枯死木をめぐる生物間相互作用

企画趣旨と今後の展望

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者名	深澤,遊 山下,聡
発行元	日本生態学会暫定事務局
巻/号	63巻3号
巻号補足	
掲載ページ	p. 301-309
発行年月	2013年11月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council Secretariat

日本生態学会誌 63：301 - 309（2013）

特集 枯死木をめぐる生物間相互作用

枯死木をめぐる生物間相互作用：企画趣旨と今後の展望

深澤　遊[1]・山下　聡[2]

[1] 東北大学大学院農学研究科・[2] 森林総合研究所

Ecological networks on coarse woody debris: introduction and perspective

Yu Fukasawa[1] and Satoshi Yamashita[2]

[1]Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University, [2]Forestry and Forest Products Research Institute

要旨：倒木・立枯れ・切株などの枯死木や、枯れ枝・心材腐朽といった生木の枯死部（以後、まとめて枯死木と呼ぶ）は多様な生物の住み場所や食物資源として森林生態系の種多様性の維持に重要な役割を果たしている。幅広い生物群の多様性に果たす枯死木の重要性が明らかにされてきているが、それらの生物種間の相互作用のネットワークについてはほとんど分かっていない。生物間相互作用のネットワーク構造を明らかにすることは、生物群集の時間的安定性や撹乱に対する抵抗性やレジリエンスを予測するために重要である。本特集では、枯死木の分解に主要な役割を果たす真菌類（fungi）による材分解がその他の生物群集に与える影響を起点として、枯死木をめぐる様々な分類群の生物群集の直接的・間接的、栄養・非栄養の相互作用のネットワーク（生態ネットワーク）をつなげられる可能性が示された。今後は、いまだ調べられていない分類群の生物群集を含んだ生態ネットワークの構造に関する研究を進めるとともに、それらの時間的・空間的な動態を明らかにしていくことが、森林生態系の生物群集の安定性に果たす枯死木の役割を明らかにする上で重要になる。

キーワード：菌類、生態系エンジニア、生態ネットワーク、粗大木質リター、分解

森林生態系の種多様性維持に果たす枯死木の役割

倒木（log）や立枯れ（snag）、切株（stump）などの枯死木は多様な生物の住み場所や食物資源として森林生態系の種多様性の維持に重要な役割を果たしている。さらに、生木に着いたままの枯死枝や老齢木の心材腐朽など、生木の枯死部も同様に重要である。Elton（1966）は著書「動物群集の様式」の中で、“もし地上に落下した材やいくぶんか腐朽した樹木が取り除かれたなら、おそらくそこの動物相の五分の一以上の種が消え去り、森林系全体がはなはだしく不毛化してしまう”と指摘した。Harmon et al.（1986）は枯死木を粗大木質リター（Coarse woody debris: CWD）とよび、「直径 2.5 cm から 15 cm 以上の立枯れ、倒れた幹や大きな枝などであり、多くの森林や渓流に大量にみとめられ、多くの機能を持った主要な構造物」と定義したうえで、森林植物の更新や生物多様性の維持に貢献していることなどを示し、粗大木質リターの生態系機能を考慮した森林管理の必要性を指摘した。なお、直径に幅がある理由は北アメリカ西部では 7.5 cm から 15 cm、それ以外の地域では 2.5 cm から 7.5 cm としている例が多いためである。

枯死木に関する研究は、Harmon et al.（1986）によるレビューが発表されて以来増え続けており（図 1）、現在までの間に定量的なデータが蓄積されてきている。枯死木に関係する生物の多様性に関する研究だけでも、分解者である真菌（例えば Heilmann-Clausen 2001；Ódor et al. 2006；Junninen et al. 2007；Bässler et al. 2010）や細菌（例えば Spano et al. 1982）、腐植・微生物食者である変形菌（例えば高橋・山本 2002；Stephenson et al. 2008；Rojas et al. 2010）や無脊椎動物（例えば Evans et al. 2003；Hövemeyer and Schauermann 2003）、枯死木表面を定着場所として利

2013 年 4 月 6 日受付、2013 年 5 月 30 日受理
[1]e-mail: fukasawayuu@gmail.com

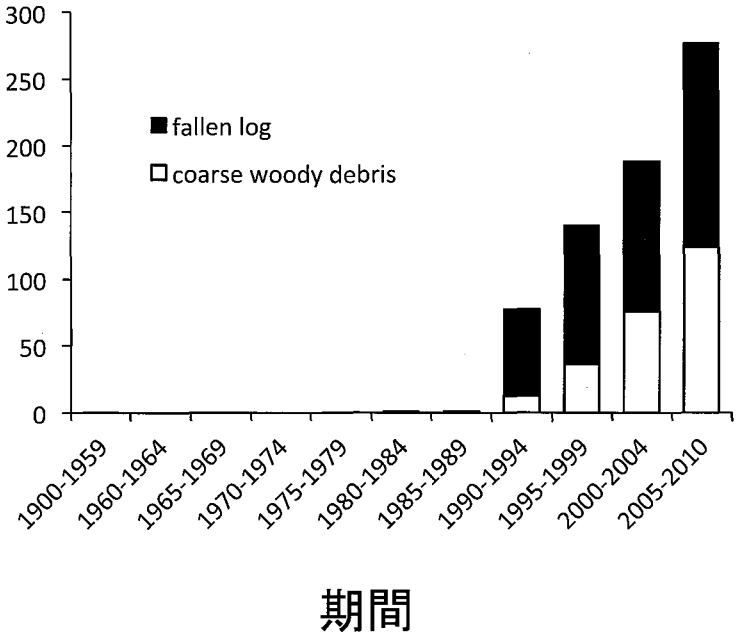

図 1. 1900 年から 2010 年までにおける CWD または Fallen log に関わる論文の出版本数の推移. Web of Knowledge を用いて Coarse woody debris または Fallen log をキーワードとして 1959 年以前と 1960 年以降の 5 年間ごとに調べ、1 年あたりに出版された文献の数の平均値を算出して示した。

用する蘚苔類（例えば Heilmann-Clausen et al. 2005；Ódor et al. 2006）や地衣（例えば Caruso et al. 2008；Nascimbene et al. 2008）・維管束植物（例えば Harmon and Franklin 1989；Mori et al. 2004；Papaik and Canham 2006）、さらに枯死木を生息場所・狩り場などに利用する脊椎動物（例えば Todd and Andrews 2008）や無脊椎動物（例えば Jabin et al. 2004；Castro and Wise 2010）など幅広い生物群の多様性に果たす枯死木の重要性が明らかにされてきている（Bunnell and Houde 2010 にレビュー）。また、生木の枯死枝や心材腐朽など生木の枯死部はキツツキなどに利用されており、枯死木と同様に重要である。

森林生態系の生物多様性に果たす枯死木や枯死部（以後まとめて枯死木と呼ぶ）の重要性については世界的に認識されてきており（WWF 2004）、2011 年 5 月にはカナダで初めての国際シンポジウムが開催された（http://deadwood2011.uqat.ca/、2013 年 4 月 4 日確認）。このように多様性への関心が高まっている背景には、枯死木依存性生物の多様性が急激に減少していることが、特にヨーロッパで問題になっているということがある（Stokland et al. 2012）。倒木を利用する生物の中で最も研究が進んでいる生物群のひとつである木材腐朽菌では、森林の林齢や植生、枯死木の量（Hattori 2005；Junninen et al. 2006；Yamashita et al. 2008, 2012；Lõhmus 2011）や、林分のサイズや孤立性といった景観要素など（Pentillä et al. 2006）が群集構造や遺伝的構造に影響を及ぼしており、人間による活動の影響が検出されている。こういった森林管理の影響は蘚苔類（Kruys et al. 1999）や腐朽材食性甲虫（Gibb et al. 2006；Johansson et al. 2007）等でも検出されている。さらに、これら直接的に枯死木を利用する生物だけでなく、その捕食者や高次捕食者でも影響が検出されている。例えば、木材腐朽菌と菌食性昆虫、そして寄生者からなる食物連鎖の長さが、森林が孤立化してからの年数が経るに従って、減少する事が知られている（Komonen et al. 2000）。また、腐朽材食性甲虫に対する捕食者では成熟した人工林と老齢林の間には差が認められなかったものの、皆伐地と老齢林では個体数に差が認められている（Johansson et al. 2007）。Johansson et al.（2007）の研究では捕食者が餌となるキクイムシの種類を変化させている可能性も示唆しており、環境の変化に応じて種間関係も変化している可能性がある。このように枯死木を利用する生物に関して研究が蓄積しつつあるものの、その多くは特定の生物群集の多様性の評価や人間活動の影響評価に限られている。

一方、枯死木をめぐる生物種間の相互作用のネットワークについてはほとんど分かっていない。枯死木に形成されるこれら多様な生物群集は、複雑な生物間相互作用

のネットワークを構成することにより、森林生態系の安定性の維持にも重要な役割を果たしていることが予想される。生物間相互作用には、後述するような捕食—被食関係に基づいた食物網だけでなく、競争関係や、共生関係などさまざまなタイプの関係性が含まれている（Verhoef and Morin 2010）。近年の理論研究によれば、いずれかの関係性に偏った系は不安定であり、タイプの異なる関係性が適度に混在した系ほど安定であることが示唆されている（Mougi and Kondoh 2012）。

安定性には、生態系に含まれる生物群集の時間的な変異の小ささおよびレジリエンス（撹乱からの復元力など、撹乱を許容できる程度を表す概念）が含まれる。生態系の種多様性と種間相互作用の複雑性・安定性の関係を解明する事は、基礎科学としてだけでなく、近年の急激な生物種の絶滅や、世界的な気候変動下での生態系の応答を理解し、持続可能な生態系管理を実現するためにも重要なテーマの一つとして注目されている（MacArthur 1955；May 1972；Neutel et al. 2007；Rooney and McCann 2012；Allesina and Tang 2012）。森林生態系においても、病害による樹木の大量枯死が近年地球規模で多発しており（例えばMota and Vieira 2008）、その結果として大量の枯死木が発生している（McGee 2000；Kato and Hayashi 2006）。枯死木をめぐる生物種間の相互作用ネットワークの構造やメカニズムを明らかにすることは、このような森林の変化が今後何をもたらすかを予測し、森林生態系の維持管理を行うための基礎的な知見を得るためにも重要である。

腐食連鎖系の基底資源としての枯死木

生物間相互作用のネットワークは、これまで主に直接的な捕食－被食関係から成り立つ食物網について詳しく研究されてきた（Paine 1992；Schmitz 2010）。一般に一つの食物網は複数の食物連鎖が複雑に結びついて成り立っている（Schmitz 2010）。食物連鎖には、生きた植物組織を基底資源として植食者から捕食者へとエネルギーが受け渡される生食連鎖系と、死んだ植物遺体を基底資源として微生物食者や腐植食者から捕食者へとエネルギーが受け渡される腐食連鎖系があり、森林生態系では植物による一次生産の90％以上が腐食連鎖系に流れることが知られている（Polis 1999）。腐食連鎖系を含む土壌の食物網は、ネットワーク構造と群集の安定性の関係が最もよく研究されてきた系の一つでもある（de Ruiter et al. 1994, 1995；Neutel et al. 2002, 2007）。さらに近年の研究から、腐食連鎖系からなる食物網は、基底資源である植物遺体の難分解性・構造的複雑性により、生物の種が多様でネットワーク構造が複雑になる傾向があることが示唆されている（Rooney and McCann 2012）。これにより、腐食連鎖系からなる食物網は、生食連鎖系からなる食物網よりも生態系の安定性に果たす役割が大きいと考えられている。また、生食連鎖系と腐植連鎖系では、基底資源の分解性の違いを反映して、生物種間でエネルギーの受け渡される速度が異なる。これにより、同じ生態系の中の生食連鎖と腐植連鎖の間で、そこに含まれる生物種の個体群動態に時間的なずれが生じ、このような「非同調性」により生態系に含まれる生物群集の時間的な安定性が増すことが期待されている（Rooney and McCann 2012）。本特集で扱う枯死木をめぐる生物群集は、枯死木を基底資源とする腐食連鎖系に含まれるため、複雑な食物網を形成して生態系の安定性に寄与している可能性が期待される。

一方、上述のように、生物間相互作用には捕食－被食関係だけでなく、動物による送粉や種子散布の効果など栄養のやり取りを介さない関係も多く知られており（Verhoef and Morin 2010）、食物網だけでなくこれら非栄養の生物間相互作用も考慮することが、生物間相互作用のネットワーク構造を総合的に理解する上で必要である。Ohgushi（2005）は、木本植物が植食者による被食を受けても枯死することなく、補償反応や誘導防衛反応により形質を変化させることに注目し、このような植物の形質の変化を介した植食者間の非栄養な間接効果を食物網に組み込んだ“間接相互作用網”の概念を提唱した。これにより、栄養・非栄養の関係および直接的・間接的な関係を含んだ生態ネットワークの構造を研究する枠組みが示されたが、このような植物の形質の変化を介した非栄養な間接効果は、生きた植物を基底資源とする生食連鎖系において実証されているものの、腐食連鎖系における実証例はない。腐食連鎖系における基底資源の形質変化とはなんだろうか。ここでは、植物遺体としての枯死木を材料として、枯死木の分解にともなう物理化学的な変化を、形質変化ととらえることで、間接相互作用網の概念を腐食連鎖系の枯死木をめぐる生物間相互作用の研究に拡張できないかと考えた。

菌類の材分解機能に注目して枯死木をめぐる生物間相互作用の流れをつなげる

分解にともなって枯死木には、材密度の減少・多孔質化・含水率の増加といった物理的な変化と、酸不溶性残渣（リ

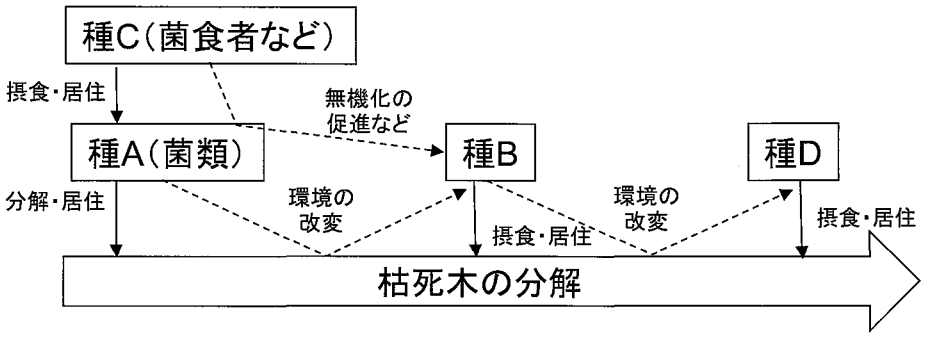

図 2. 菌類（種 A）を起点とした枯死木をめぐる生物間相互作用の概念図。分解者である菌類は枯死木の形質を変化させることで環境を改変させ、分解の進行にともない枯死木に定着してくる種 B に間接的な影響を与える。さらに菌食者（種 C）は菌類を摂食することで無機化を促進したり、菌類の材分解活性に影響を与えることで、種 B に間接的な影響を与えうる。分解者ではない種 B も、枯死木に定着することで環境を改変し、さらに後から定着してくる種 D に影響する。本特集で取り上げる生物では、種 B はコケあるいは一次樹洞営巣種であるキツツキ、種 C は菌食性甲虫、種 D は樹木実生あるいは二次樹洞営巣種を想定している。実線矢印は直接効果、破線矢印は間接効果を示す。

グニン）の蓄積・pH の低下・養分量の増加といった化学的な変化が起こる（本特集論文 深澤（2013））。枯死木をハビタットとする生物群集に関するこれまでの研究でも、これら材の物理化学的な形質の変化との関連で群集構造が説明されてきた（例えば Lumley et al. 2001；Fukasawa et al. 2009）。しかし、その形質変化は単に時間にともなう過程として扱われ、形質変化を引き起こす生物としての分解者の群集構造や機能の違いが考慮されることは少なかった。これが、枯死木という共通のハビタットを対象としながら様々な生物の研究が個別に行われ、生物間相互作用の研究に発展しなかった理由の一つであろう。森林生態系において、枯死木の分解は主に真菌類（以下、菌類）の働きにより進行する（Rayner and Boddy 1988）ため、分解にともなう枯死木の形質変化による他の生物群集への影響は、菌類による材分解を介した間接効果と考えることができる（図 2）。枯死木に生息する菌類の群集構造や分解機能を評価するとともに、それが他の生物に与える影響を丹念に調べていくことで、枯死木をハビタットとする多種の生物間相互作用の網の目を、菌類を起点としてつなげられるのではないだろうか。

本特集では、枯死木をめぐる三つの生物間相互作用を扱った。一つ目は、倒木上での植物実生の更新（倒木更新）に関わる生物間相互作用である。倒木更新は世界中の森林で樹木の重要な更新プロセスとして知られており、森林の動態や種多様性維持メカニズムを理解する上で無視することができない。ここでは、枯死木の分解過程と菌類群集との関係について解説し、それが枯死木をハビタットとする生物に与える影響についてレビューして菌類の生態系エンジニアとしての重要性を指摘した後（本特集論文 深澤（2013））、倒木上の樹木実生の定着過程についてレビューを行った（本特集論文 井上・飯島（2013））。二つ目は、枯死木上に発生する菌類の子実体（キノコ）と菌食性の昆虫群集に関わる生物間相互作用である（本特集論文 山下（2013））。ここでは、木材腐朽菌類および菌食性昆虫の分散様式と資源利用様式をレビューし、木材腐朽菌類の胞子分散における昆虫の役割について考察した。三つ目は、樹洞を利用する脊椎動物間の相互作用である（本特集論文 小高（2013））。樹洞の形成には菌類による心材腐朽が重要な役割を果たす。樹洞利用種は、自ら巣穴を掘ることができる一次利用種と、古巣を利用する二次利用種に分類することができ、それらの生物間相互作用の研究では、食物網に似た nest web（樹洞営巣網）という概念が発達している（Martin and Eadie 1999）。ここでは、樹洞営巣網に木材腐朽菌類を組み込んだ最近の動向を紹介し、今後の展開について議論した。

本特集から、枯死木に生息する多様な生物群で形成されるギルド間の相互作用を、菌類が被食されることによる直接的な効果や、菌類の材分解機能による間接的な効果により一つの相互作用ネットワークとして示し、総合的に理解できる可能性が示唆される。今後は、いまだ調べられていない分類群の生物群集を含んだ生態ネットワークの構造に関する研究を進めるとともに、それらの時間的・空間的な動態を明らかにしていくことが、森林生態系の生物群集の安定性に果たす枯死木の役割を明らかにする上で重要だろう。最後に時空間的な枠組みの一つを示し、今後の展望とする。

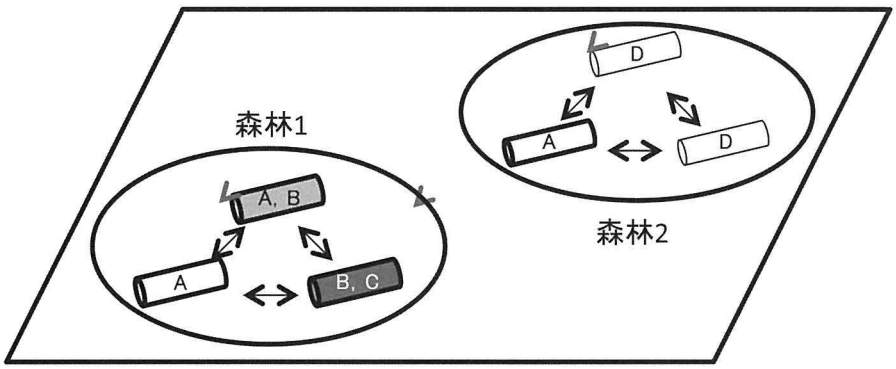

図 3. 枯死木に形成される生物群集における空間的な階層性。枯死木に形成される生物群集は、枯死木そのものの特徴（樹種、サイズなど）や周囲の環境（日差しの有無など）、他の枯死木からの距離などに影響される。これらの環境要因は森林間で異なるだろう。また、森林間の生物の移動の有無と割合は、景観マトリックスや生物の移動分散能力などによる。図中の円筒は枯死木、アルファベットは生物を、枯死木間の矢印は生物の移動を表す。異なる色の円筒は異なる腐朽段階の枯死木を、線の太さの異なる円筒は異なる樹種の枯死木を表す。

枯死木を利用する生物群集の動態

枯死木はこれを利用する生物にとって、空間的に周囲の環境と明確に区別できるパッチ状資源である。そのため、枯死木に形成される群集は、個々の枯死木に形成される局所群集と同一の森林内で移動分散により結ばれたメタ群集と認識することができる（図 3）。枯死木を利用する生物間の相互作用を理解するにあたって、枯死木が生成してから消失するまでのプロセスを（1）枯死木の生成、（2）枯死木への侵入、（3）枯死木への定着、（4）枯死木をめぐる生物間相互作用の展開の 4 つの段階に分けて整理した。なお、ここでは林分スケールでの時空間動態に注目したが、複数林分を含む景観スケールでも同様に移動分散の視点から群集を理解することができるだろう。

枯死木の生成過程と時空間的分布

枯死木は風や火事などの非生物的要因や、菌類や昆虫による攻撃や寿命といった生物的要因によって、生木の一部や全体が死亡することで生み出される。樹木の死亡率と死亡要因は林齢によって変化し、林齢が 20 年以下の若齢林では、競争や無機的環境、捕食などが要因となりうるが、林齢が 100 年をこすような成熟した森林では、病害や風などが重要な要因となる（Franklin et al. 1987）。樹幹は風によって折れるが、風単独よりも菌類によってあらかじめ心材腐朽などが起きている樹木が倒木となるケースが多いようである。例えば、Edman et al.（2007）は *Phellinus chrysoloma* という菌類が幹折れした樹木個体のうち 40 ～ 50.2％に感染していたのに対して、根返りした個体では 15％以下であったことを報告している。同様に幹折れした個体の方が高い確率で木材腐朽菌に感染していた例は他にも知られている（Larson and Franklin 2010）。木材腐朽菌類は地上部における枯れ枝や外傷から、地下部においては根の傷やすでに腐朽菌に感染している樹木個体との物理的な接触などによって感染する（佐橋 2004）。また、マツノマダラカミキリとマツノザイセンチュウにより引き起こされるマツ枯れや、キクイムシ類とその共生菌のように、特定の分類群の樹木を枯死させる微生物も多く知られている（二井・肘井 2000；二井ほか 2012）。キツツキや昆虫による穿孔も枯死を促進している可能性が高い（Farris et al. 2004；小高 2013）。

枯死木の生成過程そのものと、森林内に維持される枯死木のサイズや分解段階、および枯死木の空間分布は、森林タイプや森林管理の方法とその履歴、構成樹種の違いなどによる影響も受けている（Kirby et al. 1998；Rouvinen and Kuuluvainen 2001；Christensen et al. 2005；Stokland and Larsson 2011；Stokland et al. 2012）。このような観点は景観スケールでの群集の動態を考える際に重要である（図 3）。

枯死木への侵入過程

枯死木（倒木）に対して、本特集で紹介された生物だけでも、菌類、蘚苔類、維管束植物、昆虫など様々な生物が侵入してくる。この過程では生物の分散能力が問題となる。木材腐朽菌は森林内の枯死木へ侵入するのに十分なだけの胞子が風により分散されている可能性が高い

(山下 2013)。菌類や蘚苔類の胞子は子実体から数 m 以内に大量の胞子が落ちるが、数百～数千 m の範囲内では、定着するのに十分な量の胞子が供給されているようである（Stenlid and Gustafsson 2001；Lönnell et al. 2012)。維管束植物のうち、倒木更新を行う樹木は主として風散布により種子散布を行っている。種子散布の範囲は、散布媒体にもよるが、風散布種子の場合は母樹から数十 m の範囲に集中するが 100 m 以上離れた地点にまで到達する種子もある（Tanaka et al. 1997；Lian et al. 2008 など)。動物についてみると、腐朽材食性甲虫については、100 m 程度であれば制限なく移動するものの、数 km 程度の距離では制限があるようだ（Økland et al. 1996；Gibb et al. 2006)。

枯死木の量は林齢とともに増加し、老齢林では十分な量の枯死木が供給されている。例えば日本における林齢が 100 年以上の温帯広葉樹林では 70 本 /ha（Yamashita et al. 2012)、また、250 年生のマツを含むロシア西部の亜寒帯針広混交林では 112 本 /ha（Karjalainen and Kuuluvainen 2002）の枯死木がある事が報告されている。侵入に適した状態の枯死木はこれよりも少なくなるであろうが、連続した森林内であれば枯死木に対する侵入の機会は確保されるのであろう。

生物間相互作用は、枯死木を利用する生物の侵入過程において、それほど重要な役割を果たしているようには見えない。逆に生物の侵入を許す環境条件、例えばハビタットの連続性が保たれていること、は枯死木にどのような生物群集が形成されていくかを決める重要な条件になっている可能性がある。

枯死木への定着過程

枯死木への侵入過程と比べ、定着過程以降においては生物間相互作用の重要性が増すであろう。なぜなら、ある生物が枯死木へ定着できるかどうかには、枯死木がおかれた環境条件や分解段階、樹木の種類、そして他の生物がすでに侵入しているかどうかといった条件によって異なってくるためである。例えば木材腐朽菌では、材のサイズや樹種（Heilmann-Clausen et al. 2005；Yamashita et al. 2010；Kebli et al. 2011）といった個々の材の特徴や、周囲の枯死木の量（Edman et al. 2004）といった周囲の環境が影響を及ぼしている。これに加えて、腐朽菌間の種間関係も影響している。たとえば Fukami et al.（2010）は、先住効果が菌類間で働いていることを示しており、菌類間の種間関係が分解機能と関係していることを指摘している。先住効果については、キクイムシと木材腐朽菌の間でも働いている（Weslien et al. 2011)。木材腐朽菌の特徴がその後の生物群集の動態に強く影響していることからも（深澤 2013)、生物の定着過程が、枯死木をめぐる生物間相互作用を考えるうえで重要な問題であると考えられる。菌類以外でも、蘚苔類が樹木実生の定着過程において促進及び阻害のいずれにも作用する可能性があり、実生の樹種によって、受ける影響の強さも異なる（井上・飯島 2013)。このように枯死木への定着過程において生物間相互作用は重要な役割を果たしていると考えられる。

枯死木をめぐる生物間相互作用の展開

枯死木は木材腐朽菌だけでなく、蘚苔類や樹木実生など様々な生物が利用し、捕食－被食関係だけでなく、相利関係など様々な生物間相互作用が働いている。例えば、枯死木が樹木実生の定着におけるマイクロサイトとして利用されている例はよく知られているが（Narukawa et al. 2003；井上・飯島　2013)、枯死木と腐朽菌、そして植物間の関係だけでなく、枯死木上の実生からは外生菌根菌やアーバスキュラー菌根菌が検出されていることから（Tedersoo et al. 2009；Fukasawa 2012)、さらに複雑な相互作用が働いていると考えられる。

このようにして、個々の枯死木における生物間相互作用網の複雑さは群集構成者の侵入・定着とともに増加するが、基底資源となる枯死木の物理的な構造の劣化やエネルギー量の減少などとともに群集が遷移し、最終的には生物多様性の減少とともに相互作用網の複雑さも失われていくだろう。この過程において、木材腐朽菌や蘚苔類、昆虫などでは新たな資源へと分散していく。

なお、枯死木の分解速度が速いほど、生物にとって利用可能な期間が短いと考えられる。樹木の種類（井上ほか　未発表；Mackensen et al. 2003）や気象条件（Harmon et al. 2000）といった分解速度に影響を及ぼす要因にも、注意が必要であろう。ただし、井上・飯島（2013）が指摘しているように、枯死木の分解過程の評価方法は研究によって様々であるため、枯死木上の群集動態に関する研究を定量的に比較することは困難なことが多い。

このように、生物の移動分散と定着過程を理解することが、枯死木とそこに形成される生物群集の時空間的動態を理解するうえで重要であり、とりわけ枯死木の様々な性質を改変する菌類の動態を理解することは重要である。枯死木を利用する生物の群集が形成されている空間のスケールを個々の枯死木から林分、景観へと変化させるに従い、群集の形成・維持機構がどのように変化して

いくかを解明することは、群集生態学的に興味深い課題であり、また、生態系管理の面からも必要とされる知見である。しかしながら、個々のトピックで課題が挙げられているように、解明すべき点は数多く残されている。また、本特集で扱った生物は、枯死木をめぐる生物群集のごく一部にすぎない。本特集を読まれた多くの方がこの分野に関心をもたれ、今回扱えなかったさらに多くの生物を含んだ生態ネットワーク構造の解明に私たちと一緒に取り組んでいただけることを期待している。

本特集は2012年3月に大津で開かれた第59回日本生態学会企画集会に基づくものである。本特集記事を薦めていただいた鈴木英治日本生態学会誌編集長にお礼申し上げます。

謝　辞

本研究の一部は環境省の環境研究総合推進費（S-9）および日本学術振興会の科学研究費（23780156）により実施された。

引　用　文　献

Allesina S, Tang S (2012) Stability criteria for complex ecosystems. Nature, 485:205-208

Bässler C, Müller J, Dziock F, Brandl R (2010) Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-inhabiting fungi. Journal of Ecology, 98:822-832

Bunnell FL, Houde I (2010) Down wood and biodiversity — implications to forest practices. Environmental Review, 18:397-421

Caruso A, Rudolphi J, Thor G (2008) Lichen species diversity and substrate amounts in young planted boreal forests: a comparison between slash and stumps of *Picea abies*. Biological Conservation, 141:47-55

Castro A, Wise DH (2010) Influence of fallen coarse woody debris on the diversity and community structure of forest-floor spiders (Arachnida: Araneae). Forest Ecology and Management, 260:2088-2101

Christensen M, Hahn K, Mountford EP, Ódor P, Standovár T, Rozenbergar D, Diaci J, Wijdeven S, Meyer P, Winter S, Vrska T (2005) Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. Forest Ecology and Management, 210:267-282

de Ruiter PC, Neutel AM, Moore JC (1994) Modelling food webs and nutrient cycling in agro-ecosystems. Trends in Ecology and Evolution, 9:378-383

de Ruiter PC, Neutel AM, Moore JC (1995) Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. Science, 269:1257-1260

Edman M, Kruys N, Jonsson BG (2004) Local dispersal sources strongly affect colonization patterns of wood-decaying fungi on spruce logs. Ecological Applications, 14:893-901

Edman M, Jönsson M, Jonsson BG (2007) Fungi and wind strongly influence the temporal availability of logs in an old-growth spruce forest. Ecological Applications, 17:482-490

Elton CS (1966) The pattern of animal communities. Mathuen & Co. Ltd, London (川那部 浩哉, 遠藤 彰, 江崎 保男訳. 動物群集の様式. 思索社, 東京)

Enrong Y, Xihua W, Jianjun H (2006) Concept and classification of coarse woody debris in forest ecosystems. Frontiers of Biology in China, 1:76-84

Evans AM, Clinton PW, Allen RB, Frampton CM (2003) The influence of logs on the spatial distribution of litter-dwelling invertebrates and forest floor processes in New Zealand forests. Forest Ecology and Management, 184:251-262

Farris KL, Huss MJ, Zack S (2004) The role of foraging woodpeckers in the decomposition of Ponderosa Pine snags. The Condor 106:50-59

Franklin JF, Shugart HH, Harmon ME (1987) Tree death as an ecological process. BioScience, 37:550-556

Fukami T, Dickie IA, Wilkie JP, Paulus BC, Park D, Roberts A, Buchanan PK, Allen RB (2010) Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities. Ecology Letters, 13:675-684

Fukasawa Y (2012) Effects of wood decomposer fungi on tree seedling establishment on coarse woody debris. Forest Ecology and Management, 266:232-238

深澤 遊 (2013) 木材腐朽菌による材の腐朽型が枯死木に生息する生物群集に与える影響. 日本生態学会誌, 63:311-325

Fukasawa Y, Osono, T, Takeda H (2009) Microfungus communites of Japanese beech logs at different stages of decay in a cool temperate deciduous forest. Canadian Journal of Forest Research, 39:1606-1614

二井 一禎, 肘井 直樹 (2000) 森林微生物生態学. 朝倉書店, 東京

二井 一禎, 竹内 祐子, 山崎 理正 (編) (2012) 微生物生態学への招待. 京都大学学術出版会, 京都

Gibb H, Pettersson RB, Hjältén J, Hilszczański J, Ball JP, Johansson T, Atlegrim O, Danell K (2006) Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. Biological Conservation, 129:437-450

Harmon ME, Franklin JF (1989) Tree seedling on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington. Ecology, 70:48-59

Harmon ME, Krankina ON, Sexton J (2000) Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. Canadian Journal of Forest Research, 30:76-84

Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkaemper GW, Cromack Jr K, Cummins KW (1986) Ecology of coarse woody debris. Advances in Ecological

Research, 15:133-302
Hattori T (2005) Diversity of wood-inhabiting polypores in temperate forests with different vegetation types in Japan. Fungal Diversity, 18:73-88
Heilmann-Clausen J (2001) A gradient analysis of communities of macrofungi and slime moulds on decaying beech logs. Mycological Research, 105:575-596
Heilmann-Clausen J, Aude E, Christensen M (2005) Cryptogam communities on decaying deciduous wood — does tree species diversity matter? Biodiversity and Conservation, 14:2061-2078
Hövemeyer K, Schauermann J (2003) Succession of Diptera on dead beech wood: a 10-year study. Pedobiologia, 47:61-75
井上 太樹, 飯島 勇人 (2013) 倒木上での樹木の更新における蘚苔類群集の影響. 日本生態学会誌, 63:341-348
Jabin M, Mohr D, Kappes H, Topp W (2004) Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak-beech forest. Forest Ecology and Management, 194:61-69
Johansson T, Gibb H, Hjalten J, Pettersson RB (2007) The effects of substrate manipulations and forest management on predators of saproxylic beetles. Forest Ecology and Management, 242:518-529
Junninen K, Penttilä R, Martikainen P (2007) Fallen retention aspen trees on clear-cuts can be important habitats for red-listed polypores: a case study in Finland. Biodiversity and Conservation, 16:475-490
Junninen K, Similä M, Kouki J, Kotiranta H (2006) Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. Ecography, 29:75-83
Karjalainen L, Kuuluvainen T (2002) Amount and diversity of coarse woody debris within a boreal forest landscape dominated by *Pinus sylvestris* in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. Silva Fennica, 36:147-167
Kato J, Hayashi I (2006) Quantitative analysis of a stand of *Pinus densiflora* undergoing succession to *Quercus mongolica* ssp. *crispura*: I. A 31-year record of growth and population dynamics of the canopy trees. Ecological Research, 21:503-509
Kebli H, Drouin P, Brais S, Kernaghan G (2011) Species composition of saproxylic fungal communities on decaying logs in the boreal forest. Microbial Ecology, 61:898-910
Kirby KJ,. Reid CM, Thomas RC, Goldsmith FB (1998) Preliminary estimates of fallen dead wood and standing dead trees in managed and unmanaged forests in Britain. Journal of Applied Ecology, 35:148-155
Komonen A, Penttila R, Lindgren M, Hanski I (2000) Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. Oikos, 90:119-126
小高 信彦 (2013) 木材腐朽プロセスと樹洞を巡る生物間相互作用：樹洞営巣網の構築に向けて. 日本生態学会誌, 63:349-360
Kruys N, Fries D, Jonsson BG, Lämås T, Ståhl G (1999) Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. Canadian Journal of Forest Research, 29:178-186
Kueppers LM, Southon J, Baer P, Harte J (2004) Dead wood biomass and turnover time, measured by radiocarbon, along a subalpine elevation gradient. Oecologia, 141:641-651
Larson AJ, Franklin JF (2010) The tree mortality regime in temperate old-growth coniferous forests: the role of physical damage. Canadian Journal of Forest Research, 40:2091-2103
Lian C, Goto S, Kubo T, Takahashi Y, Nakagawa M, Hogetsu T (2008) Nuclear and chloroplast microsatellite analysis of *Abies sachalinensis* regeneration on fallen logs in a subboreal forest in Hokkaido, Japan. Molecular Ecology 17:2948-2962
Lõhmus A (2011) Aspen-inhabiting Aphyllophoroid fungi in a managed forest landscape in Estonia. Scandinavian Journal of Forest Research, 26:212-220
Lönnell N, Hylander K, Jonsson BG, Sundberg S (2012) The fate of the missing spores — patterns of realized dispersal beyond the closest vicinity of a sporulating moss. PLoS ONE, 7:e41987
Lumley TC, Gignac LD, Currah RS (2001) Microfungus communities of white spruce and trembling aspen logs and different stages of decay in disturbed and undisturbed sites in the boreal mixedwood region of Alberta. Canadian Journal of Botany, 79:76-92
MacArthur R (1955) Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. Ecology, 36:533-536
Mackensen J, Bauhus J, Webber E (2003) Decomposition rates of coarse woody debris: a review with particular emphasis on Australian tree species. Australian Journal of Botany, 51:27-37
Martin K, Eadie JM (1999) Nest webs: a community-wide approach to the management and conservation of cavity-nesting forest birds. Forest Ecology and Management, 115:243-257
May RM (1972) Will a large complex system be stable? Nature, 238:413-414
McGee GG (2000) The contribution of beech bark disease-induced mortality to coarse woody debris loads in northern hardwood stands of Adirondack Park, New York, U.S.A. Canadian Journal of Forest Research, 30:1453-1462
Mori A, Mizumachi E, Osono T, Doi Y (2004) Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. Forest Ecology and Management, 196:287-297
Mota MM, Vieira P (2008) Pine wilt disease: a worldwide threat to forest ecosystems. Springer
Mougi A, Kondoh M (2012) Diversity of interaction types and ecological community stability. Science, 337:349-351
Narukawa Y, Iida S, Tanouchi H, Abe S, Yamamoto S-I (2003) State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old growth forests in Japan. Ecological Research, 18:267-277
Nascimbene J, Marini L, Caniglia G, Cester D, Nimis PL

(2008) Lichen diversity on stumps in relation to wood decay in subalpine forests of Northern Italy. Biodiversity and Conservation, 17:2661-2670

Neutel AM, Heesterbeek, JAP, de Ruiter PC (2002) Stability in real food webs: weak links in long loops. Science, 296:1120-1123

Neutel AM, Heesterbeek JAP, van de Koppel J, Hoenderboom G, Vos A, Kaldeway C, Berendse F, de Ruiter PC (2007) Reconciling complexity with stability in naturally assembling food webs. Nature, 449:599-602

Ódor P, Heilmann-Clausen J, Christensen M, Aude E, van Dort KW, Piltaver A, Siller I, Veerkamp MT, Walleyn R, Standovár T, van Hees AFM, Kosec J, Matočec N, Kraigher H, Grebenc T (2006) Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. Biological Conservation, 131:58-71

Ohgushi T (2005) Indirect interaction webs: Herbivore-induced effects through trait change in plants. Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics, 36:81-105

Økland B, Bakke A, Hågvar S, Kvamme T (1996) What factors influence the diversity of saproxylic beetles? a multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. Biodiversity and Conservation, 5:75-100

Paine RT (1992) Food-web analysis through field measurements of per capita interaction strength. Nature, 355:73-75

Papaik MJ, Canham CD (2006) Species resistance and community response to wind disturbance regimes in northern temperate forests. Journal of Ecology, 94:1011-1026

Pentillä R, Lindgren M, Miettinen O, Rita H, Hanski I (2006) Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales. Oikos, 114:225-240

Polis GA (1999) Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. Oikos, 86:3-15

Rayner ADM, Boddy L (1988) Fungal decomposition of wood. Wiley, Chichester

Rojas C, Valverde R, Stephenson SL, Vargas MJ (2010) Ecological patterns of Costa Rican myxomycetes. Fungal Ecology, 3:139-147

Rooney N, McCann KS (2012) Integrating food web diversity, structure and stability. Trends in Ecology and Evolution, 27:40-46

Rouvinen S, Kuuluvainen T (2001) Amount and spatial distribution of standing and downed dead trees in two areas of different fire history in a Boreal Scots Pine Forest. Ecological Bulletines, 49:115-127

佐橋 憲生 (2004) 菌類の森. 東海大学出版会, 神奈川

Schmitz OJ (2010) Resolving ecosystem complexity. Princeton University Press, Princeton

Spano SD, Jurgensen MF, Larsen MJ, Harvey AE (1982) Nitrogen-fixing bacteria in Douglas-fir residue decayed by *Fomitopsis pinicola*. Plant and Soil, 68:117-123

Stenlid J, Gustafsson M (2001) Are rare wood decay fungi threatened by inability to spread? Ecological Bulletins, 49:85-91

Stephenson SL, Schnittler M, Novozhilov YK (2008) Myxomycete diversity and distribution from the fossil record to the present. Biodiversity and Conservation, 17:285-301

Stokland JN, Larsson K-H (2011) Legacies from natural forest dynamics: different effects of forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests. Forest Ecology and Management, 261:1707-1721

Stokland JN, Siitonen J, Gunnar Jonsson B (2012) Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge

高橋 和成, 山本 幸憲 (2002) 御嶽山の亜高山帯針葉樹林における変形菌類の季節的な発生と着生基物の特徴. 倉敷市立自然史博物館研究報告, 17:1-8

Tanaka H, Shibata M, Nakashizuka T (1997) A mechanistic approach for evaluating the role of wind dispersal in tree population dynamics. Journal of Sustainable Forestry, 6:155-174

Tedersoo L, Gates G, Dunk CW, Lebel T, May TW, Kõljalg U, Jairus T (2009) Establishment of ectomycorrhizal fungal community on isolated *Nothofagus cunninghamii* seedlings regenerating on dead wood in Australian wet temperate forests: does fruit-body type matter? Mycorrhiza, 19:403-416

Todd BD, Andrews KM (2008) Response of a reptile guild to forest harvesting. Conservation Biology, 22:753-761

Verhoef HA, Morin PJ (2010) Community ecology: Processes, models, and applications. Oxford University Press, Oxford

Weslien J, Djupstrom LB, Schroeder M, Widenfalk O (2011) Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. Journal of Animal Ecology, 80:1155-1162

World Wildlife Fund (WWF) (2004) Deadwood - Living forest. The importance of veteran trees and deadwood to biodiversity. WWF report, Switzerland

山下 聡 (2013) 木材腐朽性担子菌類と菌食性昆虫の生物間相互作用—胞子分散における昆虫の役割—. 日本生態学会誌, 63:327-340

Yamashita S, Hattori T, Abe H (2010) Host preference and species richness of wood-inhabiting aphyllophoraceous fungi in a cool temperate area of Japan. Mycologia, 102:11-19

Yamashita S, Hattori T, Tanaka H (2012) Changes in community structure of wood-inhabiting aphyllophoraceous fungi after clear-cutting in a cool temperate zone of Japan: planted conifer forest vs. broad-leaved secondary forest. Forest Ecology and Management, 283:27-34

Yamashita S, Hattori T, Momose K, Nakagawa M, Aiba M, Nakashizuka T (2008) Effects of forest use on aphyllophoraceous fungal community structure in Sarawak, Malaysia. Biotropica, 40:354-362