.5ha)に整備された。それ以前は、大半がアカマツ *Pinus densiflora* Siebold et Zucc. の林で、その他にわずかな畑地も存在した。畑地ではタバコ、ムギ類、サツマイモ等が栽培されていた。整備に伴って多種類の樹木が植えられ、庁舎やライシメーター等の実験施設が建設された。現在、針葉

原稿受付：平成29年1月4日 原稿受理：平成29年3月31日

1) 森林総合研究所多摩森林科学園

\* 森林総合研究所多摩森林科学園 〒193-0843 八王子市廿里町1833-81

樹ではスギ *Cryptomeria japonica* (L.f.) D. Don、ヒノキ *Chamaecyparis obtusa* (Siebold et Zucc.) Endl.、ヒマラヤスギ *Cedrus deodara* (Roxb.) G. Don、アカマツが、広葉樹ではクヌギ、コナラ *Quercus serrata* Murray、常緑カシ類が広い面積を占める。特にスギやヒノキについては、苗畑としての性格上、短期間で植栽と伐採が繰り返されている。2012年頃まではアカマツ林内に高木が多かったが、現在では少なくなった。また、ケヤキ *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino、オニグルミ *Juglans mandshurica* Maxim. var. *sachalinensis* (Komatsu) Kitam.、ヤシャブシ類 *Alnus* spp. の小規模な植栽地も点在する。森林以外に、低木のイヌツゲ *Ilex crenata* Thunb. やツツジ類 *Rhododendron* spp. が点在する芝生や、イネ科のススキ *Miscanthus sinensis* Andersson、メヒシバ *Digitaria ciliaris* (Retz.) Koeler、チガヤ *Imperata cylindrica* (L.) Raeusch. var. *koenigii* (Retz.) Pilg.、マメ科のクズ *Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi、アカツメクサ *Trifolium pratense* L.、キク科のセイタカアワダチソウ *Solidago altissima* L.、タンポポ属 *Taraxacum* spp.、タデ科のスイバ属 *Rumex* spp. を中心とした草地が存在する。また生垣には、コノテガシワ *Platyclusus orientalis* (L.) Franco やマサキ *Euonymus japonicus* Thunb. のほか、花木のハナゾノツクバネウツギ *Abelia x grandiflora* (André) Rehder やドウダンツツジ *Enkianthus perulatus* (Miq.) C.K. Schneid. も植えられている。庁舎周辺や構内の道路のほとんどは舗装されているが、苗畑周囲の歩道の一部は舗装されておらず、草地となっている。

1997～2016年に、千代田苗畑の構内で、適宜チョウ類を採集・観察した。1997～2006年までは、年に1～11回（10年間の合計で54回）の調査回数であったが、2007年以降は春から秋まで、ルートを固定した個体数カウント（群集調査）を、原則として各月2回の頻度で行った。その他にも適宜、採集・観察を行ったため、2007～2016年には各年21回以上（10年間の合計で242回）の調査を行った。群集調査の結果については、別報として報告する予定である。本報では採集個体の種名を同定し、性別や採集年月日とともに記録した。標本は、森林総合研究所本所（つくば市）、森林総合研究所多摩森林科学園（八王子市）、または著者自身によって保管されている。採集されていなくても確実な目撃例がある種や、幼虫または蛹で採集された種も記録に含めた。

記録された種の生息環境特性を、田中（1988）に従って森林性と草原性に区別した。また、巢瀬（1993, 1998）が各種に対して設定した指数（3: 多自然種、2: 準自然種、1: 都市・農村種）をもとに環境指数（EI; 各種の指数の和）を計算した。ここで、指数3は人間の営力とは無関係に生息している種、指数1は人間の営力のもとで生息している種、指数2は両者の中間的

な種に対して設定されている。これらの指数の和であるEIが、0～9の場合は、その環境は貧自然（都市中央部）、10～39の場合は寡自然（住宅地・公園緑地）、40～99の場合は中自然（農村・人里）、100～149の場合は多自然（良好な林や草原）、150以上の場合は富自然（極めて良好な林や草原）と評価される。生息環境特性について、従来キチョウ *Eurema hecabe* (Linnaeus) と同一種とされていたキタキチョウ *Eurema mandarina* (de l'Orza) には、キチョウの区分を適用した。生活環については、茨城県の筑波山塊または平野部での主要な越冬態（卵、幼虫、蛹、成虫、越冬不能）を、福田ら（1982, 1983, 1984a, 1984b）、矢田（1998, 2007）および白水（2006）を参考にして推定した。ただし、茨城県内では越冬できないと考えられるウラナミシジミ *Lampides boeticus* (Fabricius) については越冬不能とし、越冬態の割合の計算からは除外した。さらに、分布の特性について、松本（2006）が提案した日本産チョウ類の地理的分布型（シベリア型、ウスリー型、中華型、日本型、ヒマラヤ型、マレー型、汎熱帯型、所属未定）をあてはめて、各分布型が占める割合を計算した。松本（2006）はシルビアシジミを汎熱帯型としたが、かつてシルビアシジミ *Zizina emelina* (de l'Orza) の亜種として扱われていた日本の琉球列島産は、その後ヒメシルビアシジミ *Zizina otis* (Fabricius) として別種扱いとなった（矢後・小田切 2007, Yago et al. 2008）。そのため茨城県産については、矢後・小田切（2007）に記された分布域を参考にして、新たにヒマラヤ型とした。森林性・草原性の区別、巢瀬の指数、越冬態、地理的分布型の各カテゴリーに属する種の構成比を、日本全体、茨城県全体、茨城県の県南・県西地域（該当する地域については後述）、千代田苗畑と比較した。

## 結果及び考察

### 1. 千代田苗畑のチョウ類相

上述の調査によってアゲハチョウ科10種、シロチョウ科6種、シジミチョウ科17種、タテハチョウ科30種、セセリチョウ科8種の合計71種が記録された。それらの採集記録（採集記録のない一部の種については目撃記録）をAppendix 1に示した。Appendix 1には種名と共に、各種の森林性・草原性の区別、巢瀬の指数（3: 多自然種、2: 準自然種、1: 都市・農村種）、越冬態（卵、幼虫、蛹、成虫、越冬不能）、および地理的分布型（シベリア型、ウスリー型、中華型、日本型、ヒマラヤ型、マレー型、汎熱帯型、所属未定）を記した。

### 2. 千代田苗畑のチョウ類相の特徴および環境の評価

記録された71種を対象として、千代田苗畑のチョウ類相の特徴および環境について考察する。71種のうち森林性種は51種（71.8%）、草原性種は20種（28.2%）

であった (Table 1)。日本全体での森林性種と草原性種の割合は、それぞれ 63.8% と 36.2% である (田中 1988)。塩田 (2015) によると、茨城県からは 125 種のチョウの記録があるとされる。しかしながら、それらには南方からの偶産種 (迷チョウ)、またはそれが一時的に発生した可能性のあるウスキシロチョウ *Catopsilia pomona* (Fabricius)、リュウキュウムラサキ *Hypolimnas bolina* (Linnaeus)、ウスイロコノマチョウ *Melanitis leda* (Linnaeus)、北方または山地からの偶産種 (迷チョウ)、またはそれらが一時的に発生した可能性のあるエルタテハ *Nymphalis l-album* (Esper)、キベリタテハ *Nymphalis antiopa* (Linnaeus)、フタスジチョウ *Neptis rivularis* (Scopoli)、人為的に導入されたかまたは人為的な導入後に次世代以降が発生した可能性が高いギフチョウ *Luehdorfia japonica* Leech、ホソオチョウ *Sericinus montela* Gray、信頼できる標本が存在しないヘリグロチャバネセセリ *Thymelicus sylvaticus* (Bremer)、茨城県として記録されているが実際の記録地は千葉県に属すると考えられる (塩田 2007) イシガケチョウ *Cyrestis thyodamas* Doyère が含まれている。これらの 10 種を除いた 115 種を茨城県の土着種 (ただし、ウラナミシジミは茨城県内では越冬できないと推測されるが、毎年記録される常在種であるため土着種として扱った) とし、田中 (1988) の基準に従って分類すると、森林性種は 80 種 (69.6%)、草原性種は 35

種 (30.4%) となった (Table 1)。この 115 種のうち、旧千代田町を含む地域として、筑波山塊とそれ以南・以西の茨城県の平野部 (以下、これらをまとめて「県南・県西地域」と呼ぶ) で記録がある種は塩田 (2015) によれば 91 種で、そのうち森林性種は 64 種 (70.3%)、草原性種は 27 種 (29.7%) であった (Table 1)。日本全体と比べて茨城県全体、県南・県西地域、千代田苗畑で草原性種の割合が低い理由は、日本全体のチョウ類相には高山草原などの特殊な草原環境に生息する種が含まれていたり (Inoue 2003)、近年では森林性種よりも草原性種の衰亡が著しくなっていたりする (井上 2005) ためであろう。千代田苗畑における森林性種と草原性種の割合が、茨城県や県南・県西地域とほぼ同様の値であったことは、千代田苗畑のチョウ類相が、地域のそれを偏りなく反映していることを示している。

巢瀬の環境指数 (EI) の値は 145 で、「良好な林や草原」にあたる「多自然」と評価された。EI 値 150 以上は「極めて良好な林や草原」(富自然) とされるので、千代田苗畑はこの環境にかなり近い。記録された 71 種の指数の平均は 2.04 で、それらの内訳は指数 1 (都市・農村種) が 12 種 (16.9%)、指数 2 (準自然種) が 44 種 (62.0%)、指数 3 (多自然種) が 15 種 (21.1%) であった (Table 2)。指数の平均値は、日本全体、茨城県全体、県南・県西地域、千代田苗畑の順に低くなった (Table 2)。その理由は、日本全体のチョウ類相には高山帯や

**Table 1. Number (%) of forest species and grassland species of butterflies recorded from Japan, Ibaraki Prefecture, South and West areas of Ibaraki Prefecture and Chiyoda Tree Nursery<sup>1)</sup>.**

	Forest species	Grassland species
Japan <sup>2)</sup>	150 (63.8)	85 (36.2)
Ibaraki Prefecture <sup>3)</sup>	80 (69.6)	35 (30.4)
South and West areas of Ibaraki Prefecture <sup>4),5)</sup>	64 (70.3)	27 (29.7)
Chiyoda Tree Nursery	51 (71.8)	20 (28.2)

1) Identification of "Forest species" and "Grassland species" was followed Tanaka (1988).

2) Tanaka (1988).

3), 4) Based on Shiota (2015).

5) South and West Lowlands and Tsukuba Mountains of Ibaraki Prefecture.

**Table 2. Number (%) of species categorized by Sunose environmental index among butterflies occurring in Japan, Ibaraki Prefecture, South and West areas of Ibaraki Prefecture and Chiyoda Tree Nursery.**

	Sunose environmental index <sup>1)</sup>			EI (sum of environmental index)	Average of environmental index
	1	2	3		
Japan <sup>2)</sup>	30 (12.7)	113 (47.9)	93 (39.4)	535	2.27
Ibaraki Prefecture <sup>3)</sup>	13 (11.3)	63 (55.7)	39 (33.0)	256	2.23
South and West areas of Ibaraki Prefecture <sup>4),5)</sup>	13 (14.3)	56 (61.5)	22 (24.2)	191	2.10
Chiyoda Tree Nursery	12 (16.9)	44 (62.0)	15 (21.1)	145	2.04

1) Sunose environmental index (Sunose 1998). 1: Urban and/or rural species, 2: Seminaturnal species, 3: Natural species.

2) Sunose (1988).

3), 4) Based on Shiota (2015).

5) South and West Lowlands and Tsukuba Mountains of Ibaraki Prefecture.

**Table 3. Number (%) of species categorized by overwintering stages among butterflies occurring in Japan, Ibaraki Prefecture, South and West areas of Ibaraki Prefecture and Chiyoda Tree Nursery.**

	Egg	Larva	Pupa	Adult	Non-overwintering
Japan <sup>1)</sup>	41 (20.5)	89 (44.5)	44 (22.0)	26 (13.0)	-
Ibaraki Prefecture <sup>2)</sup>	25 (21.9)	49 (43.0)	26 (22.8)	14 (12.3)	1 <sup>5)</sup>
South and West areas of Ibaraki Prefecture <sup>3), 4)</sup>	11 (12.2)	42 (46.7)	23 (25.6)	14 (15.6)	1 <sup>5)</sup>
Chiyoda Tree Nursery	7 (10.0)	32 (45.7)	19 (27.1)	12 (17.1)	1 <sup>5)</sup>

1) Masaki and Yata (1988).

2), 3) Based on Shiota (2015). Determination of overwintering stages was based on Fukuda et al. (1982, 1983, 1984a, 1984b), Yata (1998, 2007) and Shirôzu (2006).

4) South and West Lowlands and Tsukuba Mountains of Ibaraki Prefecture.

5) *Lampides boeticus*. This species was excluded from the calculation of the percentages because it may come from the warmer places every year and cannot overwinter in Ibaraki Prefecture.

**Table 4. Number (%) of species categorized by geographical distribution among butterflies occurring in Japan, Ibaraki Prefecture, South and West areas of Ibaraki Prefecture and Chiyoda Tree Nursery <sup>1)</sup>.**

	Siberian	Ussuri	Chinese	Japanese	Himalayan	Malayan	Pan-tropical	Undetermined
Japan <sup>2)</sup>	49 (21.4)	39 (17.0)	40 (17.5)	19 (8.3)	17 (7.4)	25 (10.9)	31 (13.5)	9 (3.9)
Ibaraki Prefecture <sup>3)</sup>	18 (15.7)	23 (20.0)	31 (27.0)	13 (11.3)	9 (7.8)	9 (7.8)	6 (5.2)	6 (5.2)
South and West areas of Ibaraki Prefecture <sup>4), 5)</sup>	13 (14.3)	15 (16.5)	24 (26.4)	9 (9.9)	9 (9.9)	9 (9.9)	6 (6.6)	6 (6.6)
Chiyoda Tree Nursery	11 (15.5)	11 (15.5)	17 (23.9)	6 (8.5)	7 (9.9)	7 (9.9)	6 (8.5)	6 (8.5)

1) Identification of geographical distribution was followed Matsumoto (2006).

2) Matsumoto (2006).

3), 4) Based on Shiota (2015).

5) South and West Lowlands and Tsukuba Mountains of Ibaraki Prefecture.

原生林などに局地的に分布する指数3の種が多く含まれているが、そのような種は狭い範囲になるほど欠落していくためであろう。県南・県西地域や千代田苗畑では、日本全体や茨城県全体と比べて指数2の種の割合が高かった (Table 2)。すなわち、千代田苗畑を含む県南・県西地域では、多自然種と都市・農村種の中間的な位置を占める準自然種が中心のチョウ類相を示すと考えられる。

越冬態は、卵が7種 (10.0%)、幼虫が32種 (45.7%)、蛹が19種 (27.1%)、成虫が12種 (17.1%) であった (Table 3)。県南・県西地域と比べると越冬態の構成比にはほとんど差がないが、日本全体 (正木・矢田 1988) や茨城県全体と比較すると、卵で越冬する種の割合がかなり低くなっている。この理由は、日本産チョウ類の中で最も主要な卵越冬グループであるミドリシジミ類の種数が、狭い範囲では少なくなるためであると考えられる。

千代田苗畑の記録種を、松本 (2006) が提案した地理的分布型にあてはめると、シベリア型11種 (15.5%)、ウスリー型11種 (15.5%)、中華型17種 (23.9%)、日本型6種 (8.5%)、ヒマラヤ型7種 (9.9%)、マレー型7種 (9.9%)、汎熱帯型6種 (8.5%)、所属未定6種 (8.5%) であった (Table 4)。日本全体 (松本

2006) と比較すると、千代田苗畑ではシベリア型と汎熱帯型が占める割合が低く、中華型が占める割合が高かった (Table 4)。茨城県全体と千代田苗畑を比較した場合には、千代田苗畑ではウスリー型が占める割合がやや低かった (Table 4)。シベリア型やウスリー型は日本が分布のほぼ南限となる型で、汎熱帯型は日本が北限となる型、中華型はアムール以南の周日本海地域と華中・華南山地にまたがりインドシナ半島以南には広がらない型である (松本 2006)。すなわち千代田苗畑では、日本を分布南限とするようないわゆる北方系の種と、日本を北限とする南方系の種が少なく、東アジアの中緯度地域に分布するような種が多い。茨城県全体と比較した場合に、千代田苗畑でウスリー型の割合がやや低い理由は、茨城県の中では北部山地に偏って分布する傾向が強い種が欠落しているためであろう。

今回記録されたほとんどの種は、幼虫の食餌植物が千代田苗畑に自生するかまたは植栽されており、敷地内で発生している可能性が高い。しかし、アサギマダラ (食草はキジョラン *Marsdenia tomentosa* C. Morren et Decne.)、ナガサキアゲハ (食樹は栽培ミカン類 *Citrus* spp.)、ミヤマカラスアゲハ (食樹はキハダ *Phellodendron amurense* Rupr. やカラスザンショウ *Zanthoxylum ailanthoides* Siebold et Zucc.) の主要な食

餌植物は千代田苗畑には生えていない。これら3種は県南・県西地域には普通に生息する種であるため、他所からの飛来個体が記録されたと考えられる。

### 3. 注目種

千代田苗畑で記録された種のほとんどは、以前から同地に生息していた種であると考えられる。しかし、明らかに1990年代後半以降に侵入したと考えられる種や、国や茨城県のレッドリストに掲げられた種、あるいは分布上注目される種も含まれている。ここではそれらの種について考察する。

クロコノマチョウは茨城県では1994～1995年以降に多くの記録が出るようになった(塩田2015)種である。それ以前はきわめてまれに記録があっただけであるため、1990年代前半以前には千代田苗畑には生息していなかった種であろう。同様に、ムラサキツバメは2000年に、ナガサキアゲハは2003年に茨城県において成虫が初めて記録された種である。また、ツマグロヒョウモンは2003年以前には散発的に記録されていただけであったが、2004年以降に茨城県に定着した(井上2016a)。ムラサキツバメは、千代田苗畑では2002年に幼虫の食痕が初めて確認され(井上2003)、2009年に幼虫の発生が、2011年に成虫が確認された。またナガサキアゲハとツマグロヒョウモンは、千代田苗畑では2008年に初めて成虫が確認された。したがって、これらの3種は、2000年代になってから千代田苗畑に侵入したと考えられる。アカボシゴマダラは神奈川県から1998年以降に分布が広がった外来種(外来亜種 *H. assimilis assimilis*)で、現在本州で急激に分布を拡大している(松井2016)。茨城県では2011年に初めて確認されたとされる(柄澤ら2012など)が、実際にはこれよりもやや早く茨城県に侵入していた可能性も指摘されている(井上2015)。千代田苗畑では2015年から確認されるようになったが、本種はこの頃になってから千代田苗畑に侵入したと考えられる。

日本国内全体の昆虫の最新のレッドリストは、2012年に発表され、2015年に印刷体が発行されている(環境省2015)。また、茨城県からも昆虫を含む動物のレッドデータブックが発行されている(茨城県生活環境部環境政策課2016)。さらに、日本鱗翅学会はこれまで4回にわたって都道府県別のチョウ類のレッドリストを発行してきた(矢田・上田1993, 巢瀬・枝2003, 間野・藤井2009, 矢後ら2016)。ここではこれらのリストのうち、国のリスト(環境省2015)、茨城県のリスト(茨城県生活環境部環境政策課2016)、および鱗翅学会の最新リスト(矢後ら2016)のいずれかに掲載された種をレッドリスト種として扱うこととする。千代田苗畑で記録された種では、ツマグロキチョウ(環境省(2015)で絶滅危惧IB類、茨城県生活環境部環境政策課(2016)で絶滅危惧IB類、矢後ら(2016)で絶滅危惧II類)、

オオムラサキ(環境省(2015)で準絶滅危惧、茨城県生活環境部環境政策課(2016)で絶滅危惧II類、矢後ら(2016)で絶滅危惧II類)、ウラゴマダラシジミ(茨城県生活環境部環境政策課(2016)で準絶滅危惧)、クロミドリシジミ(茨城県生活環境部環境政策課(2016)で準絶滅危惧)の4種がレッドリスト種に該当する。

オオムラサキの千代田苗畑での個体数は少なく、食樹となるエノキ *Celtis sinensis* Pers. も生えている。クロミドリシジミとウラゴマダラシジミの個体数は多くないものの複数年にわたって採集されており、それぞれの主要な食樹であるクヌギとイボタノキ *Ligustrum obtusifolium* Siebold et Zucc. も生えている。したがって、これらの3種は千代田苗畑の定着種であると見なせる。オオムラサキとウラゴマダラシジミは、茨城県では比較的広く分布している(塩田2015)。クロミドリシジミは、かつては全国的にきわめて記録が少ない種であったが、近年分布拡大傾向にあることが指摘されている(井上2016a)。旧千代田町からは既に記録があるが、まだ茨城県南部の平野部からの記録はごく少数である(井上ら2009)。一般に、本種の生息にはクヌギまたはアベマキ *Quercus variabilis* Blume の大木が必要である(福田ら1984a)。千代田苗畑では、それほど太くないクヌギ林でも成虫が確認できるが、閑居山の麓部には薪炭林に由来すると推測される大木の多いクヌギ林が存在する。このような場所に細々と残存していた個体群が、新たに植栽されたクヌギに進出してきているのであろう。クロミドリシジミは茨城県の古くからの土着種であると考えられるが、本種の生息が確認されたことは千代田苗畑のような研究所の付属施設が地域の生物多様性の維持に高い貢献をしていることを示している。レッドリスト種のうち、ツマグロキチョウについては、食草であるカワラケツメイ *Chamaecrista nomame* (Siebold) H. Ohashi が千代田苗畑には生えていないため、周辺地域からの飛来個体が記録されたものと考えられる。

レッドリスト種ではないが、ヤマキマダラヒカゲは、茨城県では山地とその周辺部に分布し、主に標高が100m程度よりも高い地域で記録されている(塩田2015)。千代田苗畑は本種の県内における最低標高の生息地である(井上2012)。このような低標高の場所に本種が生息していることは、千代田苗畑のチョウ類相が筑波山塊の影響を強く受けていることを示している。同様に、シータテハも本州では山地性の種(福田ら1983)で、茨城県では主に北部山地に分布している(塩田2015)。茨城県の平野部では偶産種(迷チョウ)で、筑波山塊には定着している可能性もあるが、記録は少ない(井上2010, 塩田2015)。千代田苗畑で採集されたのは越冬後の秋型個体である。秋型個体は移動性が高く、平野の都市近郊などでも記録されることがある(福田ら1983)ため、筑波山塊から移動してきた

のかもしれない。

#### 4. 今後千代田苗畑で記録される可能性のある種

既述のように、県南・県西地域から記録がある土着種のチョウは91種である。それらのうち、オオウラギンヒョウモン *Fabriciana nerippe* (C. & R. Felder) は、茨城県では絶滅したと考えられる（茨城県生活環境部環境生活課 2016, 矢後ら 2016）。ウスバシロチョウ *Parnassius citrinarius* Motschulsky は、県南・県西地域では小貝川河川敷のみから1987年まで記録されていたが、現在では生息していない（塩田 2015）。クロシジミ *Niphanda fusca* (Bremer & Grey) は、県内各地に分布していたが、2000年代以降は日立市（旧日立市、旧十王町）、北茨城市、城里町（旧七会村）からの記録があるのみで、県南・県西地域では1990年代後半以降には確認されていない（塩田 2015）。クロシジミは国のレッドリストで絶滅危惧IA類に掲げられており（環境省 2015）、茨城県での記録は2007年を最後に途絶えている（井上 2016c）。シルビアシジミ *Zizina emelina* (de l'Orza) は、筑西市（旧下館市）の鬼怒川河川敷で1986年に1回採集されただけで、その後の記録はない（塩田 2015）。ウラギンスジヒョウモン *Argyronome laodice* (Pallas) は、かつては茨城県全体に分布していたと考えられ、県南・県西地域では1980年頃まで記録されていたが、近年は北部の山地のみで確認されている（塩田 2015）。オオミスジ *Neptis alwina* (Bremer & Grey) は、1940年代から1950年代に桜川市（旧真壁町）などで数回、ヒメキマダラヒカゲ *Zophoessa callipteris* (Butler) は桜川市（旧真壁町）で1961年に1回、チャマダラセセリ *Pyrgus maculatus* (Bremer & Grey) は難台山で1950年に1回記録されただけで、県南・県西地域ではその後の記録はない（塩田 2015）。スジボソヤマキチョウ *Gonepteryx aspasia* (Ménétrières) は、茨城県では北部山地のみに定着している種で、県南・県西地域では筑波山と常総市（旧水海道市）で記録されているが、1960年代以降の記録はない（塩田 2015）。以上の9種は県南・県西地域では絶滅したか、またはきわめてまれな偶産種（迷チョウ）であると見なせるため、今後千代田苗畑から記録される可能性はほとんどないと考えられる。

今回、千代田苗畑で記録されなかった種で、県南・県西地域に現在も生息している（またはその可能性が高い）と推測されるのは以下の11種で、これらは今後千代田苗畑から記録される可能性が多少なりともあると考えられる。ヤマトスジグロシロチョウ *Pieris nesis* (Fruhstorfer) は、アブラナ科を食草とし（白水 2006）、筑波山付近で1990年代に複数の記録がある（塩田 2015）。クジャクチョウ *Inachis io* (Linnaeus) も筑波山付近で1990年代に複数の記録があり、県南・県西地域の定着種である可能性が高い（塩田 2015）。

本種の幼虫はクワ科、イラクサ科、ニレ科、マメ科等の広範囲にわたる植物を食した記録があり（福田ら 1983）、そのうちの一部（例えば、ハルニレ *Ulmus davidiana* Planch. var. *japonica* (Rehder) Nakai、カナムグラ *Humulus scandens* (Lour.) Merr.、シロツメクサ *Trifolium repens* L.) は千代田苗畑にも生えている。ウラキンシジミ *Ussuriana stygiana* (Butler) はトネリコ属 *Fraxinus* spp. を食樹とし（福田ら 1984a）、県南・県西地域では平地からは報告されていないが、吾国山や雨引山等で1990年代の記録がある（塩田 2015）。トネリコ属は千代田苗畑に少数が自生しており、また植栽もされている。クロヒカゲ *Lethe diana* (Butler) はササ類を食草とし（福田ら 1984b）、県南・県西地域の平地には分布しないが、筑波山塊には多くの記録がある（塩田 2015）。スミナガシ *Dichorragia nesimachus* (Doyère) とアオバセセリ *Choaspes benjaminii* (Guérin-Ménéville) の筑波山塊での記録は多く、茨城県南部の平地でもまれに記録されている（塩田 2015, 井上 2016b, 井上 未発表記録）。ただし、スミナガシとアオバセセリの食樹（福田ら 1982, 1984b）であるアワブキ *Meliosma myriantha* Siebold et Zucc. やミヤマハハソ *Meliosma tenuis* Maxim. は、千代田苗畑には生えていない。ヒメキマダラセセリ *Ochlodes ochraceus* (Bremer) はイネ科・カヤツリグサ科の各種、ホソバセセリ *Isoteinon lamprospilus* C. & R. Felder はススキを主要な食草とし（福田ら 1984b）、筑波山塊では各所に生息し、茨城県南部の平地でも局地的に記録がある（塩田 2015）。ミドリシジミ *Neozephyrus japonicus* (Murray) は県南・県西地域には広く分布し（塩田 2015）、旧千代田町からも記録があるが（動植物ガイド千代田の花・虫・鳥編集委員会 2005）、千代田苗畑には平地での主要な食樹（福田ら 1984a）であるハンノキ *Alnus japonica* (Thunb.) Steud. が自生せず、その他に食樹となるヤマハンノキ *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. も植栽されていない。ウラミスジシジミ *Wagimo signatus* (Butler) はコナラやクヌギを食樹とし（福田ら 1984a）、筑波山付近の比較的標高が低い場所から2000年代と2010年代の記録がある（塩田 2015）。ギンイチモンジセセリ *Leptalina unicolor* (Bremer & Grey) は、ススキやヨシ *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. を食草とし（福田ら 1984b）、県南・県西地域では山地にも低地にも普通に分布している（塩田 2015）。ウラミスジシジミとギンイチモンジセセリは、それらの食餌植物も生えており、また県南・県西地域の中でも地理的に近い場所から近年の記録があることから、これらの11種の中でも、今後千代田苗畑で記録される可能性がかなり高い種であろう。

#### 5. まとめ

以上のように、県南・県西地域に現存すると考えら

れるチョウ類は 82 種であるが、千代田苗畑ではそのうちの 86.8% にあたる 71 種が記録された。記録種には国や県のレッドリスト種や分布上注目される種も含まれていた。また、千代田苗畑のチョウ類相は、古くからの土着種だけでなく、近年になって他の地域から侵入してきた種が加わって構成されていた。井上 (2004) は、茨城県内で行われたチョウ類相調査をまとめた一覧表を示した。それによると、県南部および西部の平野部では、市町村全域のような広範囲を対象とした調査を除くと、土浦市の穴塚大池周辺地域で最多の 62 種が確認されている。穴塚大池周辺地域は約 100ha の面積があり、県南部地域では豊かな生物相を有するとされ (立川・及川 2000)、この記録種数は 1979～1994 年の調査によって得られたものである (及川・松井 1995)。同地域では、その後の調査によって 6 種が追加され 68 種に増加したが、初期に記録されたのみで近年は発見されていない種が 3 種ある (佐藤 2013)。本研究の調査地面積は 16.5ha で、調査期間は 1997 年からの 20 年間であるが、71 種すべてが 2007 年以降の 10 年間で記録された。この数値は特定の場所を対象とした調査で記録された種数としては、茨城県の平野部でこれまでに公表された報告の中では最多である。千代田苗畑が筑波山塊と関東平野との接点に位置し、山地と平地の両方の影響を受けていることが、種数が多いことの最も大きな理由であろう。さらに調査が進めば千代田苗畑の所産種数は 75 種前後、環境指数は 150 以上になると予想され、今後も調査を継続することが望ましい。

### 謝 辞

本研究の一部は、JSPS 科研費 (JP24580486) によって行われた。森林総合研究所実験林室の鈴木利明氏には、千代田苗畑の整備以前の状況についてご教示頂いた。また、同実験林室の荒井和徳、根本和也の両氏には、日ごろの現場管理で細かい配慮をいただいている。記して感謝申し上げる。

### 引用文献

- 動植物ガイド千代田の花・虫・鳥編集委員会 (編) (2005) 動植物ガイド千代田の花・虫・鳥. 千代田町教育委員会, 286pp.
- 江本 純 (1997) 南山大学キャンパスにおける蝶類群集 (1996 年). 南山大学紀要「アカデミア」自然科学・保健体育編, 6, 31-45.
- 江本 純 (1999) 南山大学キャンパスにおける蝶類群集 (1998 年). 南山大学紀要「アカデミア」自然科学・保健体育編, 8, 17-30.
- 福田 晴夫・浜 栄一・葛谷 健・高橋 昭・高橋 真弓・田中 蕃・田中 洋・若林 守男・渡辺 康之 (1982) 原色日本蝶類生態図鑑 I. 保育社, 277pp.
- 福田 晴夫・浜 栄一・葛谷 健・高橋 昭・高橋 真弓・田中 蕃・田中 洋・若林 守男・渡辺 康之 (1983) 原色日本蝶類生態図鑑 II. 保育社, 325pp.
- 福田 晴夫・浜 栄一・葛谷 健・高橋 昭・高橋 真弓・田中 蕃・田中 洋・若林 守男・渡辺 康之 (1984a) 原色日本蝶類生態図鑑 III. 保育社, 373pp.
- 福田 晴夫・浜 栄一・葛谷 健・高橋 昭・高橋 真弓・田中 蕃・田中 洋・若林 守男・渡辺 康之 (1984b) 原色日本蝶類生態図鑑 IV. 保育社, 373pp.
- 茨城県生活環境部環境政策課 (2016) 茨城における絶滅のおそれのある野生生物 動物編 2016 年改訂版 (茨城県版レッドデータブック). 茨城県生活環境部環境政策課, 327pp.
- Inoue, T. (2003) Butterfly fauna in and near the Ogawa Forest Reserve. Bulletin of the Forestry and Forest Products Research Institute, 2, 237-246.
- 井上 大成 (2003) 茨城県における 2002 年のムラサキツバメの発生状況. るりぼし, 30, 32-38.
- 井上 大成 (2004) 森林総合研究所構内のチョウ類相. 森林総合研究所研究報告, 3, 221-247.
- 井上 大成 (2005) 日本のチョウ類の衰亡理由. 昆虫 (ニューシリーズ), 8, 43-64.
- 井上 大成 (2010) かすみがうら市 (旧千代田町) でシータテハを採集. るりぼし, 39, 73-74.
- 井上 大成 (2012) ヤマキマダラヒカゲの茨城県最低標高の記録. るりぼし, 41, 92-93.
- 井上 大成 (2015) 茨城県南部におけるアカボシゴマダラの記録. るりぼし, 44, 111-112.
- 井上 大成 (2016a) 様々な要因によるチョウの分布拡大. 井上 大成・石井 実編「チョウの分布拡大」. 北隆館, 8-32.
- 井上 大成 (2016b) つくば市の平野部におけるアオバセセリ幼虫の記録. るりぼし, 45, 37-38.
- 井上 大成 (2016c) 茨城県におけるクロシジミの未発表記録. るりぼし, 45, 38-39.
- 井上 大成・後藤 秀章 (2017) 立田山 (熊本市) のチョウ類相. 蝶と蛾, 68, 印刷中.
- 井上 大成・山本 勝利・久松 正樹 (2009) 筑波山塊におけるクロミドリシジミ (チョウ目: シジミチョウ科) の記録. 茨城県自然博物館研究報告, 12, 17-19.
- 伊藤 隆夫 (2013) 広島大学東広島キャンパスの蝶類相. 昆虫と自然, 48(4), 28-32.
- 環境省 (2015) レッドデータブック 2014 - 日本の絶滅のおそれのある野生生物 - 5 昆虫類. ぎょうせい, 509pp.

- 間野 隆裕・藤井 恒 (2009) 日本産蝶類都道府県別レッドリスト (三訂版). 間野 隆裕・藤井 恒編 “日本産チョウ類の衰亡と保護第6集”. 日本鱗翅学会, 107-265.
- 正木 進三・矢田 脩 (1988) 蝶の季節適応と光周性. 日本鱗翅学会特別報告, 6, 341-383.
- 松井 安俊 (2016) 大陸産アカボシゴマダラの移入・拡散による在来種ゴマダラチョウへの影響. 井上大成・石井 実編 “チョウの分布拡大”. 北隆館, 341-352.
- 松本 和馬 (2006) 森林総合研究所多摩森林科学園のチョウ相. 森林総合研究所研究報告, 5, 69-84.
- 松本 和馬 (2008) 東京都多摩市の森林総合研究所多摩試験地および都立桜ヶ丘公園のチョウ類群集と森林環境の評価. 環動昆, 19, 1-16.
- 松本 和馬・井上 大成 (2012) 森林総合研究所赤沼実験林のチョウ相. 蝶と蛾, 63, 151-163.
- 松本 剛史・佐藤 重穂・井上 大成 (2013) 森林総合研究所四国支所のチョウ類相. 森林総合研究所研究報告, 12, 111-124.
- 溝田 浩二・遠藤 洋次郎 (2010) 宮城教育大学バタフライガーデンで2009年に確認されたチョウ類—2008年との比較—. 宮城教育大学環境教育研究紀要, 12, 11-15.
- 西中 康明・岩崎 江利子・桜谷 保之 (2005) 近畿大学奈良キャンパスにおける環境とチョウ類群集の多様性との関係. 環動昆, 16, 23-30.
- 及川 ひろみ・松井 安俊 (1995) 穴塚大池地区のチョウ. 穴塚の自然と歴史の会編 “穴塚大池地域自然環境調査報告書”. 穴塚の自然と歴史の会, 142-147.
- 佐藤 和明 (2013) 土浦市穴塚里山のチョウ群集の変遷. 昆虫と自然, 48(12), 31-33.
- 佐藤 隆士・濱口 京子・浦野 忠久・井上 大成 (2015) 森林総合研究所関西支所 (京都府) のチョウ類相. 環動昆, 26, 1-10.
- 塩田 正寛 (2007) 昭和初期のイシガケチョウの採集地を特定する—茨城県か千葉県か・十六島を探る—. やどりが, 212, 39-45.
- 塩田 正寛 (2015) 茨城県の蝶. 塩田正寛 (自刊), 803pp.
- 白水 隆 (2006) 日本産蝶類標準図鑑. 学習研究社, 336pp.
- 巢瀬 司 (1993) 蝶類群集研究の一方法. 矢田 脩・上田 恭一郎編 “日本産蝶類の衰亡と保護第2集”. 日本鱗翅学会, 83-90.
- 巢瀬 司 (1998) 環境指標性を利用した解析. 日本環境動物昆虫学会編 “チョウの調べ方”. 文教出版, 59-69.
- 巢瀬 司・枝 恵太郎 (2003) 日本産蝶類都道府県別レッドデータ・リスト (2002年). 巢瀬 司・枝 恵太郎編 “日本産チョウ類の衰亡と保護第5集”. 日本鱗翅学会, 1-169.
- 立川 周二・及川 ひろみ (2000) 穴塚大池地域. 石井 実・藤山 静雄・星川 和夫編 “昆虫類の多様性保護のための重要地域第2集”. 日本昆虫学会自然保護委員会, 30-31.
- 田中 蕃 (1988) 蝶による環境評価の一方法. 日本鱗翅学会特別報告, 6, 527-566.
- 柄澤 保彦・中川 裕喜・益子 侑也・潮田 好弘・須藤 英治・山川 稔 (2012) 茨城県におけるアカボシゴマダラ (チョウ目: タテハチョウ科) の記録. 茨城県自然博物館研究報告, 15, 3-5.
- 矢後 勝也・小田切 顕一 (2007) シジミチョウ科. 矢田 脩監修 “新訂原色昆虫大図鑑第1巻 (蝶蛾篇)”. 北隆館, 32-82.
- Yago, M., Hirai, N., Kondo, M., Tanikawa, T., Ishii, M., Wang, M., Williams, M. and Ueshima, R. (2008) Molecular systematics and biogeography of the genus *Zizina* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Zootaxa*, 1746, 15-38.
- 矢後 勝也・平井 規央・神保 宇嗣 (2016) 日本産蝶類都道府県別レッドリスト—四訂版 (2015年版)—. 矢後 勝也・平井 規央・神保 宇嗣編 “日本産チョウ類の衰亡と保護第7集”. 日本鱗翅学会, 83-351.
- 矢田 脩 (1998) 日本産チョウ類のデータ・バンク. 日本環境動物昆虫学会編 “チョウの調べ方”. 文教出版, 211-270.
- 矢田 脩 (監修) (2007) 新訂原色昆虫大図鑑第1巻 (蝶蛾篇). 北隆館, 460pp.
- 矢田 脩・上田 恭一郎 (1993) 日本産蝶類県別レッドデータ・リスト (1992年). 矢田 脩・上田 恭一郎編 “日本産チョウ類の衰亡と保護第2集”. 日本鱗翅学会・日本自然保護協会, 17-81.

**Appendix 1. Collection data of butterflies in Chiyoda Tree Nursery of Forestry and Forest Products Research Institute, Kasumigaura City, Ibaraki Prefecture with informations of Habitat type, Sunose environmental index, overwintering stage and geographical distribution of each species.**

Species <sup>1)</sup>	Habitat type <sup>2)</sup>	Sunose environmental index <sup>3)</sup>	overwintering stage <sup>4)</sup>	Geographical distribution <sup>5)</sup>	Collection data <sup>6)</sup>
<b>アゲハチョウ科 Papilionidae (10 species)</b>					
ジャコウアゲハ <i>Byasa alcinous</i> (Klug)	F	2	P	H	1♂ 2005 August 1; 1♂ 2007 May 18; 1♂ 2008 May 4; 1♂ 2009 April 30; 1♂ 2010 June 6; 1♂ 2012 May 12; 1♂ 2012 June 2; 1♂ 2012 August 5; 1♂ 2013 May 18; 1♂ 2013 June 23
アオスジアゲハ <i>Graphium sarpedon</i> (Linnaeus)	F	2	P	P	1♂ 2011 June 12; 1♂ 2012 May 19; 1♂ 2014 May 18
カラスアゲハ <i>Papilio dehaanii</i> C. & R. Felder	F	3	P	C	1♀ 2008 July 2; 1♂ 2010 June 6; 1♂ 2012 May 5; 1♀ 2015 June 1
ミヤマカラスアゲハ <i>Papilio maackii</i> Ménétrières	F	3	P	C	1♂ 2010 April 26
キアゲハ <i>Papilio machaon</i> Linnaeus	G	2	P	S	1♂ 2009 May 9; 1♂ 2010 June 19; 1♂ 2012 April 25; 1♀ 2012 June 23
クロアゲハ <i>Papilio protenor</i> Cramer	F	2	P	H	1♀ 2007 June 2; 1♂ 2009 May 9
ナガサキアゲハ <i>Papilio memnon</i> Linnaeus	F	2	P	M	1♂ 2008 May 23; 1♂ 2011 May 21; 1♀ 2012 August 19
オナガアゲハ <i>Papilio memnon</i> Linnaeus	F	3	P	C	1♀ 2008 September 20
アゲハ <i>Papilio xuthus</i> Linnaeus	F	1	P	C	1♂ 2009 May 9; 1♂ 2011 May 21
モンキアゲハ <i>Papilio helenus</i> Linnaeus	F	3	P	M	1ex. 2007 July 31 (Ob); 1ex. 2008 August 29 (Ob); 1ex. 2008 September 20 (Ob)
<b>シロチョウ科 Pieridae (6 species)</b>					
キタキチョウ <i>Eurema mandarina</i> (de l'Orza)	F	2	A	un	1♂ 2007 November 8; 1♂ 2009 June 3; 1♀ 2009 July 29; 1♂ 2010 August 18; 1♀ 2011 August 7; 1♂ 2011 August 28; 1♂ 2012 June 23; 1♀ 2012 August 19; 1♂ 2013 June 23
ツマグロキチョウ <i>Eurema laeta</i> (Boisduval)	G	1	A	P	1♂ 2014 October 19
スジグロシロチョウ <i>Pieris melete</i> (Ménétrières)	F	2	P	U	1♂ 2007 April 21; 2♂ 2007 June 2; 1♂ 2007 June 18; 1♂ 2007 July 3; 1♂ 2007 September 8; 1♂1♀ 2008 April 1 2; 1♂ 2008 May 4; 1♂ 2008 June 18; 1♂ 2009 April 8; 1♂ 2009 July 29; 1♂ 2009 August 7; 2♂ 2010 April 11; 2♂ 2011 April 10; 1♂ 2012 April 25; 1♂ 2013 April 13; 1♂ 2013 August 4; 1♂ 2014 May 4; 2♂1♀ 2015 March 28
モンシロチョウ <i>Pieris rapae</i> (Linnaeus)	G	1	P	S	1♀ 1997 April 11; 1♀ 2007 June 18; 1♂ 2007 September 8; 1♂ 2007 September 26; 1♂ 2008 March 29; 1♂ 2009 July 29; 1♂ 2010 April 11; 1♀ 2010 June 6; 1♂ 2011 April 16; 1♂ 2012 April 10; 1♂ 2012 April 25; 1♂ 2013 March 22; 1♀ 2014 April 24
ツマキチョウ <i>Anthocharis scolymus</i> Butler	G	2	P	C	2♂ 1997 April 11; 1♂ 2007 April 21; 1♂ 2009 April 8; 1♂ 2010 May 1; 2♂ 2011 April 16; 1♂ 2012 April 25; 1♂ 2013 April 10; 1♂ 2014 April 8; 1♀ 2014 April 24
モンキチョウ <i>Colias erate</i> (Esper)	G	2	L	un	3♀ 1ex. 1997 April 11; 1♀ 2007 March 22; 1♂ 2007 November 8; 1♂ 2008 April 12; 1♀ 2009 April 30; 1♂ 2009 May 20; 1♂ 2010 April 11; 1♀ 2011 April 16; 1♂ 2012 March 30; 1♂ 2012 April 25; 1♀ 2013 March 22; 1♂ 2013 March 23
<b>シジミチョウ科 Lycaenidae (17 species)</b>					
ウラギンシジミ <i>Curetis acuta</i> Moore	F	2	A	H	1♂ 2007 August 20; 1♂ 2007 September 8; 1♀ 2009 July 29; 1♀ 2009 August 7; 1♀ 2010 August 6; 1♂ 2010 September 21; 1♀ 2011 June 22; 1♂ 2012 August 19
ゴイシジミ <i>Taraka hamada</i> (H.Druce)	F	3	L	M	1♀ 2006 October 15; 1♂ 2013 June 9
ベニシジミ <i>Lycaena phlaeas</i> (Linnaeus)	G	1	L	S	1♂2♀ 1997 April 11; 1♂ 2006 April 1; 1♂ 2007 March 22; 1♂ 2008 March 18; 1♂ 2008 April 12; 1♂ 2009 April 18; 1♀ 2010 April 11; 1♂ 2011 April 10; 1♀ 2011 June 10; 2♂ 2012 April 10; 1♂ 2013 March 10; 1♀ (white colored type) 2013 April 23
ムラサキシジミ <i>Narathura japonica</i> (Murray)	F	2	A	J	1♀ 1999 July 2; 1♀ 2007 September 8; 1♂ 2009 July 29; 1♀ 2010 August 6; 3exs. 2011 June 10 (larvae); 1ex. 2011 June 12 (larva); 1♀ 2014 October 8
ムラサキツバメ <i>Narathura bazalus</i> (Hewitson)	F	2	A	M	1♀ 2011 October 10; 1♀ 2015 July 21
ウラゴマダラシジミ <i>Artopoetes pryeri</i> (Murray)	F	2	E	U	1♂ 2008 June 6; 1♂ 2013 June 8; 1♂ 2014 June 1
アカシジミ <i>Japonica lutea</i> (Hewitson)	F	2	E	C	1♀ 2011 June 12; 1♀ 2013 June 8; 1♂ 2013 June 23; 1♂ 2014 June 1

1) Japanese and scientific names followed Shirôzu (2006).

2) Tanaka (1988). F: Forest species, G: Grassland species.

3) Sunose (1993, 1998). 1: Urban and/or rural species, 2: Seminaturnal species, 3: Natural species.

4) Based on Fukuda et al. (1982, 1983, 1984a, 1984b), Yata (1998, 2007) and Shirôzu (2006). E: egg, L: larva, P: pupa, A: adult, non: non-overwintering.

5) Matsumoto (2006). S: Siberian, U: Ussuri, C: Chinese, J: Japanese, H: Himalayan, M: Malayan, P: Pan-tropical, un: undetermined.

6) Ob.: observed. Em.: Date of adult emergence (rearing). All specimens were collected by Takenari Inoue.

**Appendix 1. Collection data of butterflies in Chiyoda Tree Nursery of Forestry and Forest Products Research Institute, Kasumigaura City, Ibaraki Prefecture with informations of Habitat type, Sunose environmental index, overwintering stage and geographical distribution of each species. (Continued)**

Species <sup>1)</sup>	Habitat type <sup>2)</sup>	Sunose environmental index <sup>3)</sup>	overwintering stage <sup>4)</sup>	Geographical distribution <sup>5)</sup>	Collection data <sup>6)</sup>
ウラナミアカシジミ <i>Japonica saepestriata</i> (Hewitson)	F	2	E	C	2♂1♀ 1999 June 13; 1♀ 2000 June 15; 2♀ 2001 June 1; 1♂ 2007 June 18; 1♂ 2008 July 3; 1♀ 2010 June 19; 2♀ 2011 June 12; 1♂ 2013 June 8; 1♂ 2013 July 6; 1♂ 2014 June 1; 1ex. 2015 May 17 (larva); 1♂ 2015 June 1
ミズイロオナガシジミ <i>Antigius attilia</i> (Bremer)	F	2	E	C	1ex. 1998 June 28; 1ex. 1999 June 13; 1ex. 1999 July 2; 1ex. 2009 July 8; 1♂1♀ 2010 June 19; 1♂1♀ 2011 June 12; 1♂1♀ 2013 June 8
オオミドリシジミ <i>Favonius orientalis</i> (Murray)	F	2	E	U	1ex. 2015 May 17 (pupa); 1♀ 2015 June 16; 1ex. 2016 May 1 (larva)
クロミドリシジミ <i>Favonius yuasai</i> Shirôzu	F	2	E	U	1♂ 2013 June 8; 1♀ 2014 June 26; 1♀ 2016 June 10
トラフシジミ <i>Rapala arata</i> (Bremer)	F	2	P	U	1♀ 1999 July 2; 1♀ 2009 July 11; 1♀ 2015 June 16
コツバメ <i>Callophrys ferrea</i> (Butler)	F	2	P	U	1ex. 2013 May 5 (Ob)
ウラナミシジミ <i>Lampides boeticus</i> (Fabricius)	G	1	non	P	1♂ 1999 November 29; 1♂ 2008 October 30; 1♂ 2009 October 27; 1♂ 2010 October 7; 1♂ 2010 December 5; 1♂ 2012 November 18; 1♂ 2013 October 12; 1♀ 2016 October 20
ヤマトシジミ <i>Zizeeria maha</i> (Kollar)	G	1	L	H	1♂ 1997 April 11; 1♂ 2007 April 21; 1♂ 2008 May 4; 1♂ 2009 April 30; 1♂ 2010 April 26; 1♂ 2011 April 10; 1♀ 2012 May 5; 1♂ 2013 April 10
ルリシジミ <i>Celastrina argiolus</i> (Linnaeus)	F	2	P	S	1♂ 1997 April 11; 1♂ 2007 September 8; 1♂ 2008 March 18; 1♂ 2009 July 29; 1♂ 2010 March 31; 1♂ 2010 June 19; 1♂ 2011 April 10; 1♀ 2011 April 16; 1♂ 2011 June 10; 1♂ 2012 July 15
ツバメシジミ <i>Everes argiades</i> (Pallas)	G	2	L	S	2♂ 1997 April 11; 1♂ 2007 April 21; 1♂ 2007 July 3; 1♀ 2009 April 30; 1♂1♀ 2010 April 26; 1♀ 2011 April 16; 1♂ 2011 May 8; 1♂ 2012 May 5; 1♀ 2012 June 2; 1♂ 2013 April 10
タテハチョウ科 Nymphalidae (30 species)					
ヒメアカタテハ <i>Vanessa cardui</i> (Linnaeus)	G	2	L	P	1♀ 2007 June 2; 1♀ 2007 August 20; 1♀ 2008 August 20; 1♂ 2009 September 22; 1♀ 2010 September 21; 1♀ 2011 October 10
アカタテハ <i>Vanessa indica</i> (Herbst)	G	2	A	un	1ex. 2010 October 16; 1♂ 2012 July 15; 1♂ 2014 October 19
キタテハ <i>Polygonia c-aureum</i> (Linnaeus)	G	2	A	C	1♂ 2007 November 8; 1♀ 2009 July 12; 1♂ 2010 August 6; 1♂ 2011 October 23; 1♂ 2013 July 14
シータテハ <i>Polygonia c-album</i> (Linnaeus)	F	2	A	S	1♀ 2009 April 8
ヒオドシチョウ <i>Nymphalis xanthomelas</i> (Esper)	F	2	A	un	1ex. 1999 June 13; 1♂ 2010 April 26; 1♀ 2010 June 19
ルリタテハ <i>Kaniska canace</i> (Linnaeus)	F	2	A	M	1ex. 2010 October 16; 1♀ 2011 August 28
オオウラギンスジヒョウモン <i>Argyronome ruslana</i> (Motschulsky)	F	2	E	U	1♂ 2009 July 12; 1♂ 2012 July 15; 1♂ 2013 June 23
クモガタヒョウモン <i>Nephargynnis anadyomene</i> (C. & R. Felder)	F	2	L	U	1♀ 2009 July 12
メスグロヒョウモン <i>Damora sagana</i> (Doubleday)	F	2	L	U	1♀ 2008 July 2; 1♂ 2009 July 12; 1♂ 2010 July 3; 1♀ 2011 June 12; 1♂ 2012 June 23; 2♂ 2013 June 23; 1♂ 2013 July 14
ミドリヒョウモン <i>Argynnis paphia</i> (Linnaeus)	F	2	L	S	1♀ 1999 July 2; 1♀ 2007 September 8; 1♂ 2008 July 2; 1♂ 2009 July 11; 2♂ 2010 July 3; 1♂ 2011 June 12; 1♂ 2011 July 9; 2♂ 2012 July 1; 2♂ 2013 June 23
ウラギンヒョウモン <i>Fabriciana adippe</i> (Denis & Schiffermüller)	G	3	L	S	2♂ 2010 June 18; 1♂ 2011 June 10; 1♀ 2012 October 2; 2♂ 2013 June 8; 1♂ 2014 June 1; 1♂ 2015 June 1; 1♂ 2016 June 10
ツマグロヒョウモン <i>Argyreus hyperbius</i> (Linnaeus)	G	1	L	P	1♂ 2009 July 29; 1♂ 2010 May 1; 1♂ 2010 December 5; 1♂ 2011 December 4; 1♂ 2012 November 4
ミスジチョウ <i>Neptis philyra</i> Ménétrières	F	3	L	C	1♀ 2009 July 11; 1♂ 2010 June 6; 1♂ 2011 June 22; 1♂ 2012 June 2
コムスジ <i>Neptis sappho</i> (Pallas)	F	2	L	un	1♂ 2008 July 19; 1♂ 2009 July 29; 1♀ 2011 June 10; 1♀ 2012 May 19
イチモンジチョウ <i>Ladoga camilla</i> (Linnaeus)	F	2	L	S	1♂ 2008 June 18; 1♀ 2009 August 7; 1♀ 2010 August 18; 1♂ 2012 June 2; 1♂ 2012 September 1
アサマイチモンジ <i>Ladoga glorifica</i> (Furhstorfer)	F	2	L	J	1♂ 2008 July 19; 1♂ 2008 September 3; 1♂ 2009 May 20; 1♂ 2010 July 23; 1♂ 2011 May 21; 1♂ 2013 August 18
ゴマダラチョウ <i>Hestina japonica</i> (C. & R. Felder)	F	2	L	C	1♀ 2008 August 20; 1♀ 2011 June 12
アカボシゴマダラ <i>Hestina assimilis</i> (Linnaeus)	F	1	L	C	1♀ 2015 August 2; 1♀ 2015 September 23; 1♀ 2016 August 7

1) Japanese and scientific names followed Shirôzu (2006).

2) Tanaka (1988). F: Forest species, G: Grassland species.

3) Sunose (1993, 1998). 1: Urban and/or rural species, 2: Seminaturnal species, 3: Natural species.

4) Based on Fukuda et al. (1982, 1983, 1984a, 1984b), Yata (1998, 2007) and Shirôzu (2006). E: egg, L: larva, P: pupa, A: adult, non: non-overwintering.

5) Matsumoto (2006). S: Siberian, U: Ussuri, C: Chinese, J: Japanese, H: Himalayan, M: Malayan, P: Pan-tropical, un: undetermined.

6) Ob.: observed. Em.: Date of adult emergence (rearing). All specimens were collected by Takenari Inoue.

**Appendix 1. Collection data of butterflies in Chiyoda Tree Nursery of Forestry and Forest Products Research Institute, Kasumigaura City, Ibaraki Prefecture with informations of Habitat type, Sunose environmental index, overwintering stage and geographical distribution of each species. (Continued)**

Species <sup>1)</sup>	Habitat type <sup>2)</sup>	Sunose environmental index <sup>3)</sup>	overwintering stage <sup>4)</sup>	Geographical distribution <sup>5)</sup>	Collection data <sup>6)</sup>
コムラサキ <i>Apatura metis</i> Freyer	F	2	L	S	1♂ 2007 August 17
オオムラサキ <i>Sasakia charonda</i> (Hewitson)	F	2	L	C	1♀ 1997 July 22; 1♀ 1998 July 6; 1♂ 1998 August 7; 1♂ 2006 July 31; 1♂ 2007 July 3; 1♂ 2013 July 6
ヒメウラナミジャノメ <i>Ypthima argus</i> Butler	F	2	L	U	1♂ 1998 May 8; 1♀ 2000 May 19; 1♂ 2007 April 21; 1♂ 2007 May 4; 1♂ 2007 May 18; 1♂ 2008 April 12; 1♂ 2009 April 30; 1♀ 2010 May 1; 1♂ 2010 August 18; 1♂ 2011 May 8; 1♂ 2012 April 25; 1♂ 2013 April 3; 1♂ 2014 April 24
ジャノメチョウ <i>Minois dryas</i> (Scopoli)	G	2	L	S	1♀ 1997 July 22; 1♂ 1999 July 2; 1♂ 2001 June 28; 1♂ 2007 July 3; 1♂ 2008 July 2; 1♀ 2009 August 7; 1♀ 2010 August 6; 1♂ 2012 July 1; 1♂ 2013 July 6
ヒカゲチョウ <i>Lethe sicelis</i> (Hewitson)	F	2	L	J	1♂ 1999 June 3; 1♂ 2007 June 2; 1♂ 2007 June 18; 1♂ 2009 August 24; 1♂ 2010 June 18; 1♂ 2011 June 10; 1♂ 2012 June 2; 1♂ 2012 June 23; 1♂ 2013 June 8
コジャノメ <i>Mycalesis francisca</i> (Stoll)	F	2	L	H	1♂ 2007 May 4; 1♂ 2007 June 18; 1♂ 2008 August 20; 1♀ 2009 May 20; 1♂ 2012 May 12; 1♂ 2014 September 10
ヒメジャノメ <i>Mycalesis gotama</i> Moore	F	3	L	H	1♂ 2007 June 2; 1♂ 2008 June 6; 1♀ 2009 August 7; 1♂ 2010 June 6; 1♀ 2011 June 22; 1♂ 2011 August 28; 1♂ 2012 July 1; 1♂ 2013 August 4; 1♀ 2014 August 3
ヤマキマダラヒカゲ <i>Neope niponica</i> Butler	F	3	P	J	1♂ 2007 April 21; 1♂ 1♀ 2007 August 17; 1♂ 2007 August 20; 1♂ 2009 August 24; 1♂ 2009 August 27; 1♂ 2009 September 11; 3♂ 1♀ 2012 August 19; 1♂ 1♀ 2012 September 1; 1♂ 2013 September 2; 1♂ 2015 July 21
サトキマダラヒカゲ <i>Neope goschkevitschii</i> (Ménétrières)	F	2	P	J	2♂ 1998 August 7; 1♀ 1999 June 3; 1♀ 2001 June 1; 4♂ 2007 May 12; 8♂ 1♀ 2007 May 18; 3♂ 2007 June 2; 3♂ 1♀ 2007 August 17; 12♂ 12♀ 2007 August 20; 6♂ 5♀ 2007 August 26; 6♂ 1♀ 2007 September 8; 1♂ 1♀ 2008 August 19; 14♂ 2008 August 20; 12♂ 3♀ 2008 August 29; 7♂ 4♀ 2008 September 3; 5♂ 1♀ 2009 May 20; 1♂ 2009 August 7; 21♂ 3♀ 2009 August 24; 25♂ 4♀ 2009 August 27; 1♀ 2009 September 11; 8♂ 2010 May 22; 1♂ 2010 August 18; 1♂ 2011 May 21; 5♂ 1♀ 2012 May 19; 4♂ 2♀ 2012 June 2; 1♀ 2012 June 23; 1♂ 2012 August 5; 20♂ 5♀ 2012 August 19; 7♂ 7♀ 2012 September 1; 4♂ 2013 May 18; 1♂ 2014 May 17; 2♂ 2014 May 18; 1♀ 2015 June 1; 4♂ 2♀ 2016 May 23; 2♂ 1♀ 2016 August 21
クロコノマチョウ <i>Melanitis phedima</i> (Cramer)	F	3	A	M	1♀ 1999 November 29; 2♂ 2009 August 24; 1♀ 2009 October 27; 1♂ 2011 July 26; 2♂ 2011 August 28; 1♀ 2011 November 4; 1♂ 2012 May 12; 1♂ 2012 May 19; 1♂ 2012 July 15; 1♂ 2016 July 24; 1♂ 2016 October 20
アサギマダラ <i>Parantica sita</i> (Kollar)	F	3	L	M	1♂ 2015 October 21
テングチョウ <i>Libythea lepita</i> Moore	F	2	A	un	1♀ 2016 October 20
セセリチョウ科 Hesperiiidae (8 species)					
ミヤマセセリ <i>Erynnis montanus</i> (Bremer)	F	3	L	C	1♂ 1997 April 11; 1♂ 2007 March 22; 1♂ 2008 April 12; 1♂ 2009 April 8; 1♂ 2010 April 11; 1♂ 2011 April 10; 1♀ 2011 April 16; 1♂ 2012 March 30; 1♀ 2012 April 10; 1♂ 2013 April 13
ダイミョウセセリ <i>Daimio tethys</i> (Ménétrières)	F	3	L	C	1♂ 2007 June 2; 1♀ 2008 May 23; 1♂ 2008 June 6; 1♂ 2009 May 20; 1♂ 2010 June 6; 1♂ 2011 August 7; 1♂ 2012 May 19
コチャバナセセリ <i>Thoressa varia</i> (Murray)	F	3	L	J	1♂ 2008 August 2; 1♀ 2009 July 12; 1♀ 2011 May 12; 1♀ 2012 May 19; 1♀ 2012 August 5; 1♂ 2014 May 17
キマダラセセリ <i>Potanthus flavus</i> (Murray)	G	2	L	C	1♂ 2008 July 3; 1♂ 2013 July 6
オオチャバナセセリ <i>Polytremis pellucida</i> (Murray)	G	2	L	C	1♂ 2007 June 18; 1♀ 2007 June 28; 1♀ 2007 September 26; 1♂ 2008 July 2; 1♀ 2009 June 17; 1♀ 2010 July 3; 1♂ 2012 June 23; 1♂ 2013 June 8; 1♀ 2013 June 23; 1♂ 2013 September 2; 1♂ 2014 August 18
ミヤマチャバナセセリ <i>Pelopidas jansonis</i> (Butler)	G	2	P	U	1♀ 2012 October 13 (larva) (2013 May 10 (Em))
チャバナセセリ <i>Pelopidas mathias</i> (Fabricius)	G	2	L	P	1♀ 2007 September 26; 1♀ 2008 September 3; 1♀ 2009 July 29; 1♂ 2009 September 6; 1♀ 2012 August 5; 2♀ 2013 September 2
イチモンジセセリ <i>Parnara guttata</i> (Bremer & Grey)	G	1	L	H	1♂ 2007 July 3; 1♀ 2007 July 27; 1♂ 2007 September 8; 1♂ 2009 July 11; 1♂ 2010 August 18; 1♂ 2012 June 2; 1♂ 2012 August 5; 1♂ 2013 July 6

1) Japanese and scientific names followed Shirôzu (2006).

2) Tanaka (1988). F: Forest species, G: Grassland species.

3) Sunose (1993, 1998). 1: Urban and/or rural species, 2: Seminatural species, 3: Natural species.

4) Based on Fukuda et al. (1982, 1983, 1984a, 1984b), Yata (1998, 2007) and Shirôzu (2006). E: egg, L: larva, P: pupa, A: adult, non: non-overwintering.

5) Matsumoto (2006). S: Siberian, U: Ussuri, C: Chinese, J: Japanese, H: Himalayan, M: Malayan, P: Pan-tropical, un: undetermined.

6) Ob.: observed. Em.: Date of adult emergence (rearing). All specimens were collected by Takenari Inoue.

# Butterfly fauna of Chiyoda Tree Nursery, Forestry and Forest Products Research Institute, Kasumigaura City, Ibaraki Prefecture, central Japan

Takenari INOUE<sup>1)\*</sup>

## Abstract

A list of 71 butterfly species recorded in Chiyoda Tree Nursery, Forestry and Forest Products Research Institute, Kasumigaura City, central Japan from 1997 to 2016 has been compiled from collection data. It consists of ten papilionid, six pierid, 17 lycaenid, 30 nymphalid and eight hesperiid species. Three (*Narathura bazalus*, *Argyreus hyperbius* and *Papilio memnon*) and one (*Hestina assimilis*) of these species are thought to have invaded Chiyoda Tree Nursery in the 2000's and 2010's, respectively. According to Tanaka's criterion, there are 51 forest species (71.8%) and 20 grassland species (28.2%) at the study site. The Sunose environmental index (*EI*) was 145, which indicated a "good natural environment". The percentage of Chinese (23.9%) geographical distribution-type species in Chiyoda Tree Nursery was higher, and Siberian (15.5%) and Pan-tropical (8.5%) type species were lower than the national average in Japan. Four Red Data species of Japan and/or Ibaraki Prefecture, *Eurema laeta*, *Sasakia charonda*, *Artopoetes pryeri* and *Favonius yuasai* were recorded.

**Key words:** biodiversity, geographical distribution type, Ibaraki Prefecture, range expanding species, Red Data List, refuge, Tsukuba Mountains

---

Received 4 January 2017, Accepted 31 March 2017

1) Tama Forest Science Garden, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

\* Tama Forest Science Garden, FFPRI, 1833-81 Todorimachi, Hachioji 193-0843, Japan

## 短 報 (Short communication)

# 大規模森林開発地判読のための道路網抽出

齋藤 英樹<sup>1)\*</sup>

### 要旨

本研究は、大規模森林開発地判読の有効な判読キーとなる道路網を衛星データから抽出する手法の検討を目的とする。研究対象地はカンボジア王国コンポントム州およびプレビヒア州にまたがる森林地帯である。解析にはランドサット 8 号 OLI データを用いた。エッジ保存平滑化フィルタを施した NDVI 画像に対して、エッジ検出処理やフィルタ処理を施し、大規模森林開発地に特徴的な東西南北に走る道路網を抽出した。若いゴム林内の道路網は抽出できたが、開発直後の裸地状態およびゴム林が成熟して道路が被覆された状態では、抽出されない部分があった。今後は、今回の試みで抽出された道路網データと NDVI 差分画像などを組合せ森林変化地の自動抽出技術を開発する。

キーワード：カンボジア、プランテーション、ランドサット 8 号 OLI データ、エッジ抽出

### 1. はじめに

現在、多くの途上国では、土地被覆図などはランドサットや SPOT といった人工衛星から取得されたデータから森林の判読に適したカラー合成画像を作成し、プリントアウトして図面上で判読、トレースする、あるいはスクリーン上で判読、デジタル化するなどして作成されている。いずれにしても、これら作業は目視判読を伴うため時間や手間がかかる。こうした作業の効率化のためコンピュータを用いたデジタル画像分類を取り入れる試みがなされている。特に近年、オブジェクトベースの分類手法が提案され目視判読に近い領域分割がコンピュータによって可能となっている。しかし、ゴム林などでは成熟するに従い、そのスペクトル特性が通常の森林のそれと似通ってくるため、実際の分類は容易ではない。特に、異なる開発ステージのプランテーションがパッチ状に存在する場合や、カンボジアのように落葉林が存在する場所では、植生指数の差分などの一般的な土地被覆分類手法では誤分類が生じやすい。一方で、カンボジアにおけるゴム林の大規模開発地では、森林の伐採の後、稚樹の植栽に先行して南北に走る幅員約 5m の道路網の整備が行われるため、大規模開発地の判読において重要なキーとなりうる。プランテーションなどの大規模開発地の道路網は、カンボジアのほとんどの地域で東西および南北に直線となっている。山岳地域では東西南北以外の道路パターンも見られることから、地形が平坦な地域では東西南北に道路を作ることが植え付けや収穫などの管理上、合理的と判断されているものと思われる。

衛星画像から道路網を抽出する手法については、都

市部において試みられているが森林地帯を対象として行われた事例は少ない。本研究ではリニアメント抽出手法(岩下 1992)を参考にカンボジアのゴム林大規模開発地に特徴的な東西南北に直行する道路網の抽出を試みた。

### 2. 方法

#### 2.1 研究対象地

研究対象地は、カンボジア王国コンポントム州およびプレビヒア州の間に広がる約 60km 四方の森林地帯である(図 1、E104°44'30" - E105°17'30"、N12°50'50" - N13°23'30")。この地域には、カンボジアの典型的な森林タイプである常緑林および落葉林が分布しており、また森林の周辺では、村落があって地元住民による森林の利用が衛星画像からも確認できる。さらに近年では森林の大規模な開発が急速に進んでおり、それに伴って整備された道路網を衛星画像上で目視においても確認できる。

#### 2.2 使用したデータ

使用したデータは、地球観測衛星であるランドサット 8 号(Landsat-8)に搭載されている OLI (Operational Land Imager) のマルチスペクトルデータである。このデータは米国地質調査所(USGS)の Earth Explorer サイトよりダウンロードした。画像の取得日は 2016 年 1 月 2 日である。ランドサット 8 号 OLI の観測波長帯は、可視域に 4 バンド、近赤外域に 1 バンド、短波長赤外域に 2 バンドの合計 7 バンドであり、地上分解能は 30m である。ランドサットデータは、上記サイトか

原稿受付：平成 28 年 11 月 14 日 原稿受理：平成 29 年 3 月 8 日

1) 森林総合研究所森林管理研究領域

\* 森林総合研究所森林管理研究領域 〒 305-8687 茨城県つくば市松の里 1

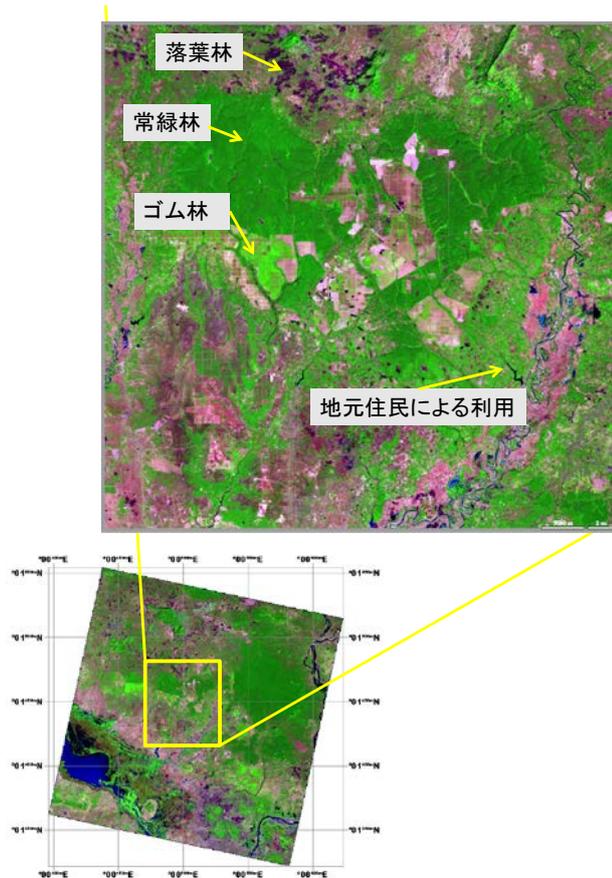


図1 研究対象地

ら無料で入手できることから途上国での土地被覆図作成には最も広く用いられている。今回対象としたカンボジア王国においてもランドサット衛星画像を利用して土地被覆図が作成されている。

本研究の解析に使用したソフトウェアは、画像解析ソフトウェアの ERDAS Imagine 2015、ERDAS Imagine 用の大気補正モジュールである ATCOR2 for ERDAS Imagine、ラスタデータとベクタデータを同時に操作

できる TNTmips2016 およびオープンソースの画像解析ライブラリである Python 版 OpenCV (Open Source Computer Vision Library) v3.1 である。

### 2.3 前処理

ダウンロードしたランドサット 8 号 OLI データは、ATCOR2 for ERDAS Imagine を用いて大気補正を行い、大気の影響を軽減した上でデジタルナンバーを反射率に変換した。この際、本研究の対象地は、地形が平坦であることから地形効果補正は行わなかった。

### 2.4 道路網抽出処理

道路網の抽出には植生域と道路で強いコントラストを示す NDVI 画像を用いた (図 2)。NDVI は、OLI データのバンド 5 (近赤外域、NIR) とバンド 4 (赤色域、Red) を用いて計算した。

$$NDVI = (NIR - Red) / (NIR + Red) \quad (式 1)$$

ここで、NDVI は植生指数、NIR は近赤外域バンド、Red は赤色域バンド

本研究での道路網抽出処理は、1) エッジ保存平滑化処理、2) エッジ検出処理、3) 縦線、横線抽出処理、4) ラスタベクタ変換の 4 段階からなる。

#### 2.4.1 エッジ保存平滑化

道路網抽出にはエッジ検出と呼ばれる処理を行う必要があるが、エッジ検出はその過程において目的とする線情報だけでなくノイズも強調してしまう。このためエッジ以外の部分については平滑化処理を行い、極力強調されないようにする必要がある。このため、今回の解析では、バイラテラルフィルタ (Tomasi et al. 1998) と呼ばれるエッジ保存平滑化フィルタを適用し、エッジを保存しつつ平滑化を行った。この処理には OpenCV3.1 に実装されている、cv2.bilateralFilter() を利用した。

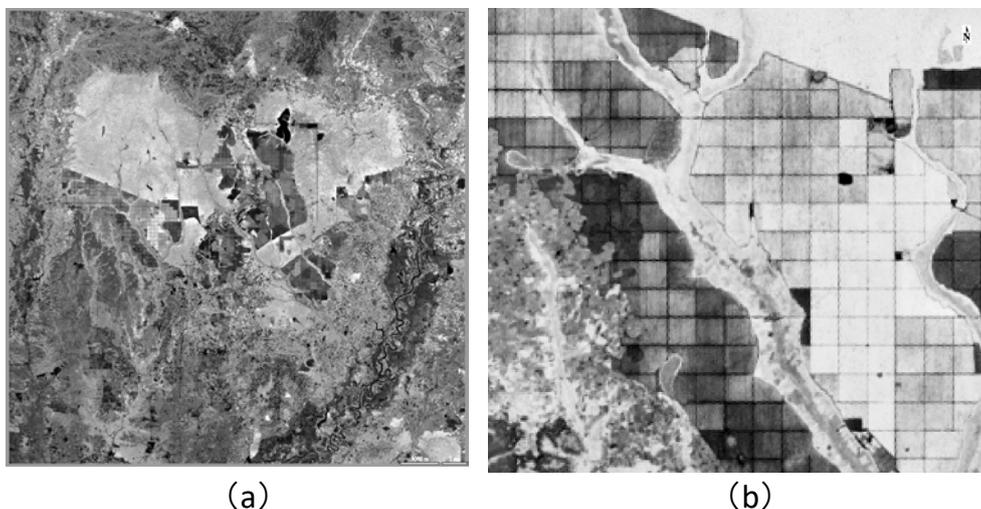


図2 (a) 研究対象地の NDVI 画像 (b) ゴム林開発地を拡大した画像

2.4.2 エッジ検出処理

エッジ検出には様々な手法があるが、本研究では、line に強く反応する空間 2 次微分であるラプラシアンフィルタ (Jensen 1996) をエッジ要素検出手法として用いた。このエッジ検出処理の後、2 値化および細線化処理を施した。これらの一連の処理は、TNTmips を用いて行った。

2.4.3 縦線、横線抽出処理

2.4.2 の処理では 8 方向のエッジ要素を検出するが、カンボジアのプランテーションの大規模開発では、東西南北方向に等間隔で道路を敷いていることがほとんどである。このため大規模開発特有の道路網を抽出するため、図 3 に示す縦線、横線抽出用フィルタ処理で行った。5 × 5 のオペレータを使用したので、5 ピクセル連続する線を強調するフィルタである。フィルタサイズについて、3,5,7,9 と変えて検討した。3 から 5 に変えるとノイズを押さえて線を抽出できた。7,9 とフィルタサイズを大きくすることで、よりノイズを抑えることができたが、線の両端部分を抽出できなくなることから、検出能力とノイズ除去のトレードオフを考慮し、今回はフィルタサイズを 5 とした。

2.4.4 ラスターベクタ変換

縦線と横線が強調されたラスタ画像をそれぞれベクタに変換した。変換の際には、ノイズによるはみ出しライン (Dangling line) は閾値を 5 ピクセル (150m) に設定し、これ以下の長さのラインを除去した。この閾値は 1 ピクセルから 10 ピクセルまでの閾値を試し、道路情報が失われずにノイズが除去できる大きさを目視で選んだ。ベクタ変換後、縦線と横線のベクタを合成した。ここまでの処理により南北方向に走る大規模森林開発地の道路が抽出されているが、それ以外にも集落周辺の道路や河川が抽出され、また落葉林や集落の周辺に道路ではないリニアメントも抽出された。そこでこうしたノイズを取り除くため、ベクタのフィル

タ処理で 300m より短いラインを除いた。フィルタ処理のうち、長さの閾値調整はベクタデータの方が容易であるため、画像処理段階では、ノイズが含まれつても必要なデータを含むような処理を行い、ベクタでのフィルタで必要な道路データの抽出を行った。

2.5 大規模開発の判読

2.4 で抽出された道路網と大規模開発地域の地理的な関係性を評価するため、対象地域内の大規模開発地をランドサット 8 号 OLI データからバンド 4,5,6 を用いてカラー合成画像を作成し、目視判読で道路網を抽出した。

3. 結果

図 4 はエッジ検出処理の一連の結果、図 5 は縦線、横線の抽出結果、図 6 は、ラスタベクタ変換して縦線と横線を合成したラインと、300m より長いラインのみを表示したもの、図 7 は縦線と横線の抽出結果を NDVI 画像上に表示したものである。図 8 はカラー合成画像上に大規模開発地域 (赤線) と道路網を重ねた画像であり、両者は概ね重なっていた。大規模開発地域外の道路や河川、その他道路以外のリニアメントの影響は軽減されていた。大規模開発地域内でも開発直後とみられる裸地と成熟したゴム林内では道路が抽出できていない部分があった。

4. 考察

本研究では、NDVI のオリジナル画像にエッジ保存平滑化フィルタを適用した後、エッジ検出処理、縦線、横線の抽出フィルタ処理を行った。縦線、横線抽出フィルタでは、そのフィルタサイズを大きくすることにより、ノイズを抑えより長い線を抽出できる。しかし、今回解析に用いたフィルタはそのカーネルデザイン (図 3) の特性上、フィルタサイズを大きくすると両端部を

0	0	1	0	0
0	0	1	0	0
0	0	1	0	0
0	0	1	0	0
0	0	1	0	0

(a)

0	0	0	0	0
0	0	0	0	0
1	1	1	1	1
0	0	0	0	0
0	0	0	0	0

(b)

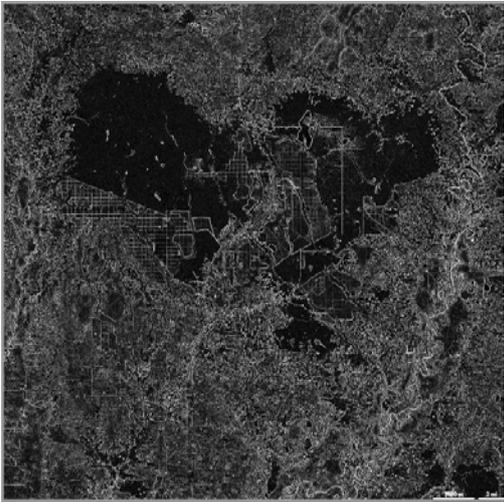
図 3 縦線 (a)、横線 (b) 検出用フィルタのオペレータ



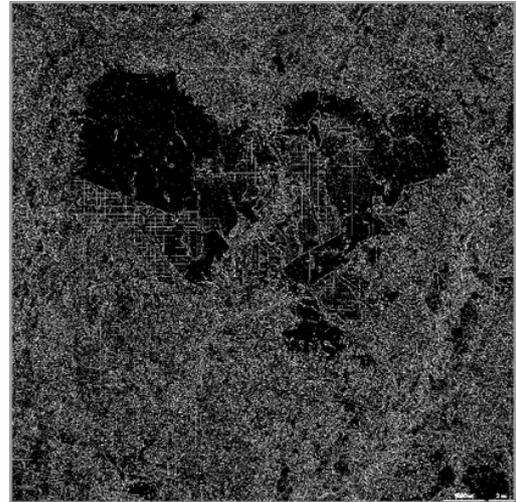
(a)



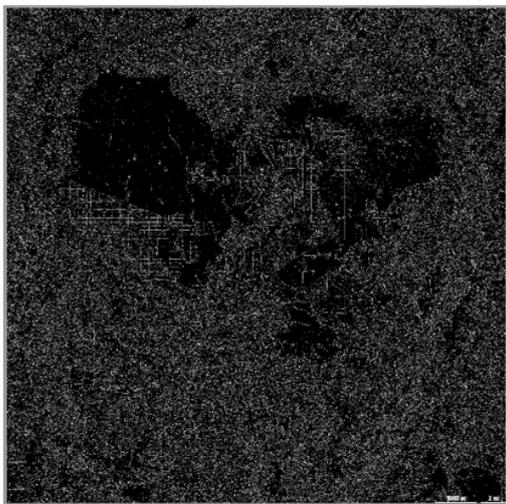
(b)



(c)



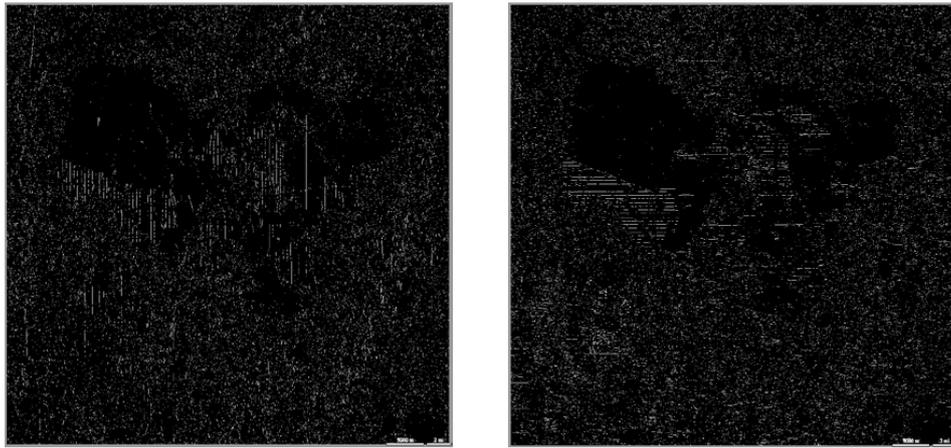
(d)



(e)

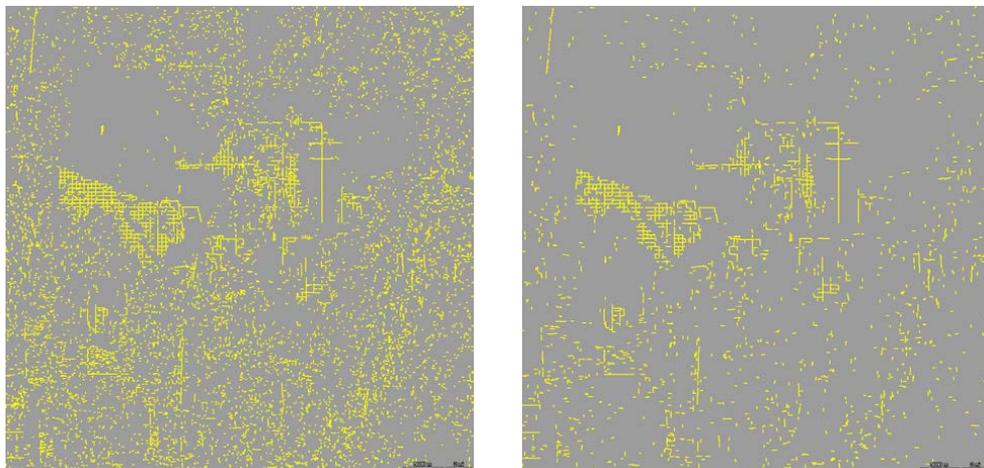
図4 エッジ検出処理の結果

(a) オリジナルのNDVI画像 (b) バイラテラルフィルタ適用後  
(c) ラプラシアンフィルタ適用後 (d) 二値化後 (e) 細線化後



(a) (b)

図5 (a) 縦線の検出結果 (b) 横線の検出結果



(a) (b)

図6 ラスターベクタ変換して縦線と横線を合成したライン (a) と 300m より長いラインを表示したもの (b)

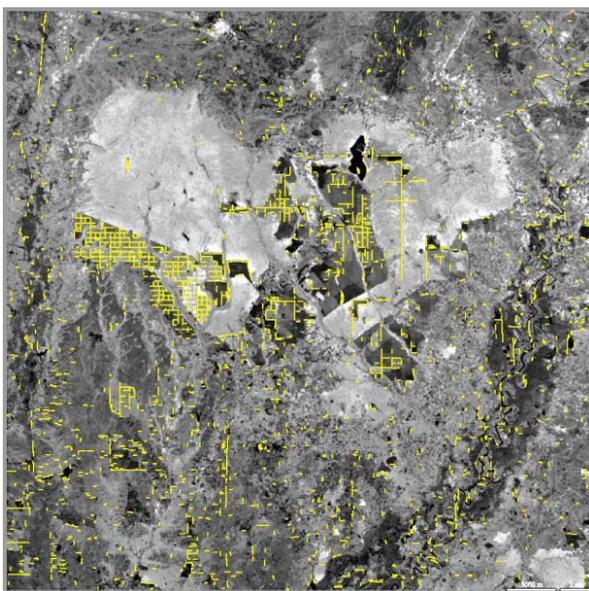


図7 縦線と横線の検出結果  
背景画像はオリジナルのNDVI画像



図8 目視判読による大規模森林開発地 (赤線) と今回の解析で抽出された道路網 (黄色線)

検知できないという問題点があるためフィルタサイズを5とした。またベクタ化する時はみ出し線の除去処理 (remove dangling line) やベクタ化した後、線の長さによるフィルタ処理などによってノイズ処理を行うことができる。今回は予めランドサットの合成画像から大規模開発を判読し、その内部の道路を抽出できるようなパラメータを著者自身の判断により決定した。他の地域への応用や処理の自動化を目指すため、今後、フィルタサイズなどのパラメータを客観的な判断ができるようなアルゴリズム開発が求められる。

一連の処理の結果、ランドサット8号OLIデータから大規模開発地域内の道路網を概ね抽出することができた。詳しく見ると大規模開発地域内の裸地とみられる部分では、道路網が上手く抽出できなかったが、これは開発地と道路のコントラストが不足していたためと推定される。またゴム林内でも抽出できなかったが、これはゴム林が成熟して林冠が閉鎖し、道路を覆って見えなくなったためと考えられる。

今回の対象地で起こっているような森林の大規模開発は、2時期のNDVI画像の差分などから抽出が可能である。しかし、ゴム林のプランテーションの場合、森林の伐採、道路の開設、植栽、成長、成熟して林冠閉鎖という異なるステージの森林がパッチ状に存在することとなり、またカンボジアには季節林が存在するため画像の取得時期によって、植生指数が変動するなど、単純な画像の差分だけでは土地利用状況の変化を把握するのは難しい。こうした中で、本研究により抽出された大規模開発地域の道路網は土地被覆状況を判別する上で有効なデータになり、時系列のランドサット画像を用いた森林変化抽出の精度を高める有効な情報となることが期待される。

熱帯林において道路建設は森林減少の加速する要因とされており (Etter et al. 2006, Miyamoto 2006)、また道路網と森林炭素バイオマスの分布には強い関係がある (Hu et al. 2017) など、道路建設と森林減少の間には強い関係がある。カンボジアでは、過去にインド

ネシアで起きたような道路建設を伴うゴム林などへの転換 (宮本 2003, 2006) が急速に進んでいる。このため、道路建設および森林減少のモニタリングは、森林の適切な保全をする上で重要である。こうした目的に本研究の成果も道路抽出ツールとして利用可能である。

#### 引用文献

- Etter, A., McAlpine, C., Kerrie Wilson, K., Phinn, S., Possingham, H. (2006) Regional patterns of agricultural land use and deforestation in Colombia. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 114:369-386
- Hu, X., Zhang, L., Ye, L., Lin, Y., Qiu, R. (2017) Locating spatial variation in the association between road network and forest biomass carbon accumulation. *Ecological Indicators*, 73, 214-223
- Jensen, J. R. (1996) *Introductory Digital Image Processing: a remote sensing perspective*, Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 526pp.
- 岩下 篤・下田 陽久・坂田 俊文 (1992) TM データによるリニアメント抽出能力の定量的評価 . 写真測量とリモートセンシング 31(5), 22-35
- 宮本 基杖 (2003) 熱帯林の農地転換 : 人口増加・道路建設・移住事業の影響 - インドネシア・スマトラ島におけるゴム栽培農村の事例 - . *林業経済研究* 49(3), 21-30
- 宮本 基杖 (2006) インドネシア・スマトラ島のゴム栽培農村における熱帯林転換と土地所有格差の関係および格差拡大の要因 . *日林誌* 88(2), 79-86
- Miyamoto, M. (2006) Forest conversion to rubber around Sumatran villages in Indonesia: Comparing the impacts of road construction, transmigration projects and population. *Forest Policy and Economics* 9:1-12
- Tomasi, C. and Manduchi, R. (1998) Bilateral Filtering for Gray and Color Images. *Proceedings of the 1998 IEEE International Conference on Computer Vision, Bombay, India*, 839-846

# Road network extraction for interpreting large scale forest exploitation

Hideki SAITO<sup>1)</sup>

## Abstract

This study aims to examine the method to extract road network which is an important key for interpreting large scale forest exploitation from satellite data. Study site was selected in the forested area which extends over Kompong Thom and Preah Vihear provinces, Cambodia. Landsat-8 OLI data was used in this study. Edge preservation smoothing filter were apply to NDVI image. Road networks which ran east-west and north-south direction in large scale forest exploitation area were extracted by edge detection and filtering procedures. Road networks in young rubber forest were extracted in large scale forest exploitation area. However, the road networks in bare soil which is immediately after exploitation and in mature rubber forest were not detected by this procedure. The extracted road networks by this study would be used for automatic forest change detection procedure combined with other spectral information such as NDVI difference in further study.

**Key words:** Cambodia, Plantation, Landsat-8 OLI data, Edge detection

---

Received 14 November 2016, Accepted 8 March 2017

1) Department of Forest Management, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

\* Department of Forest Management, FFPRI, 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki, 305-8687, Japan; e-mail: rlsaito@ffpri.affrc.go.jp



## ノート (Note)

***Lyophyllum shimeji* confers morphological changes on the roots of *Populus nigra* and promotes its aboveground growth *in vitro***

Hitoshi MURATA<sup>1)\*</sup>, Akiyoshi YAMADA<sup>2)</sup>, Naoki ENDO<sup>2)</sup>, Norio HAYAKAWA<sup>2)</sup>,  
Tsuyoshi MARUYAMA<sup>3)</sup>, Tomohiro IGASAKI<sup>3)</sup>, Takeshi MOHRI<sup>3)</sup>, Satoru YOKOTA<sup>3)</sup>,  
Takashi YAMANAKA<sup>1)</sup>, Ko TAHARA<sup>3)</sup> and Hitoshi NEDA<sup>1)</sup>

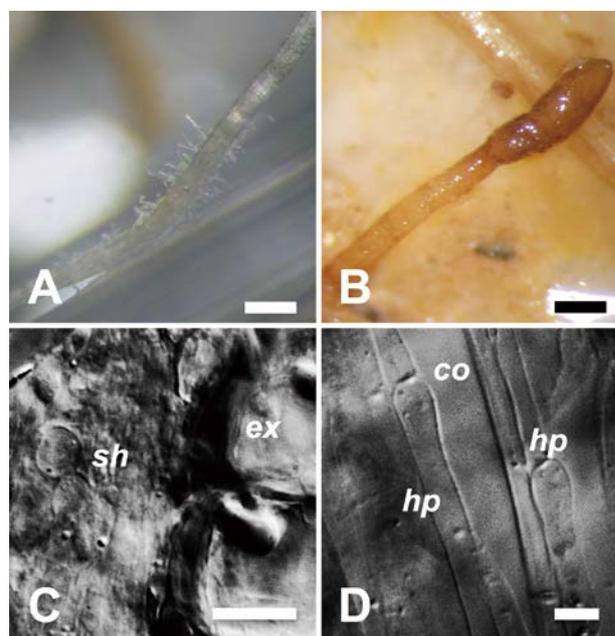
**Key words:** Agaricomycetes, Ectomycorrhizal fungus, Root endophyte, Root morphology, Salicaceae

*Lyophyllum shimeji* (Kawam.) Hongo naturally associates with Pinaceae and Fagaceae plants as an ectomycorrhizal symbiont and produces the prized mushrooms “hon-shimeji” (Kawai 1997, Ohta 1994). In addition to the availability of a mycorrhizal nursery plantation system that enables fruiting in the wild (Kawai et al. 1997), *L. shimeji* can be cultivated as spawns for fruiting in the absence of host plants in protected facilities (Ohta 1994), which may allow the fungus to be regarded as a model for edible ectomycorrhizal mushrooms. *Populus nigra* L. (Salicaceae) is a model tree species that naturally harbors both ectomycorrhizal and arbuscular mycorrhizal fungi (Lukac et al. 2003, Biswas et al. 2012, Joner 2013), but it is not regarded as a natural host of *L. shimeji*.

We previously reported that *Prunus speciosa* (Koidz.) Nakai (Rosaceae), which naturally harbors arbuscular-mycorrhizal fungi, allows *Tricholoma matsutake* (S.Ito & Imai) Sing. and *Suillus luteus* (L) Roussel, both of which are ectomycorrhizal symbionts of *Pinus* plants, to form root endophytic but not ectomycorrhizal symbiosis in axenic *in vitro* dual cultivation (Murata et al. 2014, 2015). Subsequently, we found that *L. shimeji* associates with *Pr. speciosa*, but not ectomycorrhizal ones, as a root endophyte *in vitro* (unpublished). This turns the lateral roots of *Pr. speciosa* brown and causes its root tips to swell into a beer bottle-like shape; while the hyphae penetrated the lateral root tissues, they did not penetrate the swollen root tips (Fig. 1). We questioned whether *L. shimeji* associates with *Po. nigra* *in vitro* in the same manner as it does with *Pr. speciosa*. Thus, our aim was to analyze the *in vitro* association of an unusual plant–microbe combination, which could ultimately prove to be a model plant system.

*Lyophyllum shimeji* YG6L (ATCC 201196, NBRC 100038; Ohta 1994) and somatic *Po. nigra* plants, which were generated through shoot cultures that were derived from the peeled twigs of a mature tree (Mohri et al. 1996, Biswas et

al. 2012); were axenically dual cultivated on a granite-based soil substrate *in vitro* (Murata et al. 2014). Plants and fungal mycelia were individually cultured in the substrate as negative



**Fig. 1** *Prunus speciosa* roots colonized by *Lyophyllum shimeji* mycelia *in vitro*.

A–B, Dissecting micrographs: (A) Roots of *Pr. speciosa* without *L. shimeji*. (B) Roots of *Pr. speciosa* associated with *L. shimeji*. Scale bars 1 mm. C–D, Differential interference contrast Nomarski micrographs: (C) Cross-section at the exodermis. (D) Longitudinal section of the root endophyte association between *Pr. speciosa* and *L. shimeji*. Abbreviations: *co* cortical cell, *ex* exodermis, *hp* hyphae, *sh* mycelial sheath. Scale bars 10 μm.

ホンシメジ *Lyophyllum shimeji* は閉鎖実験系で、外生菌根共生を伴わずにセイヨウハコヤナギ *Populus nigra* の根の形態を変化させ、植物の地上部の成長を促進する

村田仁<sup>1)\*</sup>、山田明義<sup>2)</sup>、遠藤直樹<sup>2)</sup>、早川記央<sup>2)</sup>、丸山毅<sup>3)</sup>、伊ヶ崎知弘<sup>3)</sup>、毛利武<sup>3)</sup>、横田智<sup>3)</sup>、山中高史<sup>1)</sup>、田原恒<sup>3)</sup>、根田仁<sup>1)</sup>

Received 2 November 2016, Accepted 24 January 2017

1) Department of Mushroom Sciences and Forest Microbiology, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) Faculty of Agriculture, Shinshu University, Minami-minowa, Nagano 399-4598, Japan

3) Department of Forest Molecular Genetics and Biotechnology, FFPRI

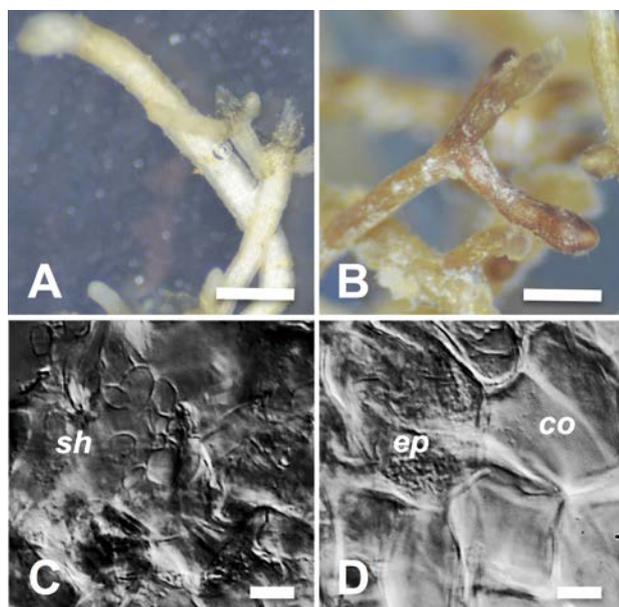
\* Department of Mushroom Sciences and Forest Microbiology, FFPRI, 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki, 305-8687, Japan; e-mail: murmur@ffpri.affrc.go.jp

森林総合研究所きのこ・森林微生物研究領域 〒305-8687 茨城県つくば市松の里1

controls. Five replicates were conducted for each experimental set. One hundred and sixty days after the incubation period, the root systems were thoroughly washed with water and examined under a microscope. Plant vigor was analyzed by measuring the aboveground and belowground dry weights of each plant.

The lateral roots of *Po. nigra* that were cultivated with *L. shimeji* were brown, while those that were cultivated in the absence of the fungus were pale green (Fig. 2A, B). The lateral roots of *Po. nigra* that associated with *L. shimeji* became swollen (Fig. 2B). The control fungal mycelia that were cultured in the absence of plants did not grow over the substrate, and the inocula remained at the inoculation site. Sections of live, lateral roots of *Po. nigra* that associated with *L. shimeji* were examined under a microscope, and the results showed that the fungus only colonized the lateral root surfaces, forming a mycelial sheath, but it did not penetrate the root tissues (Fig. 2C, D). The plant growth-promoting effect of *L. shimeji* was detected in both the aboveground and the belowground portions (Table 1).

Based on the results of the present study, the in vitro *L. shimeji*–*Po. nigra* system may not be suitable for elucidating ectomycorrhizal fungus–non-host plant interactions in vitro. However, the root swelling phenomenon, which was consistently observed in *Po. nigra*, as well as *Pr. speciosa*, may be an interesting subject for further analysis in light of the hormones that are produced by *L. shimeji*, which has never been reported in the family Lyophyllaceae, although there is precedence for hormone production by other families belonging



**Fig. 2** The *Po. nigra* root systems associated with *L. shimeji* in vitro.

A–B, Dissecting micrographs: (A) Roots of *Po. nigra* cultivated in the absence of *L. shimeji*. (B) Roots of *Po. nigra* associated with *L. shimeji*. Scale bars 1 mm. C–D, Differential interference contrast Nomarski micrographs: (C) The mycelial sheath area. (D) The root tissues underneath the mycelial sheath; no fungal mycelia were observed. Abbreviations: *co*, cortical cell; *ep*, epidermis; *sh*, mycelial sheath. Scale bars 10  $\mu$ M.

**Table 1.** Parameters related to growth of *Po. nigra* in association with *L. shimeji*.

Replicate/ Mean, SE	Measured parameter (dry weight: mg) <sup>a</sup>					
	<i>Po. nigra</i> with <i>L. shimeji</i>			<i>Po. nigra</i> without <i>L. shimeji</i>		
	Above	Below	Total	Above	Below	Total
1	177.5	24.7	202.2	65.0	28.1	93.1
2	339.0	85.4	424.4	75.9	20.6	96.5
3	597.8	106.5	704.3	130.6	11.0	141.6
4	358.3	265.3	623.6	107.5	35.7	143.2
5	231.2	92.6	323.8	83.4	26.0	109.4
Mean	340.8	114.9	455.7	92.5	24.3	116.8
SE	72.5	40.1	92.9	11.8	4.1	10.8

<sup>a</sup>Row data of 5 replicates along with their mean and SE are given. Above = aboveground, Below = belowground, Total = Above+Below.

to the Agaricomycetes.

#### Acknowledgments

This research was supported by a research grant from the Forestry and Forest Products Research Institute.

#### References

- Biswas, K. K., Mohri, T., Kogawara, S., Hase, Y., Narumi I., and Oono, Y. (2012) An improved system for shoot regeneration from stem explants of Lombardy Poplar (*Populus nigra* L. var. *italica* Koehne). *Am. J. Plant Sci.* 3, 1181–1186.
- Joner, E. J. (2013) Effects of biotic and abiotic amendments on phytoremediation efficiency applied to metal polluted soils, (eds) Eds Anjum, N. A., Pereira, M. E., Ahmad, I., Duarte, A. C., Umar, S., Khan N. A., *Phytotechnologies: remediation of environmental contaminants*, CRC Press Boca Raton FL pp 283–291.
- Kawai, M. (1997) Artificial ectomycorrhiza formation on roots of air-layered *Pinus densiflora* saplings by inoculation with *Lyophyllum shimeji*. *Mycologia* 89, 228–232.
- Lukac, M., Calfapierta, C., and Godbold, D. L. (2003) Production, turnover and mycorrhizal colonization of root systems of three *Populus* species grown under elevated CO<sub>2</sub> (POPFACE). *Global Change Biology* doi, 10.1046/j.1365-2486.2003.00582.x
- Murata, H., Yamada, A., Yokota, S., Maruyama, T., Endo, N., Yamamoto, K., Ohira, T., and Neda, H. (2014). Root endophyte symbiosis in vitro between the ectomycorrhizal basidiomycete *Tricholoma matsutake* and the arbuscular mycorrhizal plant *Prunus speciosa*. *Mycorrhiza* 24, 315–321.
- Murata, H., Yamada, A., Yokota, S., Maruyama, T., Shimokawa T., and Neda, H. (2015). Innate traits of Pinaceae-specific ectomycorrhizal symbiont *Suillus luteus* that differentially associates with arbuscular mycorrhizal broad-leaved trees in vitro. *Mycoscience* 56, 606–611.
- Ohta, A. (1994) Production of fruit bodies of a mycorrhizal fungus, *Lyophyllum shimeji*, in pure culture. *Mycoscience* 35, 147–151.

## 研究資料 (Research record)

# List of dung beetles (Coleoptera : Coprophagous group of Scarabaeoidea) collected in lowland near Balikpapan, East Kalimantan, Indonesia

Akira UEDA<sup>1)\*</sup>, Dhian DWIBADRA<sup>2)</sup>, Woro A. NOERDJITO<sup>2)</sup>,  
SUGIARTO<sup>3)</sup>, Masahiro KON<sup>4)</sup>, Teruo OCHI<sup>5)</sup>,  
Masayoshi TAKAHASHI<sup>6)</sup> and Kenji FUKUYAMA<sup>7)</sup>

### Abstract

Dung beetles (coprophagous group of Scarabaeoidea) are useful indicators of habitat quality in tropical regions. In December of 2006 through 2008, we carried out surveys of the beetles using pitfall traps baited with human excrement and fish meat at 30 sites, 10–40 km north of Balikpapan, lowland of East Kalimantan, Indonesia. From these surveys we collected a total of 65 species and 8,073 individual dung beetles, and listed in the table. To provide a useful reference for future studies evaluating forest environments using assemblages of dung beetles, we estimated diet and habitat preferences of 44 species with collections of more than 5 individuals. Forty-one of the 44 species were collected with traps baited with both human excrement and fish meat. For 8 species the total of catch did not exceed 70% in either of the two bait types, and 5 of the 8 species were endemic to Borneo. Regarding habitat, 36 species abundant in natural forests were rarely collected in anthropogenic-destroyed forests, plantation forests, and open-lands, except for 7 species that were also abundant in such habitats. *Catharsius renaudpauliani* was only one species that was expected to reside mainly in destroyed forests and plantation forests. Seven species abundant in open-lands were rarely collected in natural forests. Species abundant in natural forests tend to have narrow distribution ranges, while species abundant in open-lands tend to have wide distribution ranges.

**Key words:** bait, Borneo Island, forest, grassland, habitat, Scarabaeidae

### Introduction

Dung beetles (coprophagous group of Scarabaeoidea: Bolboceratidae, Hybosoridae, and parts of Scarabaeidae (Scarabaeinae and Aphodiinae) in the present study) are known to be an indicator of habitat quality and environmental change in tropical regions (McGeoch et al. 2002, Aguilar-Amuchastegui and Henebry 2007, Gardner et al. 2008a, Nichols and Gardner 2011). This beetle group is also known to be relatively easy to sample and identify compared with the vast majority of other insect groups (Spector 2006). For example, in a study carried out in an area of primary rainforest in Brazilian Amazonia, the sampling cost for these beetles was cheapest compared to the costs for 14 other taxa sampled and was second only to birds in terms of indicator performance (Gardner et al. 2008b, Nichols and Gardner 2011). As a result, at least 19 studies concerning the response of these beetles

to tropical forest modification and fragmentation have been performed throughout the world (Nichols et al. 2007). These beetles also serve important ecological functions, such as promoting the rapid decomposition of dung and carcasses, as well as influencing nutrient cycling, bioturbation, plant growth enhancement, secondary seed dispersal, pollination of carrion-scented plants, and parasite control (Davis 1996, Andressen 2002, 2003, Larsen et al. 2005, Slade et al. 2007, 2011, Nichols et al. 2008, Kryger 2009, Ridsdill-Smith and Edwards 2011, Enari and Enari-Sakamaki 2014, Enari et al. 2016).

Because of their value as indicators of habitat quality, the low cost for sampling, and the variety of ecosystem functions they provide, we chose the dung beetles as the material to study the influences of afforestation on grasslands and how both natural and anthropogenic disturbances on forests influence insect diversities in lowland of East Kalimantan,

Received 4 July 2016, Accepted 22 March 2017

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

2) Research Center for Biology, Indonesian Institute of Sciences

3) Kutai Timur Agricultural College

4) Sakyo-ku, Kyoto

5) Toyono-cho, Toyono-gun, Osaka

6) Center for Forest Damage and Risk management, FFPRI

7) Principal Research Coordinator, FFPRI

\* Kyushu Research Center, FFPRI, 4-11-16 Kurokami, Chuo-ku, Kumamoto, 860-0862, Japan; e-mail: akira@ffpri.affrc.go.jp

Indonesia (Ueda et al. 2015b, c, d). Through these studies we accumulated the large collection of dung beetles that indicated both diet and habitat preferences for a range of species. Except for these studies we also collected the beetles with using the same method as preliminary or verificative studies. Our large collection may provide a useful reference for future studies aiming to better understand habitat quality of forests using dung beetles as indicators, particularly in lowland of East Kalimantan where our studies were carried out. Thus, here we have listed the dung beetles collected in our studies, and showed the numbers of beetles collected by the traps with different baits and the numbers in each vegetation type.

**Methods**

*Study sites*

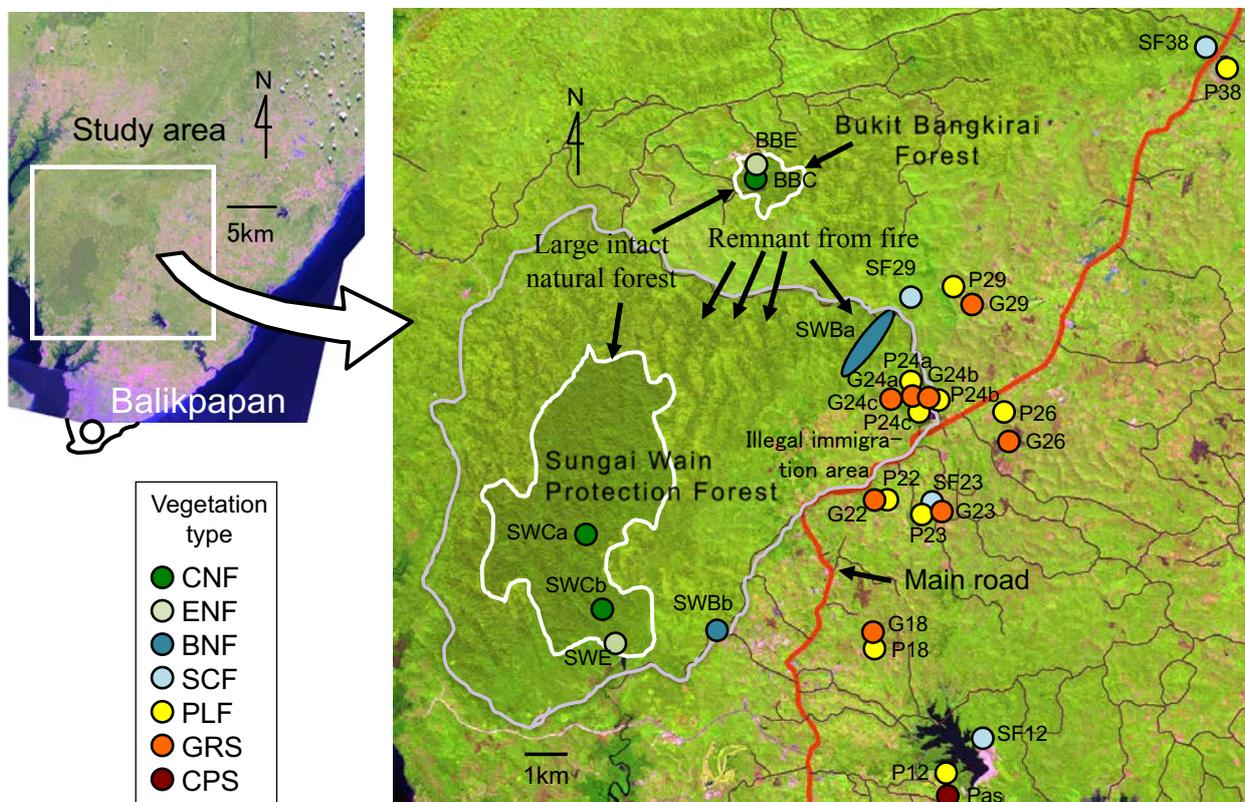
We collected dung beetles at 30 sites (Table 1 and Fig. 1), located 10–40 km north of Balikpapan, lowland of East Kalimantan, Indonesia. The study area included two large intact natural forests: one was the Sungai Wain Protection Forest (SWPF) and the other was the Bukit Bangkirai Forest (BBF) (Fig. 1). These areas have not been logged in the last 50 years but SWPF was burned in 1993 and 1998 but left some adjacent remnants on the north-eastern area (Taylor et al. 1999, Yamaguchi and Tsuyuki 2001) (Fig. 1). We selected three sites inside the intact forests (vegetation type: CNF) and two sites

near the edges (ENF) in the two forest reserves (Table 1 and Fig. 1). We also selected two sites at the lightly burned area including remnants (BNF) in SWPF (Table 1 and Fig. 1).

Outside of the two forest reserves, we selected four anthropogenic-destroyed forests (secondary forests) near villages (SCF) as study sites (Table 1 and Fig. 1). We also selected ten *Acacia mangium* plantations (PLF) as study sites to examine the habitat preference of the beetle (Table 1 and Fig. 1) because *A. mangium* is one of the most popular fast-growing tree species used for plantations in anthropogenic areas of tropical Asia and has been planted widely in the study area. Each plantation except for P12 and P38 was paired with another study site in the *Imperata cylindrica* (local name ‘rumput alang-alang’) grassland next to the plantation, and each grassland site (GRS) was 100–300 m away from the edge of the plantation. *Imperata cylindrica* grassland is widespread in post slash-burn agriculture areas (post-deforested, burned areas) of tropical Asia. Surveys were also conducted in one cattle pasture (CPS) beside the *A. mangium* plantation of site P12 to compare with the grassland sites (GRS) (Table 1 and Fig. 1).

*Collection of dung beetles*

Baited and flight intercepting pitfall traps that catch a larger number of species of dung beetles than normal baited pitfall traps (Ueda et al. 2015a) were used to collect the beetles.



**Fig. 1** Location of study sites.

Refer Table 1 for site names and categories of vegetation. The 'SPOTS5' satellite took this picture at 2:27:04 (GMT) on 19 June, 2005.

**Table 1. Vegetation type, location, collection period, and number of installed trap-transsects in each site in each year**

Site <sup>a</sup>	Vegetation type <sup>b</sup>	Latitude	Longitude	Asl. (m)	Collection period	No. trap-transsects <sup>c</sup>	Note
SWCa	CNF	S 1° 06' 50	E 116° 49' 40	32	15-20 Dec. 2007	1	Near Camp 2 of SWPF. Data from Ueda et al. (2015b)
SWCb	CNF	S 1° 07' 52	E 116° 49' 53	50	16-21 Dec. 2006 20-25 Dec. 2007 9-14 Dec. 2008	1 1 1	Near Camp 1 of SWPF. Data in 2006 and 2007 from Ueda et al. (2015b)
BBC	CNF	S 1° 01' 47	E 116° 51' 58	88	13-18 Dec. 2007	1	Center of BBF. Data from Ueda et al. (2015b)
SWE	ENF	S 1° 08' 21	E 116° 50' 06	40	16-21 Dec. 2006 14-19 and 20-25 Dec. 2007 5-10 and 10-15 Dec. 2008	1 2 2	Near entrance of a trail of SWPF. Data in 2006 and on 20-25 Dec. 2007 from Ueda et al. (2015b)
BBE	ENF	S 1° 01' 35	E 116° 51' 59	55	13-18 Dec. 2007	1	Near entrance of a trail of BBF. Data from Ueda et al. (2015b)
SWBa	BNF	S 1° 03' 43 ~ S 1° 04' 32	E 116° 53' 19 ~ E 116° 53' 56	30 ~ 80	17-22 and 22-27 Dec. 2006 19-24 Dec. 2007 5-10 and 6-11 Dec. 2008	5 6 7	Near POS 2 of SWPF. Data on 22-27 Dec. 2006 from Ueda et al. (2015b) and in 2007 from Ueda et al. (2015d) in part.
SWBb	BNF	S 1° 08' 09	E 116° 51' 29	40	4-9 Dec. 2008	1	In the Sungai Wain Botanical Garden
SF12	SCF	S 1° 09' 44	E 116° 55' 09	29	15-20 Dec. 2007	1	Forest with heavy anthropogenic disturbance near villages
SF23	SCF	S 1° 06' 29	E 116° 54' 20	37	17-22 Dec. 2007	1	Forest along a stream in a village. Data from Ueda et al. (2015c)
SF29	SCF	S 1° 03' 34	E 116° 54' 10	42	18-23 Dec. 2006	1	Heavily burned forest near a village. Data from Ueda et al. (2015d)
SF38	SCF	S 1° 00' 03	E 116° 58' 20	21	16-21 Dec. 2007	1	Forest along a stream in a village
P12	PLF	S 1° 10' 10	E 116° 54' 41	26	23-28 Dec. 2006 15-20 Dec. 2007	1 1	Beside SF12. Data from Ueda et al. (2015b)
P18	PLF	S 1° 08' 21	E 116° 53' 39	36	19-24 Dec. 2006	1	Data from Ueda et al. (2015b)
P22	PLF	S 1° 06' 21	E 116° 53' 47	56	19-24 Dec. 2006	1	Data from Ueda et al. (2015b)
P23	PLF	S 1° 06' 30	E 116° 54' 20	35	19-24 Dec. 2006 17-22 Dec. 2007 6-11 Dec. 2008	1 1 1	Beside SF23. Data in 2006 and 2007 from Ueda et al. (2015b, c)
P24a	PLF	S 1° 04' 46	E 116° 54' 11	48	17-22 Dec. 2006	1	Data from Ueda et al. (2015b)
P24b	PLF	S 1° 05' 09	E 116° 54' 27	73	17-22 Dec. 2006	1	
P24c	PLF	S 1° 05' 04	E 116° 54' 30	77	7-12 Dec. 2008	1	
P26	PLF	S 1° 05' 05	E 116° 55' 28	46	23-28 Dec. 2006	1	Data from Ueda et al. (2015b)
P29	PLF	S 1° 03' 20	E 116° 54' 45	60	18-23 Dec. 2006	1	Beside SF29. Data from Ueda et al. (2015b)
P38	PLF	S 1° 00' 11	E 116° 58' 30	20	16-21 Dec. 2007	1	Beside SF38
G18	GRS	S 1° 08' 13	E 116° 53' 39	36	19-24 Dec. 2006	1	Beside P18. Data from Ueda et al. (2015b)
G22	GRS	S 1° 06' 23	E 116° 53' 37	67	19-24 Dec. 2006	1	Beside P22. Data from Ueda et al. (2015b)
G23	GRS	S 1° 06' 28	E 116° 54' 28	53	19-24 Dec. 2006 17-22 Dec. 2007 6-11 Dec. 2008	1 3 1	Beside SF23 and P23. Data in 2006 and 2007 from Ueda et al. (2015b, c)
G24a	GRS	S 1° 04' 56	E 116° 54' 14	40	17-22 Dec. 2006	1	Beside P24a. Data from Ueda et al. (2015b)
G24b	GRS	S 1° 05' 01	E 116° 54' 28	69	17-22 Dec. 2006	1	Beside P24b
G24c	GRS	S 1° 04' 52	E 116° 53' 50	59	7-12 Dec. 2008	1	Beside P24c
G26	GRS	S 1° 05' 34	E 116° 55' 33	46	23-28 Dec. 2006	1	Beside P26. Data from Ueda et al. (2015b)
G29	GRS	S 1° 03' 34	E 116° 55' 01	60	18-23 Dec. 2006	1	Beside P29. Data from Ueda et al. (2015b)
Pas	CPS	S 1° 10' 29	E 116° 54' 39	26	23-28 Dec. 2006 21-26 Dec. 2007 7-12 Dec. 2008	1 1 1	Beside P12. Data in 2006 and 2007 from Ueda et al. (2015b)

<sup>a</sup>SW: Site in the Sungai Wain Forest Reserve (SWPF). C: More than 0.5 km inside from edge of unburnt area of the forest reserves. BB: Site in the Bukit Bangkilai Forest (BBF). E: Near edge of unburnt area of the forest reserves.. B: Burned area of the forest reserve. SF: Anthropogenic-destroyed forest (secondary forest) near a village. P: *Acasta mangium* forest plantation estimated 5-11 years old. G: *Imperata cylindrica* grassland. Pas: Cattle pasture. The number of each site indicates the approximate km point of the junction on the main road used to access the site from Balikpapan to Samarinda.

<sup>b</sup>CNF: Center of natural forest, ENF: Edge of natural forest, BNF: Burned natural forest, SCF: Secondary forest, PLF: Plantation forest, GRS: Grassland, CPS: Cattle pasture.

<sup>c</sup>One trap-transsect contained 5 human excrement baited traps and 5 fish meat baited traps set alternately with 10 m intervals on the 90 m line.

A plastic cup (8.4 cm in open diameter, 5.6 cm in minimum diameter, and 12.2-cm high) was driven into the ground with its opening level with the ground surface. Two B5-size transparent plastic sheets that crossed each other were then placed over the cup, upon which a plastic bowl (ceiling: 20 cm in diameter and 5-cm high) was placed upside down. Each trap contained a 50-ml glass bottle (4.3 cm in diameter and 8.0-cm high) with a perforated lid (having six holes, each 5 mm in diameter), and was baited to attract beetles. Fresh human excrement (10 g) and raw jack fish (30 g) were used as bait because these baits attract large numbers of species and individuals of dung beetles (Ueda et al. 2015a). A cut nylon net (with a 0.5-mm mesh) was placed between the lid and bottle to prevent small beetles from entering. The traps also contained a 30% solution of propylene glycol to kill and preserve the beetles collected. At all sites ten traps distributed along a 90-m transect at intervals of 10 m, alternating human excrement and raw fish as the attractant were set in the morning during the month of December 2006, 2007 and/or 2008 (Table 1). The captured insects were collected five days after trap installation (Table 1).

#### Identification and storage of specimen

All beetles captured in the present study were dried on absorbent cotton and identified with using a binocular microscope (Nikon Nature Scope). Some beetles were pinned and sent to Japan for identification. All beetles are stored in the insect specimen room of the Research Center for Biology, the Indonesian Institute of Science (LIPI), Cibinong, Indonesia.

#### Data analysis

Since females of two *Catharsius* species, *C. dayacus* and *C. renaudpauliani*, were difficult to distinguish each other, data of *Catharsius* female was treated as *Catharsius* spp.

To indicate the relationships between diet or habitat preference and the distribution ranges of the beetles, we categorized their distributions into 5 ranges; Bornean endemic, Sundaland (Borneo + Malay Peninsula, Sumatra, Java, and/or Palawan), Sundaland and Indochina ('Sundaland' + Thailand, Laos, Cambodia, and/or Vietnam), Southeast Asia ('Sundaland and Indochina' + Myanmar, Philippines and/or Sulawesi), and large area ('Southeast Asia' + India, Taiwan, China, Japan, New Guinea, and/or Australia). For the distribution ranges, we referred Balthasar (1963a, b), Zunino (1976), Krikken (1977), Ochi and Kon (1995, 1996, 2006a, b, 2014), Ochi (2006), Ochi et al. (2006, 2008, 2009), Masumoto et al. (2008a, b), Zidek and Pokorný (2010), Hosaka et al. (2013), and Li et al. (2013).

### Results and discussion

A total of 65 species and 8,073 individuals of dung beetles were collected (Table 2 and 3). In 44 species that were collected

more than 5 individuals, all species were collected by the traps baited with both human excrement and fish meat at least one individual, with the exception of three species (*Catharsius renaudpauliani*, *Caccobius binodulus*, and *Onthophagus (Pseudophanaeomophus) chandrai*) (Table 3). In 8 of the 44 species, total catches did not exceed 70% in either of the two bait types (Table 3). This result suggests that most of dung beetles in lowland of East Kalimantan are lured by odor from both dung and carrion. This sort of wide diet preference is also seen on the dung beetles on Sulawesi Island and Madagascar Island (Hanski and Krikken, 1991, Roslin and Viljanen 2011).

The number of beetles collected by human excrement baited traps was three times larger than that by fish baited traps (Table 4). This difference largely depended on the data from grassland (GRS) and cattle pasture (CPS) where rates of beetles collected by fish baited traps were very low (Table 4). This result suggests that dung beetles in open environments mainly feed on dung but those in forests utilize both dung and carrion. Regarding the relationships between the distribution ranges and the diet preferences, five of 8 species that did not exceed 70% in either of the two bait types in their total catches were Bornean endemic species, while species that exceeded 70% did not tend to skew towards any particular distribution range (Table 5). This suggests that some Bornean endemic species have a wide host ranges whereas most species with wider distributions have narrow host ranges.

With respect to vegetation type, in the 44 species, 36 species were abundant in the forest reserves (CNF, ENF, and/or BNF). Two of the 36 species, *Microcopris fujiokai* and *Caccobius binodulus*, were collected only at CNF sites (Table 3) and it is expected that their main habitats are deep inside of intact natural forests. The species abundant in the unburned natural forests (CNF and/or ENF) were mostly seen in the lightly burned natural forests (BNF) but were rarely collected outside of the forest reserves (SCF, PLF, GRS, and CPS), with the exception of 7 species (*Bolbochromus catenatus*, *Panelus kalimantanicus*, *Parascatonomus semiaureus*, *Parascatonomus semicupreus*, *Proagoderus schwaneri*, *Onthophagus (Gibbonthophagus) obscurior*, and *Onthophagus (Onthophagus) waterstradti*). Five of the 7 species (*B. catenatus*, *P. semiaureus*, *P. semicupreus*, *P. schwaneri*, and *O. (O.) waterstradti*) were abundant in both destroyed forests (SCF) and/or plantation forests (PLF) (Table 3). These five species are likely to have wide habitat preferences in variety of forest types. *P. kalimantanicus*, one of the another 2 species that were seen in both forest and open environments, was relatively abundant in disturbed areas (i.e., SCF, PLF, GRS, and CPS), whereas *O. (G.) obscurior* was mainly abundant in forest environments (Table 3). Whatever happens, these two species may have only a weak habitat preference.

Table 2. Number of beetles collected in each year at each site

Vegetation type in Table 1	SWC		CNF		ENF		BBE		BNF		SCF		PL		GRS		CFS	
	'07	'08	'06	'07	'06	'07	'06	'07	'06	'07	'06	'07	'06	'07	'06	'07	'06	'07
Year (in December)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Number of trap-transect set	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Bolobochromis carolinensis</i> (Lansberge, 1886)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phaeoceros emarginatus</i> Castelnau, 1840	6	2	22	0	3	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phaeoceros</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ochicanon simboroni</i> Ochi et Kon, 2006	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ochicanon vovae</i> Ochi, Kon et Hartini, 2007	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Panethus kalimantanensis</i> Ochi, Kon et Barclay, 2009	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Panethus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Haroldius sumatrensis</i> Paullian et Scheuern, 1994	41	5	87	16	29	1	14	26	19	36	327	13	0	0	0	0	0	0
<i>Paragymnopleurus naevus</i> (Sharp, 1875)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paragymnopleurus striatus</i> (Sharp, 1875)	29	35	13	3	14	15	13	7	6	167	34	0	0	0	0	0	0	0
<i>Synsphilus thoracicus</i> Sharp, 1875	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Synsphilus ritsemae</i> Lansberge, 1874	0	2	5	1	3	4	6	1	6	16	13	0	0	0	0	0	0	0
<i>Catharus dayacus</i> Lansberge, 1886 (male)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Catharus rousaqui</i> Ochi et Kon, 1996 (male)	4	1	5	2	3	2	2	1	8	7	8	3	0	0	0	0	0	0
<i>Catharus</i> spp. (female)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Copris agene</i> Sharp, 1875	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Copris gibbilus</i> Lansberge, 1886	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Microcopris fujiokei</i> Ochi et Kon, 1996	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oniticellus cinereus</i> (Fabricius, 1775)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oniticellus tessellatus</i> (Harold, 1879)	1	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caccobius binodulus</i> Harold, 1877	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Caccobius vicinoris</i> (Fabricius, 1798)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parascatonomus surfax</i> (Harold, 1877)	16	6	18	3	21	1	4	6	15	21	26	56	7	0	0	0	0	0
<i>Parascatonomus dux</i> (Sharp, 1875)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parascatonomus nudis</i> (Sharp, 1875)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Parascatonomus semivirens</i> (Lansberge, 1883)	4	4	3	14	2	33	21	27	4	17	17	85	16	2	0	4	2	12
<i>Parascatonomus seniciceps</i> (Harold, 1877)	6	17	28	9	17	8	33	2	37	178	149	21	0	0	0	0	0	0
<i>Prægonodes schwarzi</i> (Lansberge, 1864)	1	13	22	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Gibbionthophagus) cervicapa</i> Boucomont, 1914	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Gibbionthophagus) fujiokei</i> Ochi et Kon, 1995	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Gibbionthophagus) jimbatus</i> (Heister, 1789)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Gibbionthophagus) obscurus</i> Boucomont, 1914	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Scaphophorus) levis</i> Harold, 1880	3	3	3	1	3	0	2	0	3	20	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Scaphophorus) mulieri</i> Lansberge, 1883	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Scaphophorus) vegetarius</i> (Fabricius, 1775)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Indachorius) ueda</i> Ochi et Kon, 2006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Indachorius) vorax</i> Ochi et Kon, 2006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Indachorius) sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Pseudonanthophagus) chandri</i> Ochi, 2006	2	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Pseudonanthophagus) sigularis</i> Ochi, 2006	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Pseudonanthophagus) liliputianus</i> Lansberge, 1883	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Pseudonanthophagus) papillatus</i> Boucomont, 1914	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) crassellus</i> Boucomont, 1913	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) haldani</i> Ochi et Kon, 1995	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) armatus</i> Blanchard, 1853	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) hornorae</i> Zunino, 1976	3	2	2	2	0	1	4	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) borneensis</i> Harold, 1877	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) inaequalis</i> Harold, 1877	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) infucatus</i> Harold, 1877	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) keikae</i> Ochi et Kon, 2014	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) ochromerus</i> Harold, 1877	0	1	1	2	0	1	0	0	1	8	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) pacificus</i> Lansberge, 1885	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) providus</i> Harold, 1877	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) ruficornis</i> Sharp, 1875	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) semipalpe Ochi et Kon, 2006</i>	10	9	7	6	9	5	23	6	12	9	34	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) vulpes</i> Harold, 1877	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus (Onthophagus) wasserstradi</i> Boucomont, 1914	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aphodius marginellus</i> (Fabricius, 1781)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aphodius</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

**Table 3. Distribution range, number of beetles collected at each bait in 3 years, and number of beetles collected per trap transect at each vegetation type**

Species name	Distri- -bution range <sup>a</sup>	Number of beetles collected at each bait in 3 years				Number of beetles collected per trap transect at each vege- -tation type in 3 years						
		Human excre.	Fish meat	Total	% fish	CNF	ENF	BNF	SCF	PLF	GRS	CPS
<i>Bolbochromus catenatus</i>	Sunda.	5	1	6	16.7	-	0.2	0.2	0.3	-	-	-
<i>Phaeocrous emarginatus</i>	Large A.	4	10	14	71.4	0.4	1.3	0.1	0.5	-	-	-
<i>Phaeocroops</i> sp.	-	2	40	42	95.2	6.0	0.8	0.4	-	-	-	-
<i>Ochicanton simboroni</i>	Borneo	0	1	1	100	-	-	0.1	-	-	-	-
<i>Ochicanton uedai</i>	Borneo	6	1	7	14.3	0.2	-	0.3	-	-	-	-
<i>Ochicanton woroae</i>	Borneo	13	2	15	13.3	0.2	1.8	0.2	-	-	-	-
<i>Panelus kalimantanicus</i>	Borneo	29	15	44	34.1	0.4	0.3	0.1	1.5	0.7	1.6	0.7
<i>Panelus</i> sp.	-	1	0	1	0	0.2	-	-	-	-	-	-
<i>Haroldius sumatranus</i>	Sunda.	0	1	1	100	0.2	-	-	-	-	-	-
<i>Paragymnopleurus maurus</i>	Sunda.	595	23	618	3.7	35.6	10.0	19.8	-	0.3	-	-
<i>Paragymnopleurus striatus</i>	Sunda.	2	0	2	0	0.4	-	-	-	-	-	-
<i>Sisyphus thoracicus</i>	Indoch.	310	26	336	7.7	18.8	6.8	10.6	-	-	-	-
<i>Synopsis ritsemae</i>	Sunda.	4	0	4	0	0.6	0.2	-	-	-	-	-
<i>Catharsius dayacus</i> (male)	Borneo	53	6	59	10.2	2.6	2.8	1.5	-	-	-	-
<i>Catharsius renaudpauliani</i> (male)	Sunda.	59	0	59	0	-	-	0.1	3.5	2.5	0.3	0.7
<i>Catharsius</i> spp. (female)	-	108	12	120	10.0	3.0	2.2	0.9	3.8	3.2	0.7	1.0
<i>Copris agnus</i>	Indoch.	1	0	1	0	-	0.2	-	-	-	-	-
<i>Copris gibbulus</i>	Sunda.	0	1	1	100	0.2	-	-	-	-	-	-
<i>Microcopris fujiokai</i>	Borneo	8	3	11	27.3	2.2	-	-	-	-	-	-
<i>Oniticellus cinctus</i>	Large A.	0	1	1	100	-	-	-	-	-	-	0.3
<i>Oniticellus tessellatus</i>	Sunda.	1	1	2	50.0	-	-	-	-	-	-	0.7
<i>Caccobius binodulus</i>	Borneo	6	0	6	0	1.2	-	-	-	-	-	-
<i>Caccobius unicornis</i>	Large A.	599	70	669	10.5	-	-	0.2	4.5	13.0	27.3	41.7
<i>Parascatonomus aurifex</i>	Borneo	10	18	28	64.3	0.8	2.0	0.5	-	0.1	0.1	-
<i>Parascatonomus dux</i>	Borneo	22	177	199	88.9	12.8	7.2	4.7	0.5	0.1	-	-
<i>Parascatonomus rudis</i>	Large A.	2	23	25	92.0	-	0.5	1.1	0.3	-	-	-
<i>Parascatonomus semiaureus</i>	Sunda.	15	61	76	80.3	1.4	4.5	1.4	0.8	0.7	0.3	-
<i>Parascatonomus semicupreus</i>	Sunda.	62	263	325	80.9	5.4	14.2	7.1	2.0	4.4	0.3	0.3
<i>Parascatonomus</i> sp.	-	1	0	1	100	-	-	-	-	-	0.1	-
<i>Proagoderus schwaneri</i>	Sunda.	542	289	831	34.8	15.4	13.3	18.3	19.3	14.5	2.4	0.7
<i>Onthophagus (Gibbonthophagus) cervicapra</i>	Sunda.	77	18	95	18.9	8.4	1.7	1.8	-	0.6	-	-
<i>Onthophagus (Gibbonthophagus) fuji</i>	Borneo	24	20	44	45.5	0.6	2.2	1.1	0.5	0.3	-	-
<i>Onthophagus (Gibbonthophagus) limbatus</i>	Large A.	1199	157	1356	11.6	-	-	-	0.5	8.4	13.5	355.3
<i>Onthophagus (Gibbonthophagus) obscurior</i>	Indoch.	40	31	71	43.7	0.6	2.5	1.3	1.8	0.9	-	2.3
<i>Onthophagus (Serrophorus) laevis</i>	Large A.	40	5	45	11.1	2.6	0.8	1.4	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Serrophorus) mulleri</i>	Sunda.	3	1	4	25.0	-	0.5	-	0.3	-	-	-
<i>Onthophagus (Serrophorus) sagittarius</i>	Large A.	1	1	2	50.0	-	-	0.1	-	-	-	0.3
<i>Onthophagus (Indachorius) uedai</i>	Borneo	62	37	99	37.4	-	-	0.3	-	0.6	6.8	1.0
<i>Onthophagus (Indachorius) woroae</i>	Borneo	6	10	16	62.5	1.0	0.3	0.5	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Indachorius) sp.</i>	-	0	1	1	100	-	-	0.1	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Pseudophanaeomorphus) chandrai</i>	Borneo	0	16	16	100	1.4	1.0	0.2	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Pseudophanaeomorphus) sugihartoi</i>	Borneo	1	0	1	0	-	0.2	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Furconthophagus) lilliputanus</i>	SE. A.	440	58	498	11.6	-	-	-	4.0	0.8	38.1	4.3
<i>Onthophagus (Furconthophagus) papulatus</i>	Indoch.	526	50	576	8.7	-	-	-	0.3	-	5.8	168.3
<i>Onthophagus (Onthophagiellus) crassicollis</i>	Large A.	2	1	3	33.3	-	-	0.2	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagiellus) hidakai</i>	Indoch.	4	1	5	20.0	0.2	0.2	0.2	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Colobonthophagus) armatus</i>	SE. A.	1	0	1	0	-	-	-	-	-	0.1	-
<i>Onthophagus (Paraphanaeomorphus) trituber</i>	Large A.	853	133	986	13.5	-	-	-	3.5	4.8	29.0	184.0
<i>Onthophagus (Hikidaeus) pastillatus</i>	SE. A.	28	21	49	42.9	5.8	2.5	0.3	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Hikidaeus) simboroni</i>	Borneo	18	2	20	10.0	1.0	1.0	0.4	-	0.1	0.1	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) aphodioides</i>	SE. A.	15	2	17	11.8	1.6	0.5	0.3	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) batillifer</i>	Indoch.	1	1	2	50.0	0.2	-	0.1	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) bonorae</i>	Indoch.	3	68	71	95.8	1.2	8.5	0.7	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) borneensis</i>	Sunda.	31	1	32	3.1	1.8	2.5	0.1	0.3	0.4	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) incisus</i>	Sunda.	51	4	55	7.3	0.8	4.0	1.3	0.3	0.1	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) infucatus</i>	Indoch.	11	1	12	8.3	1.0	0.7	0.2	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) keikoe</i>	Borneo	0	1	1	100	0.2	-	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) ochromerus</i>	Borneo	0	1	1	100	-	0.2	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) pacificus</i>	SE. A.	15	2	17	11.8	0.8	0.3	0.6	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) pavidus</i>	Sunda.	1	0	1	0	-	0.2	-	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) rutilans</i>	Large A.	16	2	18	11.1	2.8	0.5	-	-	0.1	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) semipacificus</i>	Borneo	23	1	24	4.2	2.4	1.5	0.2	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) vulpes</i>	SE. A.	126	4	130	3.1	8.2	7.7	2.3	-	-	-	-
<i>Onthophagus (Onthophagus) waterstradti</i>	Borneo	167	61	228	26.8	6.0	5.7	3.5	8.0	3.8	0.8	-
<i>Aphodius marginellus</i>	Large A.	1	68	69	98.6	-	-	-	-	-	-	23.0
<i>Aphodius</i> sp.	-	0	2	2	100	-	-	-	-	-	-	0.7

<sup>a</sup>Borneo: Bornean endemic, Sunda.: Sundaland (Borneo + Malay Peninsula, Sumatra, Java, Borneo, and/or Palawan), Indoch.: Sundaland and Indochina (Sunda. + Thailand, Laos, Cambodia, and/or Vietnam), SE. A.: Southeast Asia (Indoch. + Myanmar, Philippines and/or Sulawesi), Large A.: Large area (SE. A. + India, Taiwan, China, Japan, New Guinea, and/or Australia)

**Table 4. Total number of beetles collected by each bait at each vegetation type**

Vegetation type	Number of trap-transects in 3 years	Bait		% collected by fish bait
		Human excrement	Fish meat	
CNF	5	587	196	25.0
ENF	6	395	285	41.9
BNF	19	1,124	476	29.8
SCF	4	133	91	40.6
PLF	15	664	241	26.6
GRS	12	1,272	253	16.6
CPS	3	2,071	285	12.1
Total	64	6,246	1,827	22.6

**Table 5. Number of species that was collected more than 5 individuals in each range of collection rates by fish meat baited traps in their total catches**

Distribution range	% of beetles collected by fish meat baited traps			Total
	< 30	30 - 70	> 70	
Bornean endemic	8	5	2	15
Sundaland	6	1	2	9
Sundaland and Indochina	4	1	1	6
Southeast Asia	4	1		5
Large area	5		3	8

*Catharsius renaudpauliani* was only one species that was expected to reside mainly in destroyed forests and plantation forests because the males of the species was largely collected in both SCF and PLF but rare in the forest reserves and open environments (Table 3). Males of another species of the genus *Catharsius*, that is *C. dayacus*, had only ever been seen in the forest reserves (CNF, ENF, and BNF) (Table 3). This result suggests that these two species segregate their habitats with level of disturbance although their females are difficult to distinguish each other with their morphologies.

Seven of the 44 species were abundant in open environments (GRS and/or CPS), and rarely collected in forests (Table 3). Two of the 7 species, *Onthophagus (Furconthophagus) lilliputanus* and *Onthophagus (Indachorius) uedai*, were abundant in the grassland (GRS) but few were found in the cattle pasture (CPS) (Table 3). Conversely, 3 species, *Onthophagus (Furconthophagus) papulatus*, *Onthophagus (Gibbonthophagus) limbatus*, and *Aphodius marginellus* were quite abundant in the cattle pasture (CPS) (Table 3).

Regarding the relationships between the distribution

range and habitat preferences, many Bornean endemic species inhabit only natural forests, while many of Sundaland species inhabit a variety of forests including destroyed forests (SCF) and plantation forests (PLF) (Table 3). This suggests that the Sundaland species might have obtained their relatively wide distributions due to having plasticity in their habitat preferences. Many of open-land species (species abundant in GRS and/or CPS) are distributed outside Sundaland (Table 3). Some of these open-land species may enlarge their distributions artificially through introductions of livestock.

Abundance on each vegetation type and collection rates from fish meat baited traps of each species are summarized in Appendix table.

#### Acknowledgements

We wish to thank Kazuma Matsumoto (Tokyo), Hiroshi Makihara (FFPRI), Kaoru Maeto (Kobe University), Kenichi Ozaki (FFPRI) and Masato Ito (Sapporo) who advised us to conduct this study, Rob Johns (Atlantic Forestry Centre, Canadian Forest Service) who edited the manuscript, the late Herwint Simbolon (LIPI), Chandradewana Boer (Mulawarman University), Agusdin (SWPF), Agus (SWPF), and the people of Sungai Wain Village, who helped us to conduct the field work, and anonymous referees, who made comments that led to considerable improvement of the text. This study was supported by a grant from Japan's Ministry of the Environment (Environmental Research by National Research Institutes of Government Ministries and Agencies, 2004–2008), and from JSPS KAKENHI (Grant Number JP26304028).

#### References

- Aguilar-Amuchastegui, N. and Henebry, G. M. (2007) Assessing sustainability indicators for tropical forests: Spatio-temporal heterogeneity, logging intensity, and dung beetle communities. *For. Ecol. Manage.*, 253, 56–67.
- Andresen, E. (2002) Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecol. Entomol.*, 27, 257–270.
- Andresen, E. (2003) Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*, 26, 87–97.
- Balthasar, V. (1963a) Monographie der Scarabaeidae und Aphodidae der palaearktischen und Orientalischen Region. Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften Prag, 1, 1-391.
- Balthasar, V. (1963b) Monographie der Scarabaeidae und Aphodidae der palaearktischen und Orientalischen Region (Coprinae Onitini Oniticellini Onthophagini). Tschechoslowakische Akademie der Wissenschaften Prag, 2, 1-627.

- Davis, A. L. V. (1996) Seasonal dung beetle activity and dung dispersal in selected South African habitats: implications for pasture improvement in Australia. *Agri. Eco. Environ.* 58, 157-169.
- Enari, H. and Enari-Sakamaki, H. (2014) Synergistic effects of primates and dung beetles on soil seed accumulation in snow regions. *Ecol. Res.*, 29, 653-660.
- Enari, H., Koike, S. and Enari-Sakamaki, H. (2016) Ecological implications of mammal feces buried in snow through dung beetle activities. *J. For. Res.*, 21, 92-98.
- Gardner, T. A., Hernández, M. I. M., Barlow, J. and Peres, C. A. (2008a) Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *J. Appl. Ecol.*, 45, 883-893.
- Gardner T. A., Barlow J. and the other 22 authors (2008b) The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecol. Lett.*, 11, 139-150.
- Hanski, I. and Krikken, J. (1991) Dung beetles in tropical forests in South-East Asia. In Hanski, I. and Cambefort, Y. (eds.): *Dung beetle ecology*. Princeton Univ. Press, Princeton, p. 179-197.
- Hosaka, T., Kon, M., Ochi, T., Okuda, T., Yamada, T., Butod, E. and Kirton, L. G. (2013) Responses of dung beetles to logging under selective management system in Peninsular Malaysia. *Malay. Nat. J.*, 65, 54-60.
- Krikken, J. (1977) Some new and otherwise noteworthy species of *Onthophagus* Latreille from the Indo-Australian archipelago (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zoologische Mededelingen*, 52, 169-184.
- Kryger, U. (2009) Importance of dung beetles in ecosystems. In Scholtz, C. H., Davis, A. L. V. and Kryger, U. (eds): *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Pensoft, Sofia, p. 389-412.
- Larsen, T. H., Williams, N. M. and Kremen, C. (2005) Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecol. Lett.*, 8, 538-547.
- Li, C.-L., Yang, P.-S., Krikken, J. and Wang, C.-C. (2013) Three new species of *Bolbochromus* Boucomont (Coleoptera, Geotrupidae, Bolboceratinae) from Southeast Asia. *Zookeys*, 290, 39-54.
- Masumoto K., Ochi, T. and Hanboonsong, Y. (2008a) New species of the genus *Onthophagus* from Thailand. Part 3. *Entomol. Rev. Jap.*, 63, 43-55.
- Masumoto K., Ochi, T. and Hanboonsong, Y. (2008b) New species of the genus *Onthophagus* from Thailand. Part 4. *Entomol. Rev. Jap.*, 63, 155-169.
- McGeoch, M. A., Rensburg, B. J. V., and Botes, A. (2002) The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *J. Appl. Ecol.*, 39, 661-672.
- Nichols, E. S. and Gardner, T. A. (2011) Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. In Simmons, L. W. and Ridsdill-Smith, T. J. (eds): *Ecology and evolution of dung beetles*. Wiley-Blackwell, West Sussex, p. 267-291.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A. L., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K. and The Scarabaeinae Research Network (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biol. Conserv.*, 137, 1-19.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., Favila, M. E. and The Scarabaeinae Research Network (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol. Conserv.*, 141, 1461-1474.
- Ochi, T. (2006) Notes on the coprophagous scarab-beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from Southeast Asia (XIV). A new subgenus and four new species of *Onthophagus* from Borneo. *Entomol. Rev. Jap.*, 62, 91-102.
- Ochi, T. and Kon, M. (1995) Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) collected from Sabah, Borneo (II). *Elytra*, Tokyo, 23, 43-60.
- Ochi, T. and Kon, M. (1996) Studies on the coprophagous scarab beetles from East Asia. IV (Coleoptera, Scarabaeidae). *Giornale italiano di Entomologia*, 8, 17-28.
- Ochi, T. and Kon, M. (2006a) Notes on the coprophagous scarab-beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from Southeast Asia (XII). Six new species of *Onthophagus* (*Indachorius*) from Borneo. *Entomol. Rev. Jap.*, 61, 169-180.
- Ochi, T. and Kon, M. (2006b) Notes on the coprophagous scarab-beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from Southeast Asia (XIII). Seven new species of *Onthophagus* (*Onthophagus*) from Borneo. *Entomol. Rev. Jap.*, 61, 181-194.
- Ochi, T. and Kon, M. (2014) Notes on the coprophagous scarab-beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from Southeast Asia (XXIV). Four new species of *Onthophagus* from Malaysia. *Jap. J. System. Entomol.*, 20, 341-346.
- Ochi, T., Ueda, A. and Kon, M. (2006) *Ochicanthon* (Coleoptera, Scarabaeidae) from Borneo, with descriptions of four new species and a key to the Bornean species. *Elytra*, Tokyo, 34, 309-325.
- Ochi, T., Kon, M. and Hartini, S. (2008) Three new species of the genus *Ochicanthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) from Java and Borneo. *Entomol. Rev. Jap.*, 62, 243-253.
- Ochi, T., Kon, M. and Barclay, M. V. L. (2009) Notes on the coprophagous scarab-beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from Southeast Asia (XXII). A new species of *Haroldius*

- and four new species of *Panelus* from Borneo. Entomol. Rev. Jap., 64, 237-246.
- Ridsdill-Smith, T. J. and Edwards, P. B. (2011) Biological control: ecosystem functions provided by dung beetles. In Simmons, L. W. and Ridsdill-Smith, T. J. (eds): Ecology and evolution of dung beetles. Wiley-Blackwell, West Sussex, p. 245-266.
- Roslin, T. and Viljanen, H. (2011) Dung beetle populations: structure and consequences. In Simmons, L. W. and Ridsdill-Smith, T. J. (eds): Ecology and evolution of dung beetles. Wiley-Blackwell, West Sussex, p. 220-244.
- Slade, E. M., Mann, D. J., Villanueva, J. F. and Lewis, O. T. (2007) Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. J. Animal Ecol., 76, 1094-1104.
- Slade, E. M., Mann, D. J. and Lewis, O. T. (2011) Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contracting logging regimes. Biol. Conserv., 144, 166-174.
- Spector, S. (2006) Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. Coleo. Bull., 60, 71-83.
- Taylor, D., Saksena, P., Sanderson, P. G. and Kucera, K. (1999) Environmental change and rain forests on the Sunda shelf of Southeast Asia: drought, fire and the biological cooling of biodiversity hotspots. Biodiv. Conserv., 8, 1159-1177.
- Ueda, A., Dwibadra, D., Noerdjito, W. A., Kon, M. and Fukuyama, K. (2015a) Comparison of baits and types of pitfall traps for capturing dung and carrion scarabaeid beetles in East Kalimantan. Bull. For. Forest Prod. Res. Inst., 14, 15-28.
- Ueda, A., Dwibadra, D., Noerdjito, W. A., Sugiarto, Kon, M., Ochi, T., Takahashi, M. and Fukuyama, K. (2015b) Effect of habitat transformation from grassland to *Acacia mangium* plantation on dung beetle assemblage in East Kalimantan, Indonesia. J. Insect Conserv., 19, 765-780.
- Ueda, A., Dwibadra, D., Noerdjito, W. A., Sugiarto, Kon, M., Ochi, T., Takahashi, M., Igarashi, T. and Fukuyama, K. (2015c) Buffer zones for placing baited traps in grasslands bordering forests and availability of riparian reserves of trees in grasslands: A preliminary study for dung beetle assemblages in East Kalimantan, Indonesia. Bull. For. Forest Prod. Res. Inst., 14, 125-134.
- Ueda, A., Dwibadra, D., Noerdjito, W. A., Sugiarto, Kon, M., Ochi, T., Takahashi, M., Igarashi, T. and Fukuyama, K. (2015d) Effects of distance from devastated forests and topography on dung beetle assemblages in burned forests of East Kalimantan, Indonesia. Bull. For. Forest Prod. Res. Inst., 14, 135-144.
- Yamaguchi, T. and Tsuyuki, S. (2001) Assessment of forest fire in East Kalimantan. Indonesia, based on remote sensing and GIS. Bull. Tokyo Univ. For., 106, 17-48 (in Japanese with English summary).
- Zidek, J. and Pokorny, S. (2010) Review of *Synapsis* Bates, with description of a new species. Insecta Mundi, 142, 1-21.
- Zunino, M. (1976) Revisione delle species paleartiche del sottogenere *Onthophagus* (sensu stricto) Latr. In Btes, H. W., Fairmaire, L., Harold, E. V., Lansberge, G. V., Marseul, S. A. D., Reiche, L. and Sharp, D. (eds.): Muséum National d'Histoire Naturelle di Parigi. Boll. Mus. Zool. Univ. Torino, Torino, p 71-110.

**Appendix Abundant vegetation type and range of collection rates by fish meat baited traps in total catches for each beetle that was collected more than 5 individuals**

Abundant vegetation type in the main	% of beetles collected by fish meat baited traps		
	< 30	30 - 70	> 70
Deep inside of natural forest (CNF)	<i>Microcopris fujikakai</i> <i>Caccobius binodulus</i> <i>Ochicanton uedai</i> <i>Ochicanton woroae</i> <i>Paragymnopleurus maurus</i> <i>Sisyphus thoracicus</i> <i>Catharsius dayacus</i> (male) <i>Onthophagus (Gibbonthophagus) cervicapra</i> <i>Onthophagus (Serrophorus) laevis</i> <i>Onthophagus (Onthophagiellus) hidakai</i> <i>Onthophagus (Hikidaeus) simboroni</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) aphodioides</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) borneensis</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) incisus</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) infucatus</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) pacificus</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) rutilans</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) semipacificus</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) vulpes</i>	<i>Parascatonomus aurifex</i> <i>Onthophagus (Gibbonthophagus) fiji</i> <i>Onthophagus (Indachorius) woroae</i> <i>Onthophagus (Hikidaeus) pastillatus</i>	<i>Phaeocrous emarginatus</i> <i>Phaeocroops sp.</i> <i>Parascatonomus dux</i> <i>Parascatonomus rudis</i> <i>Onthophagus (Pseudophanaeomorphus) chandrai</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) bonorae</i>
Natural forest (CNF - BNF)			
Variety of forest types (CNF - PLF)	<i>Bolbochromus catenatus</i> <i>Onthophagus (Onthophagus) waterstradii</i>	<i>Proagoderus schwaneri</i>	<i>Parascatonomus semiaureus</i> <i>Parascatonomus semicupreus</i>
Secondary forest and plantation forest (SCF - PLF)	<i>Catharsius renaudpauliani</i> (male)		
Grassland (GRS)	<i>Onthophagus (Furconthophagus) lilliputamus</i>	<i>Onthophagus (Indachorius) uedai</i>	
Grassland and pasture (GRS - CPS)	<i>Caccobius unicomis</i> <i>Onthophagus (Paraphanaeomorphus) trituber</i>		
Pasture (CPS)	<i>Onthophagus (Furconthophagus) papulatus</i> <i>Onthophagus (Gibbonthophagus) limbatus</i>		<i>Aphodius marginellus</i>
All vegetation types?		<i>Panelus kalimantanicus</i> <i>Onthophagus (Gibbonthophagus) obscurior</i>	

## インドネシア共和国東カリマンタン州バリクパパン近郊の低地で採集された糞虫（鞘翅目：コガネムシ上科食糞群）のリスト

上田 明良<sup>1)\*</sup>、ディアン・ドウィバドラ<sup>2)</sup>、ウォロ・ノエルジト<sup>2)</sup>、  
スギアルト<sup>3)</sup>、近 雅博<sup>4)</sup>、越智 輝雄<sup>5)</sup>、  
高橋 正義<sup>6)</sup>、福山 研二<sup>7)</sup>

### 要旨

糞虫（コガネムシ上科食糞群）は熱帯において生息地の質の有用な指標者である。インドネシア共和国東カリマンタン州の低地、バリクパパンの北 10～40km の地域において、2006 年から 2008 年の 12 月に、人糞と魚肉を誘引餌としたピットフォールトラップによる糞虫採集を 30 カ所で行った。65 種 8,073 個体の糞虫が捕獲され、そのリストを表に示した。糞虫群集を用いて森林環境を評価する今後の研究への有用な資料を提供するために、5 個体以上捕獲された 44 種の食性と生息地選好性を評価した。44 種のうち、41 種は人糞と魚肉の両方で採集された。8 種はどちらかの誘引餌へ偏りが 70% を超えず、そのうちの 5 種はボルネオ島固有種であった。生息地については、36 種が天然林に多く、人為的荒廃林、植林地と開放地でほとんど捕獲されなかったが、例外の 7 種はそういった生息地にも多かった。*Catharsius renaudpauliani* は荒廃林と植林地を主な生息地とする唯一の種と考えられた。開放地に多い 7 種は、天然林でほとんど捕獲されなかった。天然林に多い種は分布域が狭い傾向があったのに対し、開放地に多い種は分布域が広い傾向があった。

キーワード：誘引餌、ボルネオ島、森林、草地、生息地、コガネムシ科

原稿受付：平成 28 年 7 月 4 日 原稿受理：平成 29 年 3 月 22 日

1) 森林総合研究所九州支所

2) インドネシア科学院生物学研究所

3) 東タイ農科大学

4) 京都市左京区

5) 大阪府豊能町

6) 森林総合研究所森林災害・被害研究拠点

7) 元森林総合研究所研究コーディネーター

\* 森林総合研究所九州支所 〒 860-0862 熊本県熊本市中央区黒髪 4-11-16



## 研究資料 (Research record)

### 小川試験地における 29 樹種の胸高直径－樹高関係

正木 隆<sup>1)\*</sup>、中静 透<sup>2)</sup>、新山 馨<sup>1)</sup>、田中 浩<sup>3)</sup>、飯田 滋生<sup>4)</sup>

#### 要旨

落葉広葉樹の老齢林である小川試験地に設定した 6 ha プロット内で 29 樹種 800 本の胸高直径と樹高を計測し、拡張相対成長式をあてはめて樹種ごとのパラメータを推定した。元データ及び推定結果は、付表および補足電子資料として提供する。本資料は落葉広葉樹林を育てる際の途中および最終の目標林型の設計など、種の多様な森林の育成・管理を進める上で有効に活用できると考える。

キーワード：落葉広葉樹、拡張相対成長式、生活型、小川試験地

#### 1. はじめに

種の多様な森づくりを進める上では、森林を構成する広葉樹の種特性を把握することが必要である。樹種特性のうち、胸高直径と樹高の関係は、それぞれの種が森林のどの階層を構成するか（高木層まで到達するか亜高木層にとどまるか；田中 2007）、あるいは肥大成長と伸長成長のどちらを優先するか（正木 1993）などに関わる重要な形質である。そこで本報告は、茨城森林管理署管内の小川試験地において 29 種 800 本の胸高直径と樹高を測定し、胸高直径と樹高の関係を樹種ごとに推定した結果をとりまとめ、森林管理および広葉樹の生態研究のための基礎資料として提供するものである。

#### 2. 試験地の概要

小川試験地は、関東森林管理局茨城森林管理署管内の生物群集保護林に指定されている 101 林班および 103 林班（面積は合計約 100ha）内に設定されている。この保護林は阿武隈山地南部の丘陵地帯に位置し（北緯 36° 56′、東経 140° 35′、標高 610–660m）、2002–2005 年の年平均気温は 9.2℃、2001–2006 年の年平均降水量は 1817mm である（阿部ら 2008）。基岩と土壌型は主に花崗岩および適潤性褐色森林土である（Nakashizuka and Matsumoto 2002）。森林は全体に成熟～老齢段階の林相を呈しており、優占種はコナラ、イヌブナ、ブナ等である（Masaki et al. 1992）。

#### 3. 調査方法

1987 年に 6ha（300m × 200m）のプロットが試験地として設定され、胸高周囲長 15cm 以上の全個体を対

象に胸高周囲長がスチールメジャーで 1mm の精度で測定され（幹単位で 6,000 本弱）、樹種が同定された（Masaki et al. 1992）。1989 年 5 月に胸高周囲長を再測定した後、高木種・亜高木種 29 種（アブキ、カスミザクラ、クリ、イヌブナ、ブナ、コナラ、ミズナラ、ミズメ、アカシデ、イヌシデ、クマシデ、サワシバ、アサダ、（広義の）イタヤカエデ、ウリハダカエデ、オオモミジ、コハウチワカエデ、チドリノキ、ヒトツバカエデ、ヒナウチワカエデ、ミツデカエデ、メグスリノキ、ヤマボウシ、ミズキ、ハクウンボク、リョウブ、アオダモ、コシアブラ、ハリギリ）を対象に小径木から大径木までがバランス良く含まれるように 789 本の幹を選んで 1990 年 3 月に樹高（幹長ではなく根元からの自然高）を測定し、1989 年の胸高周囲長を円周率で除すことで得た胸高直径の値もあわせてデータセットを作成した。樹高の測定方法の目安として、おおむね 8m 未満の幹については測高ポールを用いて測定し、それよりも高い幹についてはブルーメライスを用いた。

また、稚樹（樹高 2m 以上）の調査のためにプロット内に 10m 格子で 2m × 2m のコドラートを設置し（計 651 箇所）、周囲長 15cm 未満及び自然高 2m 以上の幹を対象にノギスで直交する 2 方向で胸高直径を 0.1mm の精度で計測し、一部の個体については測高ポールで樹高を測定した（Nakashizuka and Matsumoto 2002）。コシアブラについては、その中から胸高直径（2 方向の測定値の平均）が 1cm 以上、かつ樹高のデータも備わっている幹を 11 本選んでデータセットに加えた。

以上の調査により、800 本分のデータを含むデータセットが得られた。データセット中、胸高直径の最大値は約 120cm（ハリギリ）、樹高の最大値は約 32m（ブ

原稿受付：平成 29 年 2 月 2 日 原稿受理：平成 29 年 3 月 31 日

1) 森林総合研究所森林植生研究領域

2) 東北大学大学院生命科学研究所

3) 森林総合研究所理事

4) 森林総合研究所九州支所

\* 森林総合研究所森林植生研究領域 〒305-8687 茨城県つくば市松の里 1

ナ)である。1樹種あたりの幹数は25–35本だが、4–5本のチドリノキとヒトツバカエデ、あるいは47本のイヌブナなど、樹種によってサンプル数の変動があった(詳細はAppendix 1及び補足電子資料Table S1を参照)。このデータは、本報告のAppendix 1および補足電子資料Table S1として提供する。

#### 4. 解析方法

胸高周囲長は円周率で除して胸高直径( $D$  cm)に変換し、樹高( $H_G$  m)は1.3mを差し引いて胸高からの樹高の値( $H$  m)とし、以下の拡張相対成長式をあてはめた(Ogawa et al. 1965, 伊東 2015)。

$$H_G = H + 1.3$$

$$\frac{1}{H} = \frac{1}{aD^b} + \frac{1}{c}$$

ここで、 $a$ 、 $b$ 、 $c$ は推定対象となるパラメータであり、 $c$ は胸高からの樹高の潜在的な最大値に相当する。パラメータの推定の手順は以下のとおりである。まず、幹 $i$ の樹種を $j$ 、胸高直径の測定値を $D_{\text{OBS},i}$ とすると、これに対応する胸高からの樹高の予測値( $H_{\text{EXP},i}$ )は種特異的なパラメータを用いて以下のように計算される。

$$H_{\text{EXP},i} = \frac{1}{\frac{1}{a_j D_{\text{OBS},i}^{b_j}} + \frac{1}{c_j}}$$

そして、胸高からの樹高の測定値の真値( $\bar{H}_{\text{OBS},i}$ )を対数変換した値( $\log \bar{H}_{\text{OBS},i}$ )が、上式で求めた胸高からの樹高の予測値を対数変換した値 $\log H_{\text{EXP},i}$ を平均とし、分散を $\sigma^2$ とする正規分布に従うものと仮定した。

$$\log \bar{H}_{\text{OBS},i} \sim \text{Normal}(\log H_{\text{EXP},i}, \sigma^2)$$

対数変換を行なった理由は、そうすることによって樹高のバラツキ具合が胸高直径によらず見た目上ほぼ一定になることによる(生の樹高データでは小径木ではバラツキが小さく大径木ではバラツキが大きい傾向が見て取れる; Fig. 1参照)。なお、広葉樹は針葉樹と異なり樹冠が丸くて梢端が不明瞭なため、樹高測定では観測誤差が避けられない。そこで樹高の観測値から1.3mを差し引いた $H_{\text{OBS},i}$ は、胸高からの樹高の真値 $\bar{H}_{\text{OBS},i}$ を平均とし、便宜的にその0.1倍の値を標準偏差とする正規分布からランダムサンプリングされたものとみなした。

$$H_{\text{OBS},i} \sim \text{Normal}(\bar{H}_{\text{OBS},i}, (\bar{H}_{\text{OBS},i} \times 0.1)^2)$$

さらに、種特異的なパラメータ $a_j$ は未知の値 $\mu_a$ と $\sigma_a^2$ をパラメータとする対数正規分布に従うものとした。パラメータ $b$ と $c$ についても同様の仮定を置いた。

$$a_j \sim \text{LogNormal}(\mu_a, \sigma_a^2)$$

$$b_j \sim \text{LogNormal}(\mu_b, \sigma_b^2)$$

$$c_j \sim \text{LogNormal}(\mu_c, \sigma_c^2)$$

以上のモデルのパラメータをR (version 3.3.2; R Core Team 2016)とRStanパッケージ (version 2.14.1; Stan Development Team 2016)を用いたMCMC法により、無情報事前分布を前提としたベイズ統計学の枠組みで推定した。無情報分布はRStanが自動的に生成する一様分布とした。また、繰り返し回数は2,000回に設定し、初期の1,000回を切り捨てて事後分布を得た。Gelman-Rubinの収束診断は1.03未満の値を示した。推定された事後分布の平均値、標準偏差、および95%信用区間によってパラメータ推定値を要約した。なお、生態学におけるベイズ統計学及び階層モデルの利用については、McCarthy (2009)、久保 (2012)、Kéry and Schaub (2016)等による解説を参照されたい。

#### 5. 推定結果

パラメータの推定値の一覧をTable 1とTable 2及び補足電子資料Table S2に示す。また、拡張相対成長式を当てはめた結果をFig. 1に示す。この図が示すように、樹種によってはサンプリングされた幹の胸高直径の値が小さい範囲に偏っており(例えばアワブキ)、その場合でも計算上は大径木の段階での地上からの樹高(以下、単に「樹高」と記す)の予測値が得られる(図中の灰色の曲線)。しかし、外挿であるためにその数値の信頼性は低く、実用上は計測された胸高直径の範囲(図中の赤色の曲線)内での推定にとどめるのが安全である。

また、今回対象としていない樹種については、推定した対数正規分布のパラメータ $\mu_a$ 、 $\mu_b$ 、 $\mu_c$ 、 $\sigma_a$ 、 $\sigma_b$ 、 $\sigma_c$ を用いて、

Table 1. 一般パラメータの推定値一覧。

Estimates of the general parameters				
General parameters	Mean	SD	Lower CRI	Upper CRI
$\sigma$	0.15	0.01	0.14	0.16
$\mu_a$	-0.20	0.10	-0.39	-0.01
$\mu_b$	0.21	0.05	0.11	0.29
$\mu_c$	3.17	0.07	3.03	3.32
$\sigma_a$	0.15	0.05	0.06	0.25
$\sigma_b$	0.05	0.02	0.01	0.10
$\sigma_c$	0.25	0.05	0.17	0.35

SDは標準偏差、CRIは95%信用区間の略号である。

with standard deviation (SD) and 95% credible intervals (CRI).

Table 2. 拡張相対成長式のパラメータの樹種ごとの推定値一覧。

The estimates of specific expanded allometry parameters between height and diameter at breast height

Family	Species	和名	Maximum DBH (cm)	Parameter a			Parameter b			Parameter c					
				Mean	SD	Lower CRI	Upper CRI	Mean	SD	Lower CRI	Upper CRI	Mean	SD	Lower CRI	Upper CRI
Sabiaceae	<i>Meliosma myriantha</i>	アブブキ	22.6	0.80	0.10	0.62	1.03	1.20	0.08	1.04	1.35	19.1	4.1	13.0	29.0
Rosaceae	<i>Cerasus levilleana</i>	カスミザクラ	64.4	0.76	0.11	0.55	1.00	1.24	0.07	1.10	1.39	29.0	2.9	24.3	35.5
Fagaceae	<i>Castanea crenata</i>	クリ	81.7	0.91	0.16	0.65	1.25	1.28	0.08	1.13	1.45	23.7	1.8	20.7	27.7
	<i>Fagus japonica</i>	イヌブナ	91.8	0.75	0.10	0.57	0.98	1.20	0.07	1.06	1.33	28.6	2.8	24.2	35.1
	<i>Fagus crenata</i>	ブナ	101.5	0.80	0.11	0.60	1.03	1.21	0.07	1.07	1.34	27.3	2.1	23.9	31.9
	<i>Quercus serrata</i>	コナラ	112.2	0.82	0.13	0.58	1.11	1.23	0.07	1.09	1.36	27.8	1.9	24.6	31.9
	<i>Quercus crispula</i> var. <i>crispula</i>	ミスナラ	100.1	0.79	0.12	0.58	1.04	1.22	0.07	1.09	1.35	26.0	2.0	22.7	30.2
Betulaceae	<i>Betula grossa</i>	ミズメ	90.2	0.94	0.15	0.67	1.26	1.28	0.07	1.15	1.44	27.1	2.2	23.4	31.7
	<i>Carpinus laxiflora</i>	アカシデ	58.3	1.01	0.16	0.75	1.35	1.30	0.09	1.14	1.50	17.4	1.4	14.9	20.4
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	イヌシデ	50.5	0.73	0.11	0.53	0.95	1.21	0.07	1.06	1.35	28.7	3.7	23.2	37.3
	<i>Carpinus japonica</i>	クマシデ	41.5	0.84	0.12	0.63	1.10	1.23	0.08	1.08	1.38	17.3	1.9	14.1	21.4
	<i>Carpinus cordata</i>	サワシバ	45.0	0.93	0.12	0.72	1.20	1.23	0.08	1.07	1.39	15.0	1.7	12.4	18.9
	<i>Ostrya japonica</i>	アサダ	75.7	0.83	0.12	0.62	1.08	1.24	0.07	1.11	1.38	29.2	2.7	24.9	35.0
Sapindaceae	<i>Acer pictum</i>	イタヤカエデ	74.8	0.77	0.11	0.58	1.01	1.21	0.07	1.07	1.34	29.1	3.2	23.8	36.6
	<i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	29.9	0.80	0.11	0.60	1.04	1.24	0.07	1.10	1.39	27.9	4.1	21.6	37.8
	<i>Acer amoenum</i>	オオモミジ	61.9	0.76	0.11	0.55	0.98	1.25	0.07	1.10	1.39	24.1	2.2	20.4	29.2
	<i>Acer sieboldianum</i>	コハウチワカエデ	40.3	0.74	0.11	0.54	0.97	1.23	0.07	1.08	1.37	27.4	4.3	20.8	37.4
	<i>Acer carpinifolium</i>	チドリノキ	11.7	0.72	0.13	0.48	0.97	1.18	0.09	1.01	1.34	19.6	5.3	11.5	31.9
	<i>Acer distylum</i>	ヒトツバカエデ	23.8	0.90	0.13	0.67	1.18	1.26	0.08	1.12	1.42	27.1	5.6	18.3	39.8
	<i>Acer tenuifolium</i>	ヒナウチワカエデ	29.3	0.70	0.11	0.52	0.93	1.18	0.08	1.01	1.32	24.1	5.1	17.2	35.9
	<i>Acer cissifolium</i>	ミツデカエデ	25.1	0.81	0.12	0.61	1.06	1.22	0.07	1.08	1.37	24.7	4.8	17.8	35.5
	<i>Acer maximowiczianum</i>	メダスリノキ	35.0	0.85	0.11	0.64	1.08	1.24	0.07	1.09	1.38	24.2	3.5	18.7	32.2
Comaceae	<i>Benthamidia japonica</i>	ヤマボウシ	32.7	0.82	0.11	0.63	1.05	1.20	0.08	1.03	1.35	15.0	2.7	11.1	21.6
	<i>Swida controversa</i>	ミズキ	49.4	0.91	0.13	0.68	1.19	1.27	0.07	1.13	1.42	28.6	2.8	24.2	35.5
Styracaceae	<i>Styrax obassia</i>	ハクウンボク	27.3	0.87	0.11	0.67	1.11	1.25	0.07	1.11	1.40	23.2	3.7	17.7	31.6
Clethraceae	<i>Clethra barbinervis</i>	リヨウブ	15.4	0.78	0.10	0.60	1.00	1.20	0.08	1.05	1.34	23.2	5.1	15.6	35.1
Oleaceae	<i>Fraxinus lanuginosa</i> f. <i>serrata</i>	アオダモ	21.0	0.95	0.13	0.72	1.22	1.26	0.08	1.12	1.42	23.3	4.1	17.0	32.6
Araliaceae	<i>Chengiopanax sciadophylloides</i>	コシアブラ	18.0	1.02	0.08	0.87	1.19	1.29	0.08	1.16	1.47	24.7	4.5	17.6	34.8
	<i>Katopanax septemlobus</i>	ハリギリ	120.2	0.80	0.14	0.56	1.09	1.22	0.07	1.08	1.36	27.9	2.8	23.5	34.2
All species		全種		0.83	0.08	0.69	1.00	1.23	0.06	1.12	1.34	24.7	1.8	21.5	28.8

樹種の学名は APG 体系に準拠し、順番は大場 (2011) に従った。SD は標準偏差、CRI は 95% 信用区間の略号である。with standard deviation (SD) and 95% credible intervals (CRI). Nomenclature follows the APG system. Species are ordered following Oba (2011).

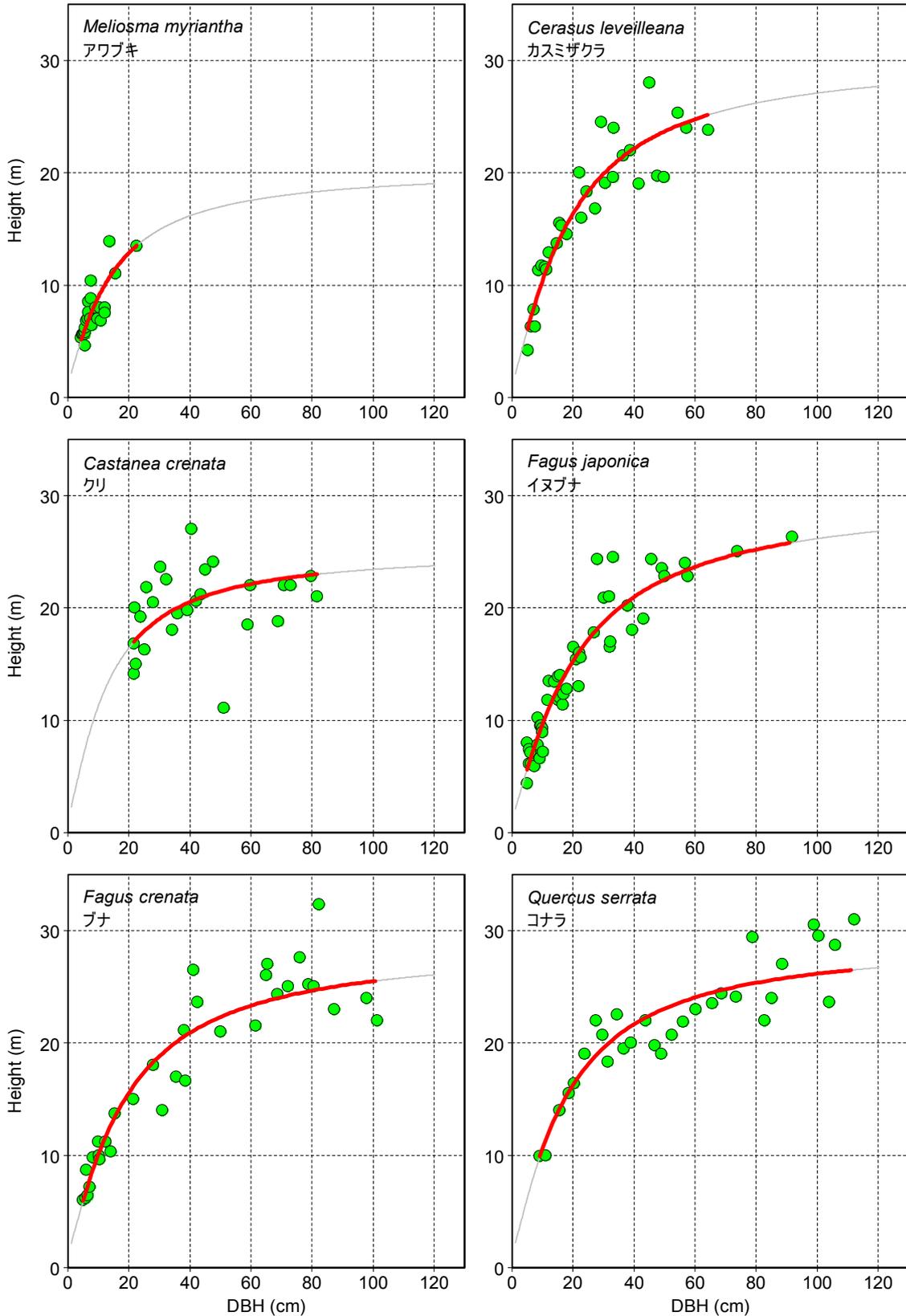
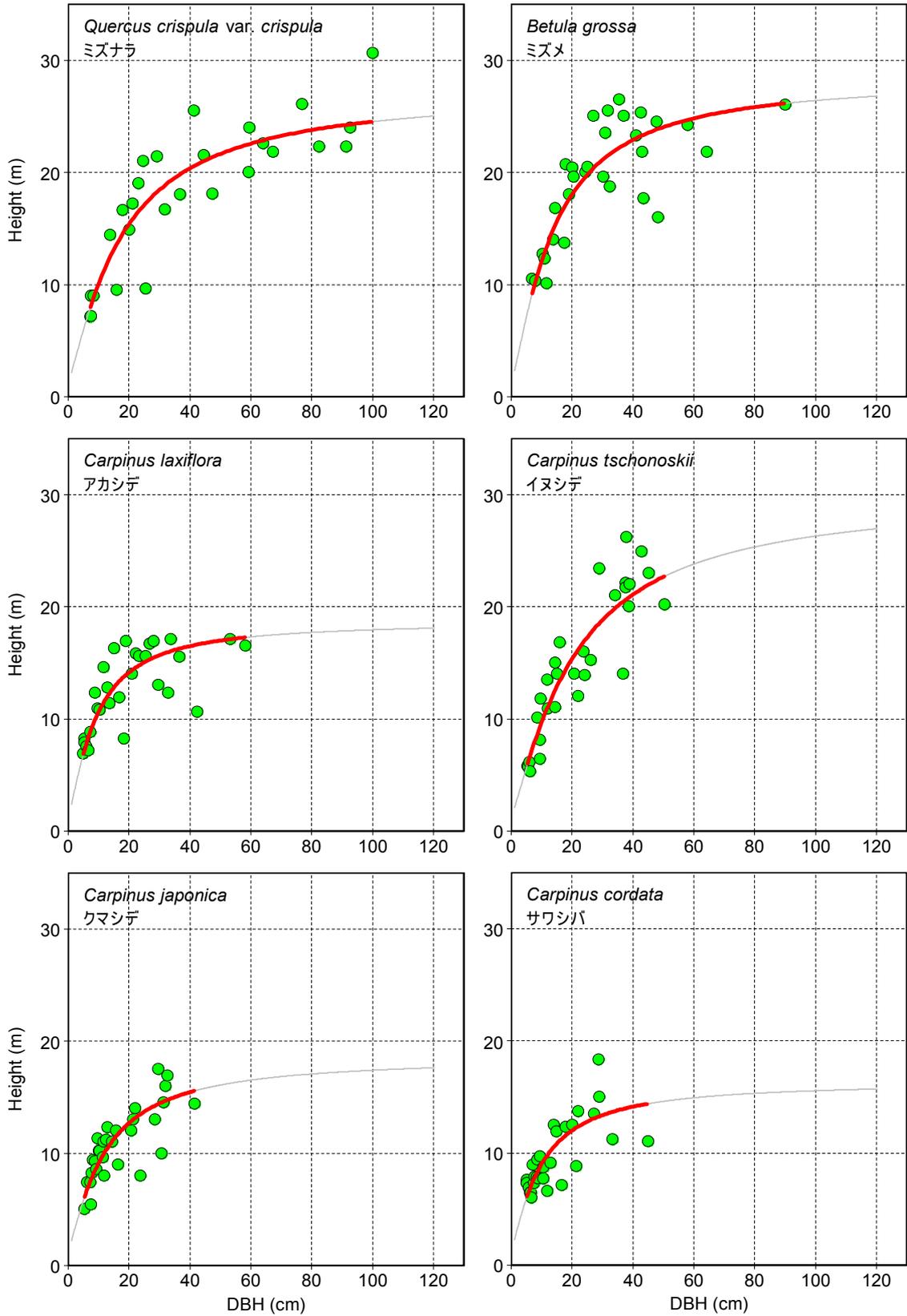


Fig. 1 樹種ごとの胸高直径と樹高の散布図と推定拡張相対成長式。

曲線の赤い部分は測定された胸高直径の範囲内であることを示す。最後のグラフは、樹種を区別せずに全データをプロットし  $a_{ALL}$ 、 $b_{ALL}$ 、 $c_{ALL}$  を用いた拡張相対成長式を描いたものである。

**Specific plots for the height–diameter relationships with estimated expanded allometries.**

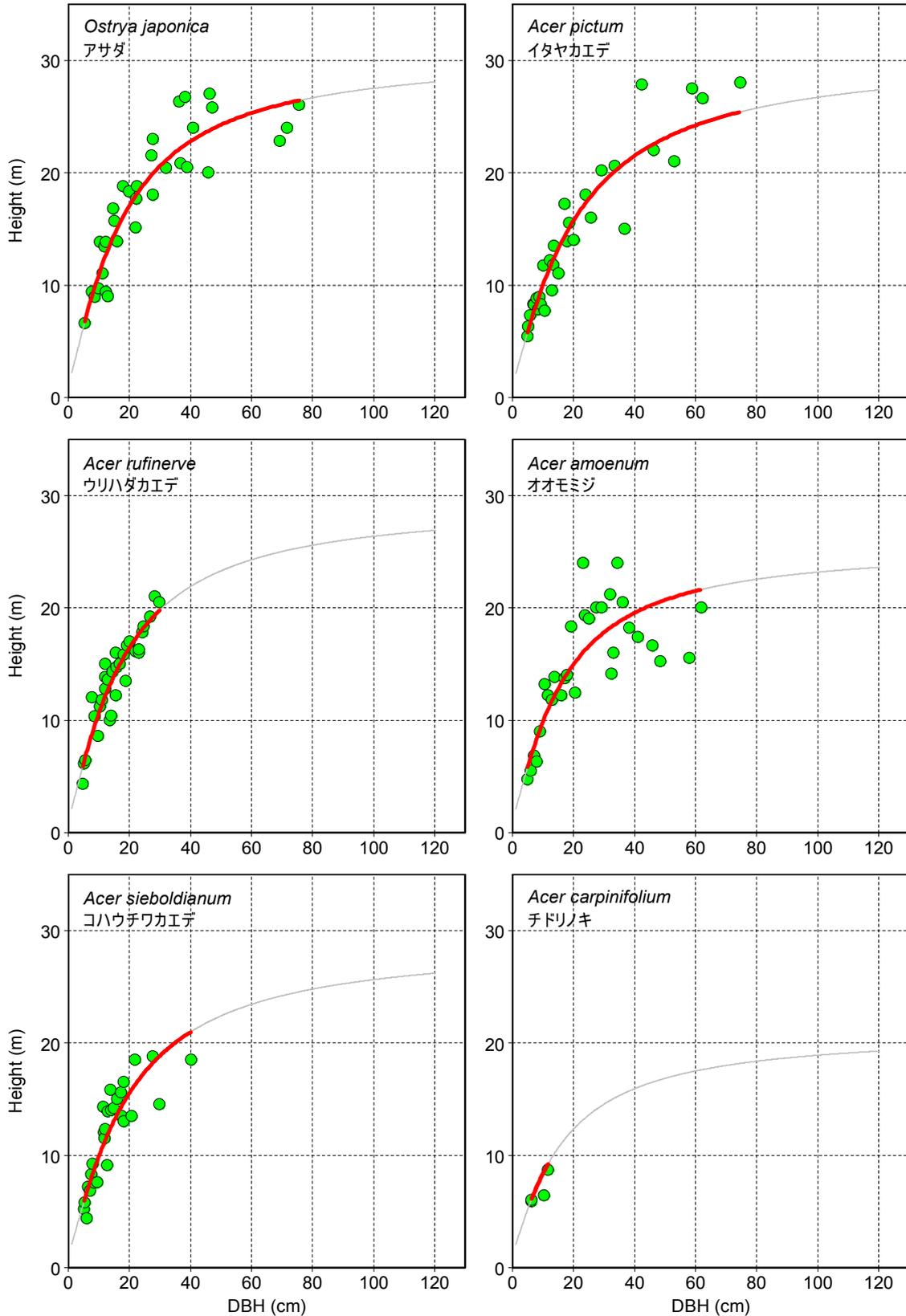
The last plate shows all height–diameter data with the expanded allometry having the general parameters:  $a_{ALL}$ ,  $b_{ALL}$  and  $c_{ALL}$ .



**Fig. 1** 樹種ごとの胸高直径と樹高の散布図と推定拡張相対成長式 (つづき)  
 曲線の赤い部分は測定された胸高直径の範囲内であることを示す。最後のグラフは、樹種を区別せずに全データをプロットし  $a_{ALL}$ 、 $b_{ALL}$ 、 $c_{ALL}$  を用いた拡張相対成長式を描いたものである。

**Specific plots for the height–diameter relationships with estimated expanded allometries. (Continued)**

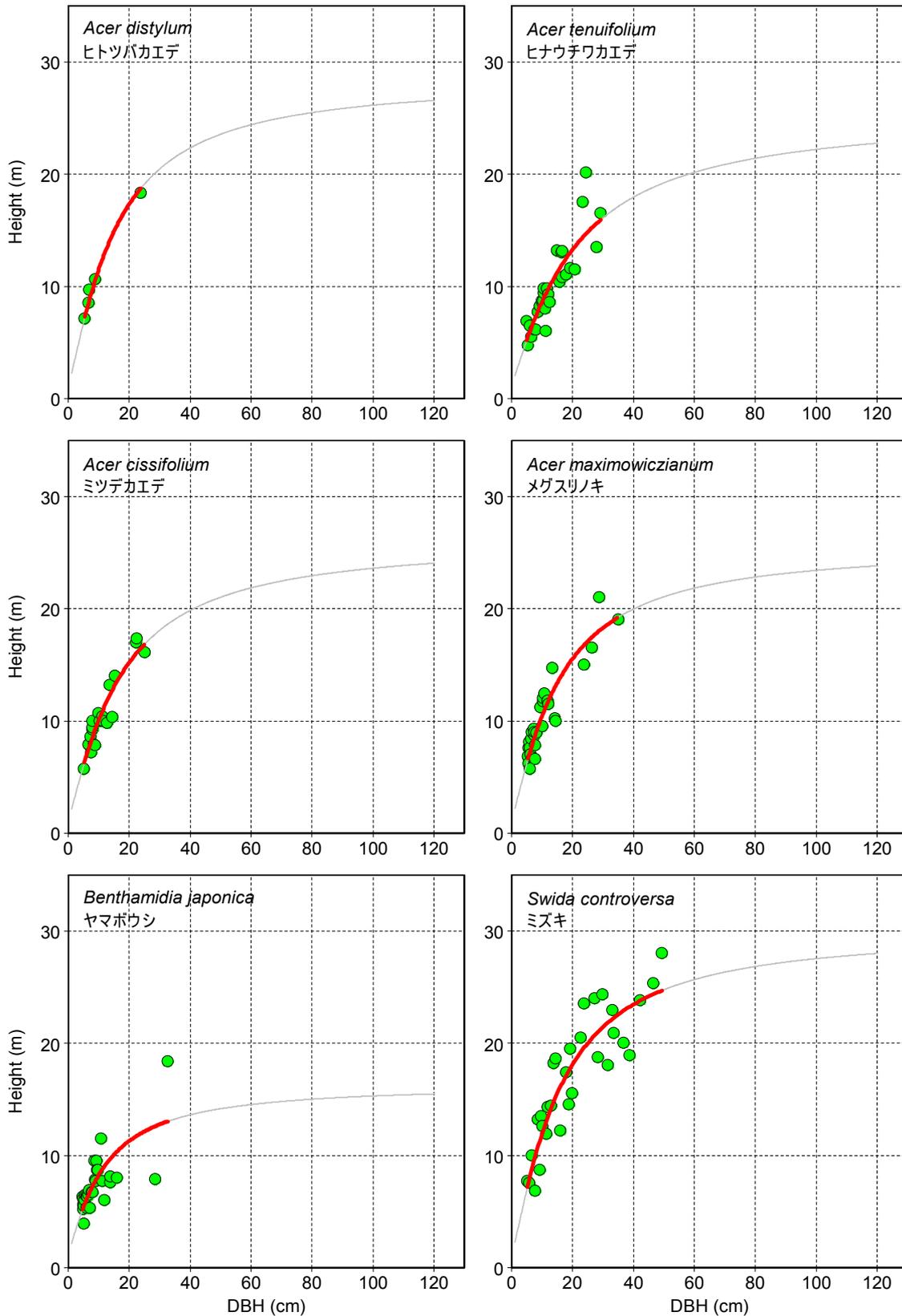
The last plate shows all height–diameter data with the expanded allometry having the general parameters:  $a_{ALL}$ ,  $b_{ALL}$  and  $c_{ALL}$ .



**Fig. 1** 樹種ごとの胸高直径と樹高の散布図と推定拡張相対成長式 (つづき)  
 曲線の赤い部分は測定された胸高直径の範囲内であることを示す。最後のグラフは、樹種を区別せずに全データをプロットし  $a_{ALL}$ 、 $b_{ALL}$ 、 $c_{ALL}$  を用いた拡張相対成長式を描いたものである。

**Specific plots for the height–diameter relationships with estimated expanded allometries. (Continued)**

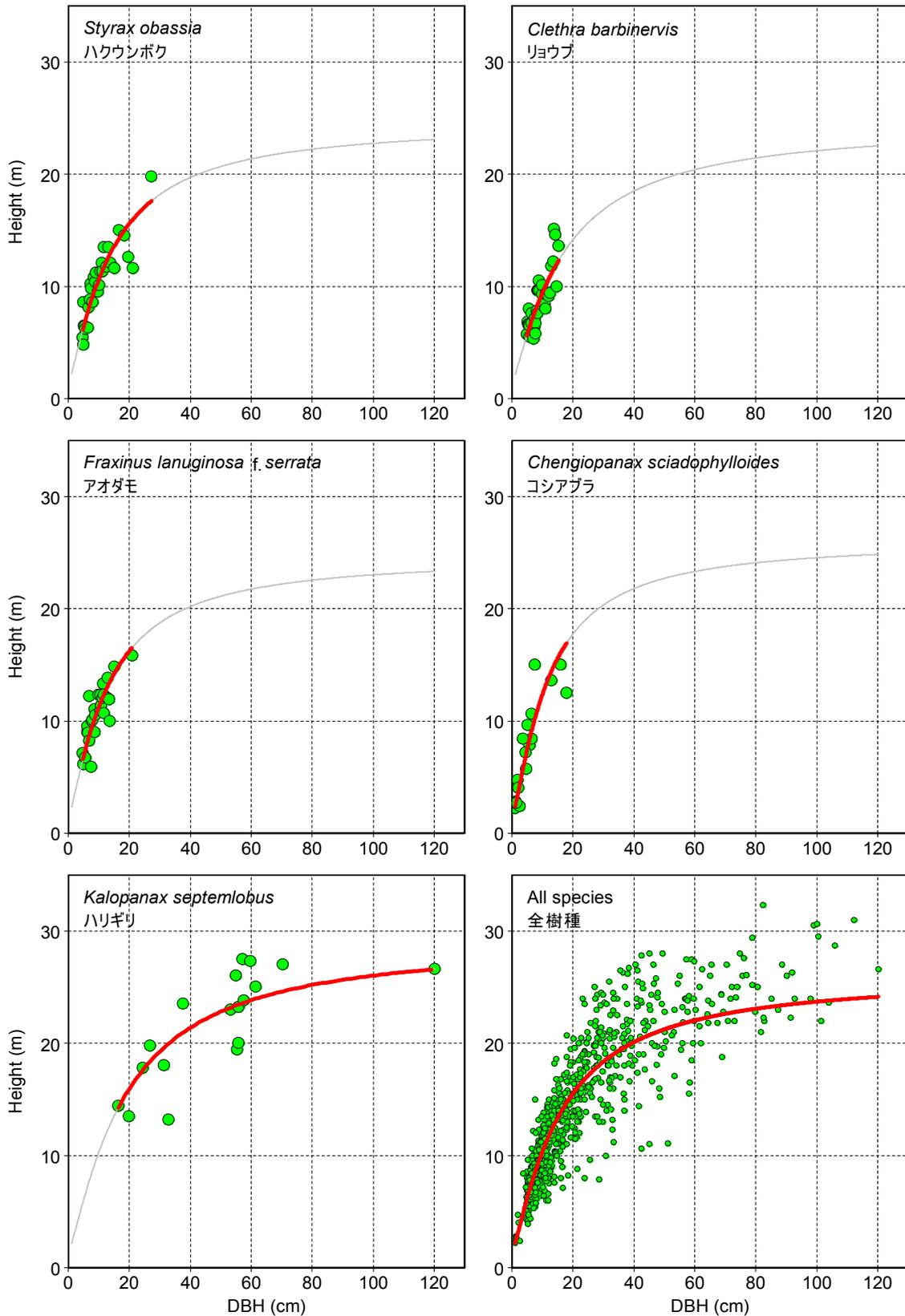
The last plate shows all height–diameter data with the expanded allometry having the general parameters:  $a_{ALL}$ ,  $b_{ALL}$  and  $c_{ALL}$ .



**Fig. 1** 樹種ごとの胸高直径と樹高の散布図と推定拡張相対成長式 (つづき)  
 曲線の赤い部分は測定された胸高直径の範囲内であることを示す。最後のグラフは、樹種を区別せずに全データをプロットし  $a_{ALL}$ 、 $b_{ALL}$ 、 $c_{ALL}$  を用いた拡張相対成長式を描いたものである。

**Specific plots for the height–diameter relationships with estimated expanded allometries. (Continued)**

The last plate shows all height–diameter data with the expanded allometry having the general parameters:  $a_{ALL}$ ,  $b_{ALL}$  and  $c_{ALL}$ .



**Fig. 1** 樹種ごとの胸高直径と樹高の散布図と推定拡張相対成長式 (つづき)  
 曲線の赤い部分は測定された胸高直径の範囲内であることを示す。最後のグラフは、樹種を区別せずに全データをプロットし  $a_{ALL}$ 、 $b_{ALL}$ 、 $c_{ALL}$  を用いた拡張相対成長式を描いたものである。

**Specific plots for the height–diameter relationships with estimated expanded allometries. (Continued)**

The last plate shows all height–diameter data with the expanded allometry having the general parameters:  $a_{ALL}$ ,  $b_{ALL}$  and  $c_{ALL}$ .

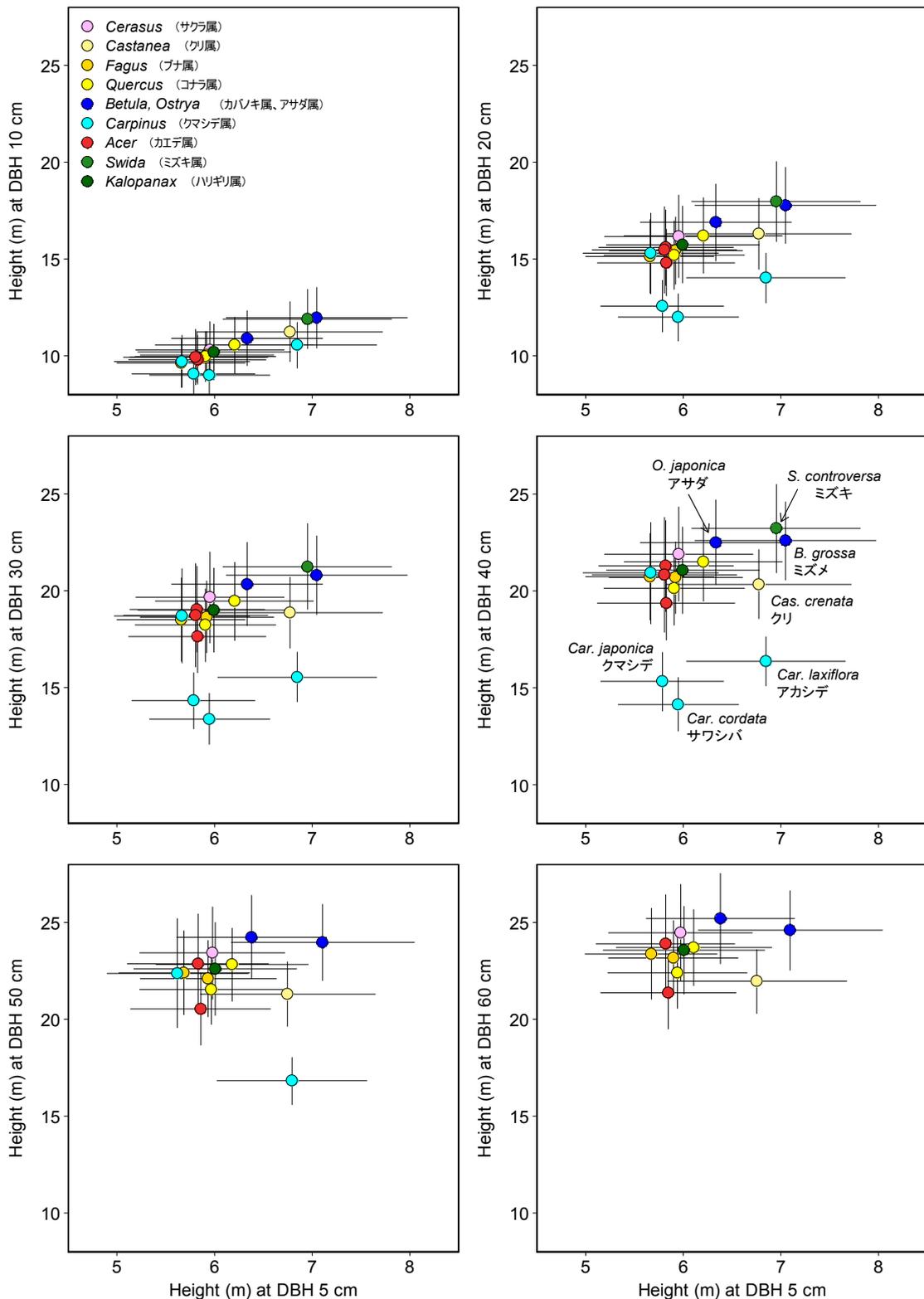


Fig. 2 プロット内で胸高直径 40 cm 以上に達していた樹種を対象に、胸高直径 5 cm、10 cm、20 cm、30 cm、40 cm、50 cm、60 cm における樹高を予測。

胸高直径 5 cm の段階での樹高を横軸に、胸高直径 10–60 cm の段階での樹高を縦軸にプロットした。パラメータ  $a$ 、 $b$ 、 $c$  を推定値の平均と分散を用いてランダムに 1000 個発生させて樹高を計算し、樹高の予測値の平均値と標準偏差を得た。縦棒と横棒が標準偏差を表す。

**Predicted height at diameter at breast height (DBH) = 5, 10, 20, 30, 40, 50 and 60 cm for species with stems >40 cm in DBH within the 6-ha plot.**

The specific parameter  $a$ ,  $b$ , and  $c$  were generated randomly (total of 1000 for each parameter) using their estimated mean and variance, and provided to calculate specific heights (mean and standard deviations). Vertical and horizontal bars represent standard deviations.

$$a_{ALL} = \exp\left(\mu_a + \frac{\sigma_a^2}{2}\right)$$

$$b_{ALL} = \exp\left(\mu_b + \frac{\sigma_b^2}{2}\right)$$

$$c_{ALL} = \exp\left(\mu_c + \frac{\sigma_c^2}{2}\right)$$

によって対数正規分布の平均値を算出し (Table 2 の最後の行)、以下の

$$H_G = \frac{1}{\frac{1}{a_{ALL} D^{b_{ALL}}} + \frac{1}{c_{ALL}}} + 1.3$$

を暫定的な関係式として用いるのが無難であろう (Fig. 1 の最後のグラフ)。カエデ属やクマシデ属のように同属内であっても胸高直径-樹高の関係式が大きく異なることがあるため (Fig. 1)、未知の樹種に対して本資料の近縁種のパラメータを当てはめることには、慎重であるべきと考える。また、上記のパラメータは落葉広葉樹のデータにもとづいて推定したものであり、基本的に常緑広葉樹あるいは針葉樹の樹高予測には用いない方がよいだろう。

試みに 29 種のうち 6ha プロット内で胸高直径 40cm 以上の個体を含む 17 種を対象に胸高直径 5cm、10cm、20cm、30cm、40cm、50cm、60cm における樹高の予測値を算出して比較した (Fig. 2)。平均的にどの樹種も、胸高直径が 20cm から 30cm の段階で林冠層 (概ね 15m 以上; Tanaka and Nakashizuka 1998) に到達するといえる。ただし、クマシデ属のうちイヌシデを除く 3 種は胸高直径 10cm の段階以降の樹高が相対的に低く、胸高直径 40cm に達しても全体として林冠層の最下部にとどまる傾向がみられた。クリは胸高直径 5cm の段階での樹高は相対的に高いものの、最終的には林冠層を突き抜けるほどの樹高には達しないことが見て取れる。逆にミズメ、アサダ、ミズキは一貫して相対的に肥大成長よりも伸長成長を優先する傾向が強く、胸高直径 20cm 以上のステージで他樹種よりも樹高の高い傾向がみられた。その結果、胸高直径 40cm の段階において最も高いミズキと最も低いサワシバの間に約 10m の樹高差が生じていた。こういった形態 (胸高直径と樹高の関係) の相対的な種間差は、胸高直径 30cm の段階以降ではほぼ一定となった。

## 6. 資料の活用

上で一例を示したように、本資料で提供するデータを用いて胸高直径と樹高の関係を種間で比較することで、肥大成長と伸長成長の相対的な優先の程度や、林内における垂直的な階層位置などの特性を樹種ごとに明らかにできる (正木 1993, 田中 2007)。森林管理への応用としては、例えばそれぞれの樹種のさまざまな

直径階での樹高を予測することで、多様な樹種からなる落葉広葉樹林を育てる際の途中および最終の目標林型を設計することができるだろう。また、種特異的な材密度の数値を併用することで、落葉広葉樹林の地上部の木部の炭素量推定などにも適用できる。生態学研究としては、他の気候帯や立地条件で同様の測定・推定を行なうことにより、それぞれの樹種の形態に地理的な変異があるかどうか、環境の変化に応じて樹形を柔軟に変えられるかどうかなど、種内の変異・可塑性の評価も可能だろう。落葉広葉樹林の管理や生態研究のさまざまな場面で、本報告で提供する資料が活用されることを期待する。

## 謝辞

森林総合研究所の柴田銃江氏と阿部真氏にはデータの管理の面で多大なご尽力をいただき、また、森林総合研究所多摩森林科学園の勝木俊雄氏には樹種の学名と和名を確認していただいた。以上の皆様に厚く御礼を申し上げる。なお、本報告は、環境省の事業「モニタリングサイト 1000」の一環として行われた。

## 引用文献

- 阿部 俊夫・坂本 知己・延廣 竜彦・壁谷 直記・萩野 裕章・田中 浩 (2008) 小川群落保護林における風向・風速の観測資料 (2003 年 11 月～2006 年 4 月). 森林総合研究所研究報告, 7 (4), 245-266.
- 伊東 宏樹 (2015) 樹種間差および測定誤差を考慮した胸高直径-樹高関係のベイズ推定. 森林総合研究所研究報告, 14 (2), 73-74.
- Kéry, M. and Schaub, M. (2012) (飯島 勇人・伊東 宏樹・深谷 肇一・正木 隆訳, 2016) BUGS で学ぶ階層モデリング入門 — 個体群のベイズ解析 —. 共立出版, 東京, 629pp.
- 久保 拓哉 (2012) データ解析のための統計モデリング入門 — 一般化線形モデル・階層ベイズモデル・MCMC —. 岩波書店, 東京, 267pp.
- 正木 隆 (1993) ミズキの個体群の維持機構 — とくに鳥による種子散布の評価 —. 東京大学大学院農学系研究科博士論文, 160pp.
- Masaki, T., Suzuki, W., Niiyama, K., Iida, S., Tanaka, H. and Nakashizuka, T. (1992) Community structure of a species-rich temperate forest, Ogawa Forest Reserve, central Japan. *Vegetatio*, 98, 97-111.
- McCarthy, M. A. (2007) (野間口 眞太郎訳, 2009) 生態学のためのベイズ法. 共立出版, 267pp.
- Nakashizuka, T. and Matsumoto, Y. (eds.) (2002) Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community: Ogawa Forest Reserve of Japan. Springer-Verlag Tokyo, 319pp.
- 大場 秀章 (編) (2011) 植物分類表. アボック社,

513pp.

- Ogawa, H., Yoda, K., Ogino, K. and Kira, T. (1965) Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand II Plant biomass. *Nature and life in Southeast Asia*, 4, 49–80.
- R Core Team (2016) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Stan Development Team (2016) RStan: the R interface to Stan. <http://mc-stan.org/>
- 田中 浩 (2007) カエデ属 3 種の共存機構についての比較個体群統計学的解析. 東京大学大学院農学系研究科博士論文, 79pp.
- Tanaka, H. and Nakashizuka, T. (1997) Fifteen years of canopy dynamics analyzed by aerial photographs in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology*, 78, 612-620.

#### 補足電子資料

以下はオンライン版のみの掲載となります。

<https://www.ffpri.affrc.go.jp/pubs/bulletin/442/index.html>

Table S1. 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高－胸高直径データ。周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume–Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem.

Table S2. 拡張相対成長式のパラメータの樹種ごとの推定値一覧。樹種の学名は APG 体系に準拠し、順番は大場 (2011) に従った。SD は標準偏差、CRI は 95% 信用区間の略号である。

The estimates of specific expanded allometry parameters between height and diameter at breast height with standard deviation (SD) and credible intervals (CRI). Nomenclature follows the APG system. Species are ordered following Oba (2011).

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高-胸高直径データ。

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve.

<i>Meliosma myriantha</i> アワブキ		<i>Cerasus leveilleana</i> カスミザクラ		<i>Castanea crenata</i> クリ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
4.4	5.3	5.1	4.2	21.6	14.1
4.8	5.6	6.3	6.3	21.6	16.8
5.0	5.6	7.1	7.8	21.8	20.0
5.4	5.8	7.5	6.3	22.3	15.0
5.5	5.6	8.7	11.3	23.8	19.2
5.7	4.6	9.8	11.7	25.1	16.3
5.7	5.8	10.9	11.6	25.7	21.8
5.7	6.2	11.3	11.4	28.0	20.5
6.0	6.8	12.1	12.9	30.3	23.6
6.5	7.0	14.8	13.7	32.2	22.5
6.7	8.5	15.7	15.5	34.2	18.0
6.8	7.6	16.2	15.3	35.9	19.5
7.4	7.0	17.9	14.5	39.2	19.8
7.5	8.8	22.2	20.0	40.6	27.0
7.6	10.4	22.8	16.0	42.0	20.6
7.7	6.4	24.4	18.3	43.6	21.2
9.1	8.0	27.4	16.8	45.0	23.4
9.7	7.0	29.3	24.5	47.7	24.1
10.4	8.0	30.5	19.1	51.2	11.1
10.9	6.8	33.1	19.6	59.0	18.5
12.1	8.0	33.3	24.0	59.9	22.0
12.2	7.5	36.4	21.5	69.0	18.8
13.7	13.9	38.8	22.0	70.8	22.0
15.6	11.0	41.6	19.0	73.1	22.0
22.6	13.5	45.1	28.0	79.8	22.8
		47.6	19.7	81.7	21.0
		49.8	19.6		
		54.4	25.3		
		57.2	24.0		
		64.4	23.8		

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高－胸高直径データ (つづき)

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. (Continued)

<i>Fagus japonica</i>				<i>Fagus crenata</i>	
イヌブナ				ブナ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
4.9	4.4	32.2	17.0	5.0	6.0
5.0	8.0	33.1	24.5	5.8	6.2
5.7	6.1	37.9	20.2	6.1	8.7
5.7	7.4	39.4	18.0	6.6	6.4
6.1	7.1	43.2	19.0	7.1	7.2
6.3	6.1	45.8	24.3	8.2	9.8
7.4	5.9	49.2	23.5	10.0	11.2
8.4	7.8	50.1	22.8	10.1	10.0
8.4	10.2	56.8	24.0	10.5	9.6
9.0	6.6	57.7	22.8	12.4	11.2
9.3	9.5	73.8	25.0	14.0	10.3
9.6	9.5	91.8	26.3	15.3	13.7
9.9	9.3			21.5	15.0
10.0	8.9			27.9	18.0
10.1	7.2			31.0	14.0
11.6	11.8			35.6	17.0
12.2	13.5			38.1	21.1
13.9	13.4			38.6	16.6
15.1	13.9			41.1	26.5
15.2	11.8			42.5	23.6
15.7	12.0			50.0	21.0
15.8	14.0			61.5	21.5
16.6	11.4			64.9	26.0
16.8	12.3			65.4	27.0
18.0	12.8			68.7	24.3
20.2	16.5			72.1	25.0
21.0	15.4			76.0	27.6
21.8	13.0			78.9	25.2
22.2	16.0			80.6	25.0
22.6	15.6			82.4	32.3
26.8	17.8			87.3	23.0
27.9	24.3			97.9	24.0
30.1	20.9			101.5	22.0
31.9	21.0				
32.1	16.5				

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高-胸高直径データ (つづき)

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. (Continued)

<i>Quercus serrata</i>		<i>Quercus crispula</i> var. <i>crispula</i>		<i>Betula grossa</i>	
コナラ		ミズナラ		ミズメ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
9.2	9.9	7.3	7.1	6.9	10.5
11.0	10.0	7.5	9.0	8.1	10.3
15.7	14.0	7.6	7.2	10.5	12.7
18.7	15.5	8.4	9.0	11.1	12.3
20.3	16.4	13.8	14.4	11.7	10.1
23.9	19.0	16.1	9.5	13.9	14.0
27.6	22.0	18.0	16.6	14.5	16.8
29.7	20.7	20.2	14.9	17.5	13.7
31.5	18.3	21.2	17.2	17.9	20.7
34.4	22.5	23.1	19.0	19.0	18.0
36.7	19.5	24.6	21.0	20.2	20.4
39.1	20.0	25.6	9.6	20.5	19.6
43.7	22.0	29.3	21.4	24.4	20.0
46.8	19.8	31.9	16.7	25.2	20.5
49.0	19.0	36.9	18.0	27.0	25.0
52.5	20.7	41.3	25.5	30.3	19.6
56.1	21.9	44.6	21.5	31.0	23.5
60.2	23.0	47.4	18.1	31.9	25.5
65.7	23.5	59.3	20.0	32.5	18.7
68.7	24.4	59.6	24.0	35.6	26.5
73.4	24.1	64.1	22.6	37.0	25.0
78.8	29.4	67.4	21.8	41.1	23.3
82.7	22.0	77.0	26.1	42.7	25.3
85.2	24.0	82.5	22.3	43.2	21.8
88.7	27.0	91.5	22.3	43.5	17.7
99.0	30.5	92.8	24.0	47.9	24.5
100.6	29.5	100.1	30.6	48.3	16.0
104.0	23.6			58.1	24.2
106.0	28.7			64.3	21.8
112.2	31.0			90.2	26.0

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高－胸高直径データ (つづき)

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. (Continued)

<i>Carpinus laxiflora</i> アカシデ		<i>Carpinus tschonoskii</i> イヌシデ		<i>Carpinus japonica</i> クマシデ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
5.0	6.9	5.4	5.8	5.4	5.0
5.4	8.2	5.7	5.7	6.3	7.4
5.5	7.9	6.0	6.1	7.3	7.4
6.0	7.5	6.2	5.3	7.6	5.4
6.7	7.2	8.6	10.1	7.7	8.2
7.4	8.8	9.6	6.4	8.2	9.4
8.9	12.3	9.6	8.1	8.9	9.3
9.8	10.9	9.7	11.8	9.4	8.6
10.4	10.8	12.0	13.5	9.7	11.3
11.8	14.6	12.1	10.9	10.1	10.2
13.0	12.8	14.5	15.0	10.3	10.2
13.7	11.4	14.6	11.0	11.4	9.6
15.1	16.3	15.2	14.0	11.6	11.0
16.8	11.9	16.1	16.8	12.0	8.0
18.4	8.2	20.8	14.0	12.6	11.2
19.0	16.9	22.0	12.0	13.0	12.3
21.1	14.0	23.9	16.0	14.6	11.0
22.4	15.8	24.2	13.9	15.9	12.0
23.4	15.6	26.2	15.2	16.5	9.0
25.6	15.6	29.0	23.4	20.7	12.0
26.9	16.7	34.3	21.0	21.5	13.0
28.2	16.9	36.8	14.0	22.2	14.0
29.7	13.0	37.6	22.1	23.8	8.0
32.9	12.3	37.8	21.7	28.5	13.0
33.7	17.1	37.9	26.2	29.7	17.5
36.6	15.5	38.8	20.0	30.7	10.0
42.4	10.6	39.0	22.0	31.4	14.5
53.4	17.1	42.9	24.9	32.0	16.0
58.3	16.5	45.2	23.0	32.7	16.9
		50.5	20.2	41.5	14.4

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高-胸高直径データ (つづき)

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. (Continued)

<i>Carpinus cordata</i> サワシバ		<i>Ostrya japonica</i> アサダ		<i>Acer pictum</i> イタヤカエデ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
5.2	7.3	5.4	6.6	4.9	5.4
5.3	7.3	7.8	9.4	5.2	6.3
5.3	7.6	8.6	8.9	5.9	7.3
5.8	6.9	9.9	9.7	7.0	8.3
6.3	6.4	10.5	13.8	7.1	8.2
6.6	6.5	11.3	11.0	8.0	8.8
6.7	6.0	11.9	13.4	8.4	7.8
7.2	8.9	12.3	9.4	8.9	8.9
7.5	7.3	12.3	13.8	9.3	8.3
7.9	7.9	13.0	9.0	10.2	11.7
8.5	7.8	14.7	16.8	10.7	7.7
8.6	9.4	15.2	15.7	12.4	12.2
8.8	7.7	16.1	13.9	12.9	9.5
9.6	9.7	17.9	18.8	13.5	11.8
10.7	7.7	19.9	18.3	13.7	13.5
10.7	8.7	22.1	15.1	15.2	11.0
11.9	6.6	22.4	17.7	17.1	17.2
13.0	9.1	22.6	18.8	17.9	13.9
14.0	12.5	27.3	21.5	18.7	15.5
15.0	11.9	27.7	23.0	20.2	14.0
16.6	7.1	27.8	18.0	24.1	18.0
17.9	12.3	32.1	20.4	25.8	16.0
20.2	12.5	36.4	26.3	29.2	20.2
21.5	8.8	36.9	20.8	33.6	20.6
22.2	13.7	38.4	26.7	36.8	15.0
27.2	13.5	38.9	20.5	42.4	27.8
28.8	18.3	41.0	24.0	46.4	22.0
29.1	15.0	46.0	20.0	53.1	21.0
33.4	11.2	46.3	27.0	59.0	27.5
45.0	11.0	47.2	25.8	62.3	26.6
		69.3	22.8	74.8	28.0
		71.7	24.0		
		75.7	26.0		

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高－胸高直径データ (つづき)

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. (Continued)

<i>Acer rufinerve</i> ウリハダカエデ		<i>Acer amoenum</i> オオモミジ		<i>Acer sieboldianum</i> コハウチワカエデ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
4.7	4.3	5.0	4.7	5.2	5.2
5.3	6.1	6.0	5.5	5.5	5.8
5.7	6.4	7.1	6.8	6.0	4.4
7.7	12.0	8.1	6.3	6.4	7.2
8.6	10.3	9.1	9.0	7.1	6.8
9.7	8.6	10.6	13.2	7.5	8.3
10.3	11.2	11.7	12.2	8.1	9.2
11.1	11.8	12.9	11.8	8.6	7.5
12.1	12.8	13.8	13.8	9.6	7.6
12.1	13.8	16.0	12.2	11.5	14.3
12.2	15.0	17.1	13.7	11.6	12.0
13.1	13.6	18.0	14.0	11.9	11.5
13.6	10.0	19.3	18.3	12.2	12.3
14.1	10.4	20.5	12.4	12.7	9.1
14.5	14.3	23.1	24.0	13.1	13.9
15.6	16.0	23.8	19.3	13.9	15.8
15.7	12.2	25.1	19.0	14.1	14.0
15.9	14.7	27.6	20.0	15.0	14.2
16.9	15.0	29.2	20.0	16.0	15.0
18.3	15.8	32.1	21.2	17.3	15.6
18.8	13.5	32.4	14.1	17.5	13.5
19.2	16.6	33.1	16.0	18.1	16.5
20.2	17.0	34.4	24.0	18.3	13.0
22.0	16.1	36.2	20.5	20.9	13.5
23.1	16.0	38.4	18.2	21.8	18.5
23.2	16.3	41.1	17.4	27.8	18.8
24.3	17.8	45.9	16.6	29.8	14.5
24.8	18.3	48.5	15.2	40.3	18.5
26.9	19.2	58.1	15.5		
28.4	21.0	61.9	20.0		
29.9	20.5				

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高-胸高直径データ (つづき)

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. (Continued)

<i>Acer carpinifolium</i> チドリノキ		<i>Acer distylum</i> ヒトツバカエデ		<i>Acer tenuifolium</i> ヒナウチワカエデ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
6.3	5.9	5.5	7.1	5.0	6.9
6.3	6.0	6.7	8.5	5.4	4.7
10.3	6.4	6.9	9.7	6.0	6.5
11.7	8.7	8.9	10.6	6.6	5.5
		23.8	18.3	7.5	6.1
				8.1	6.1
				8.7	7.7
				9.4	8.2
				9.9	8.7
				10.3	8.4
				10.4	8.7
				10.7	9.4
				10.7	9.8
				11.0	8.0
				11.3	6.0
				11.8	9.8
				12.2	9.3
				12.6	8.6
				15.0	13.2
				15.8	10.4
				16.5	13.0
				16.6	10.8
				16.6	13.1
				17.9	11.0
				19.2	11.6
				20.8	11.5
				23.4	17.5
				24.5	20.1
				28.0	13.5
				29.3	16.5

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高－胸高直径データ (つづき)

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. (Continued)

<i>Acer cissifolium</i> ミツデカエデ		<i>Acer maximowiczianum</i> メグスリノキ		<i>Benthamidia japonica</i> ヤマボウシ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
5.3	5.7	5.4	6.8	4.7	6.3
6.7	7.9	5.6	6.2	4.9	5.2
7.3	8.6	5.6	7.6	5.0	5.6
7.5	7.2	5.9	8.1	5.0	6.1
8.1	9.2	6.1	5.7	5.2	3.9
8.1	9.4	6.1	7.6	5.2	5.5
8.1	10.0	6.2	7.0	5.5	6.0
8.5	7.9	6.6	8.4	5.7	6.5
8.8	7.8	6.8	9.0	6.0	6.4
9.9	10.7	7.0	6.7	6.1	5.3
10.5	10.0	7.3	9.3	6.3	6.3
11.2	10.4	7.6	8.7	6.8	6.5
11.4	10.0	7.6	9.0	6.9	6.9
12.7	9.8	7.8	7.8	7.2	5.3
13.7	13.2	7.9	6.6	7.7	6.7
14.6	10.3	8.2	8.9	8.0	6.7
15.4	14.0	9.6	11.2	8.7	9.5
22.3	17.0	10.2	9.5	8.9	7.8
22.5	17.3	10.3	11.7	9.0	7.7
25.1	16.1	10.5	12.0	9.3	9.5
		10.8	12.4	9.6	8.7
		11.9	11.8	9.8	8.7
		12.1	11.5	10.9	11.5
		13.5	14.7	11.3	7.7
		14.2	10.2	12.0	6.0
		14.5	10.0	13.8	7.6
		23.9	15.0	13.9	8.1
		26.5	16.5	16.0	8.0
		28.9	21.0	28.7	7.9
		35.0	19.0	32.7	18.4

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高-胸高直径データ (つづき)

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. (Continued)

<i>Swida controversa</i>		<i>Styrax obassia</i>		<i>Clethra barbinervis</i>	
ミズキ		ハクウンボク		リョウブ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
5.2	7.7	4.7	5.4	4.9	5.7
5.8	7.5	4.9	4.8	5.2	6.8
6.8	10.0	4.9	8.6	5.4	6.6
7.9	6.8	5.3	6.5	5.6	6.6
8.6	13.2	5.5	6.4	5.7	8.0
9.3	8.7	5.7	6.2	5.8	6.5
9.8	13.5	6.4	6.3	5.9	5.5
10.1	12.6	6.8	8.1	6.4	7.6
11.5	11.9	7.2	8.8	6.6	6.7
12.0	14.3	7.4	10.2	6.9	5.7
13.1	14.4	7.6	9.8	7.2	5.3
13.8	18.2	8.1	8.6	7.5	7.1
14.6	18.6	8.4	10.8	7.6	6.5
16.1	12.2	8.8	10.4	7.7	6.7
17.9	17.4	9.2	11.2	7.8	5.8
18.8	14.5	9.8	9.5	8.3	7.8
19.2	19.5	10.1	10.1	8.5	7.6
20.0	15.5	10.6	11.3	8.5	9.6
22.8	20.5	11.0	12.1	8.6	9.6
23.9	23.5	11.3	11.3	8.8	10.5
27.4	24.0	11.7	13.5	9.2	9.6
28.3	18.7	12.5	11.7	9.9	9.3
30.0	24.3	13.3	13.5	9.9	10.1
31.6	18.0	13.9	12.1	10.4	8.2
33.1	22.9	15.2	11.6	10.8	8.4
33.5	20.9	16.6	15.0	11.1	8.0
36.9	20.0	18.5	14.5	11.2	9.4
38.7	18.9	19.7	12.6	12.1	9.1
42.2	23.8	21.3	11.6	12.6	9.4
46.5	25.3	27.3	19.8	13.0	11.8
49.4	28.0			13.7	12.2
				13.9	15.1
				14.3	14.6
				14.8	10.0
				15.4	13.6

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Appendix 1 小川試験地の 6ha プロット内 29 樹種 800 本の樹高－胸高直径データ (つづき)

Stem height (measured by a scaled pole for a stem lower than ca. 8 m or using the Blume-Leiss device for taller stems) and diameter at breast height of 800 stems from 29 species in a 6-ha plot of Ogawa Forest Reserve. (Continued)

<i>Fraxinus lanuginosa</i> f. <i>serrata</i>		<i>Chengiopanax sciadophylloides</i>		<i>Kalopanax septemlobus</i>	
アオダモ		コシアブラ		ハリギリ	
DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)	DBH (cm)	Height (m)
4.8	7.1	1.1	2.2	16.4	14.4
4.9	6.1	1.1	2.7	19.9	13.5
5.6	6.7	1.4	2.8	24.4	17.8
6.3	9.0	1.5	2.5	26.9	19.8
6.3	9.5	1.5	2.7	31.4	18.0
6.4	8.9	1.9	4.7	33.0	13.2
6.9	12.2	2.1	4.0	37.6	23.5
7.0	8.2	2.5	2.4	53.4	23.0
7.6	5.9	3.7	8.4	55.0	26.0
7.7	10.0	4.5	7.2	55.5	19.4
8.0	10.1	4.7	5.7	56.0	20.0
8.6	9.0	5.3	9.6	56.0	23.2
8.7	11.0	5.9	7.8	57.2	27.5
8.8	10.5	6.4	10.6	57.7	23.8
9.9	12.3	6.5	8.4	59.7	27.3
10.7	10.9	7.5	15.0	61.6	25.0
10.7	12.3	12.9	13.6	70.4	27.0
10.9	11.4	16.1	15.0	120.2	26.6
11.2	12.0	18.0	12.5		
11.5	13.3				
11.8	10.7				
11.8	12.3				
13.0	13.8				
13.1	12.0				
13.5	11.9				
13.7	10.0				
15.2	14.8				
21.0	15.8				

周囲長 15cm 以上の幹はスチールメジャーで 1mm の精度で測った周囲長を円周率で割り、それよりも細いものは直交する 2 方向でノギスによって 0.1mm の精度で測った直径を平均することで、胸高直径を求めた。

Stem diameter was calculated as the average of two values measured with calipers to the nearest 0.1 mm in perpendicular directions for a stem with a girth < 15 cm, or as the value obtained by dividing girth by  $\pi$  measured with a steel tape to the nearest 1 mm for a larger stem

## Height–diameter relationships of 29 tree species in the Ogawa Forest Reserve

Takashi MASAKI<sup>1)\*</sup>, Tohru NAKASHIZUKA<sup>2)</sup>, Kaoru NIIYAMA<sup>1)</sup>,  
Hiroshi TANAKA<sup>3)</sup> and Shigeo IIDA<sup>4)</sup>

### Abstract

We measured diameter at breast height of 800 stems and their height from 29 tree species in a 6-ha plot of old-growth temperate deciduous forest established in the Ogawa Forest Reserve. An expanded allometric function was fit to these data, and specific parameters were estimated. The data and parameter estimates are provided as hard-copy tables and electronic materials. These data and estimates will be useful to establish management plans for forest stands of various species of deciduous trees.

**Key words:** deciduous tree, expanded allometry, life form, Ogawa Forest Reserve

---

Received 2 February 2017, Accepted 31 March 2017

1) Department of Forest Vegetation, Forestry and Forest Products Research Institute (FFPRI)

2) Graduate School of Life Sciences, Tohoku University

3) Vice-President, FFPRI

4) Kyushu Research Center, FFPRI

\* Department of Forest Vegetation, FFPRI, 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687, Japan; e-mail: masaki@ffpri.affrc.go.jp

担当者 御中  
To the person concerned

国立研究開発法人 森林研究・整備機構 森林総合研究所  
Forestry and Forest Products Research Institute

森林総合研究所研究報告を送付させていただきますのでお受け取り下さい。  
貴刊行物と交換願えれば幸いです。なお、貴研究所の名称、住所などを変更  
された場合は、下記まで連絡を御願ひ致します。

Please find an enclosed Bulletin of Forestry and Forest Products Research Institute.  
We greatly appreciate receiving any relevant publications in exchange.  
Let us know when the name of your institution and mailing address are changed.

Officer in charge at publication section  
Forestry and Forest Products Research Institute  
1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki, 305-8687 Japan  
Tel : + 81-29-829-8373 Fax : + 81-29-873-0844  
e-mail : kanko@ffpri.affrc.go.jp

---

2017年6月 発行 森林総合研究所研究報告 第16巻2号 (通巻442号)

編 集 人 森林総合研究所研究報告編集委員会

発 行 人 国立研究開発法人 森林研究・整備機構 森林総合研究所  
〒305-8687 茨城県つくば市松の里1番地  
電話 : 029-829-8373 Fax : 029-873-0844

製 版・印 刷 前田印刷株式会社  
〒305-8687 茨城県つくば市山中152-4  
電話 : 029-875-6696 Fax : 029-875-6698

©2017 Forestry and Forest Products Research Institute

---

本誌から転載・複写する場合は、森林総合研究所の許可を得てください。



## page61

生物多様性オフセットによるノーネットロス達成の生態学的課題  
: 小山 明日香、岡部 貴美子

Ecological issues in achieving no net loss of biodiversity offsets  
by Asuka KOYAMA and Kimiko OKABE

## page77

セイヨウハコヤナギの葉における乾燥・塩ストレス応答性ガラクトキノール合成酵素  
(Galactinol synthase, GolS) 遺伝子の単離とGolS過剰発現ポプラの解析(英文)  
: 宮澤 真一、西口 満、古川原 聡、田原 恒、毛利 武、掛川 弘一、横田 智、楠城 時彦

Isolation of the drought- and salt-responsive galactinol synthase (GolS) gene from black poplar leaves  
and analysis of the transformants overexpressing GolS

by Shin-Ichi MIYAZAWA, Mitsuru NISHIGUCHI, Satoshi KOGAWARA, Ko TAHARA,  
Takeshi MOHRI, Koichi KAKEGAWA, Satoru YOKOTA and Tokihiko NANJO

## page87

森林総合研究所千代田苗畑(茨城県かすみがうら市)のチョウ類相  
: 井上 大成

Butterfly fauna of Chiyoda Tree Nursery, Forestry and Forest Products Research Institute, Kasumigaura City,  
Ibaraki Prefecture, central Japan

by Takenari INOUE

## page99

大規模森林開発地判読のための道路網抽出  
: 齋藤 英樹

Road network extraction for interpreting large scale forest exploitation  
by Hideki SAITO

## page107

ホンシメジ *Lyophyllum shimeji* は閉鎖実験系で、外生菌根共生を伴わずに  
セイヨウハコヤナギ *Populus nigra* の根の形態を変化させ、植物の地上部の成長を促進する(英文)  
: 村田 仁、山田 明義、遠藤 直樹、早川 記央、丸山 毅、伊ヶ崎 知弘、毛利 武、横田 智、山中 高史、  
田原 恒、根田 仁

*Lyophyllum shimeji* confers morphological changes on the roots of *Populus nigra*  
and promotes its aboveground growth *in vitro*

by Hitoshi MURATA, Akiyoshi YAMADA, Naoki ENDO, Norio HAYAKAWA, Tsuyoshi MARUYAMA,  
Tomohiro IGASAKI, Takeshi MOHRI, Satoru YOKOTA, Takashi YAMANAKA, Ko TAHARA, Hitoshi NEDA

## page109

インドネシア共和国東カリマンタン州バリクパパン近郊の低地で採集された糞虫  
(鞘翅目:コガネムシ上科食糞群)のリスト(英文)

: 上田 明良、ディアン・ドウィバドラ、ウォロ・ノエルジト、スギアルト、近 雅博、  
越智 輝雄、高橋 正義、福山 研二

List of dung beetles (Coleoptera : Coprophagous group of Scarabaeoidea) collected  
in lowland near Balikpapan, East Kalimantan, Indonesia

by Akira UEDA, Dhian DWIBADRA, Woro A. NOERDJITO, SUGIARTO, Masahiro KON,  
Teruo OCHI, Masayoshi TAKAHASHI and Kenji FUKUYAMA

## page121

小川試験地における29樹種の胸高直径-樹高関係  
: 正木 隆、中静 透、新山 馨、田中 浩、飯田 滋生

Height-diameter relationships of 29 tree species in the Ogawa Forest Resery

by Takashi MASAKI, Tohru NAKASHIZUKA, Kaoru NIYAMA, Hiroshi TANAKA, and Shigeo IIDA