北関東における落葉採取林と未採取林のオサムシ科甲虫群集

佐藤 里沙^{1,4}・逢沢 峰昭^{*1}・久保田 耕平²・渋谷 園実³・大久保 達弘¹

栃木県茂木町の毎年落葉採取が行われている広葉樹二次林と未採取の林において、オサムシ科甲虫群集の多様性と群集組成を調べた。落葉採取の有・無しの各3林分にそれぞれ1プロットを設置して、2012年5月～11月の月1回、1プロット当たり15個のピットフォールトラップを3日間設置してオサムシ科甲虫を捕獲した。また各プロットの環境要因（ A_0 層厚、ササ量、開空度など）およびミミズ密度を調査した。その結果、落葉採取の有無によって林床環境に明確な違いがみられたが、オサムシ科甲虫の種多様性や群集組成に大きな差異はみられなかった。

キーワード：落葉広葉樹林、群集組成、歩行性甲虫、リター層、種多様性

Risa Sato,^{1,4} Mineaki Aizawa,^{*1} Kôhei Kubota,² Sonomi Shibuya,³ Tatsuhiro Ohkubo¹ (2014) Carabid Beetle Assemblages in Secondary Deciduous Broad-leaved Forests with or without Litter Removal in Northern Kanto. *J Jpn For Soc* 96: 141–145 We investigated the species diversity and composition of carabid beetle assemblages in secondary deciduous broad-leaved forests in which litter is or is not removed annually to make compost in Motegi, Tochigi Prefecture, northern Kanto. The census for carabid beetles was conducted once a month from May to November in 2012, using 15 pitfall traps per plot, in three litter removal plots and three non-litter removal plots. Environmental factors (*e.g.*, litter thickness, dominance of dwarf bamboo, and mean openness) and the density of earthworms were also measured in each plot. The environment of the forest floor was obviously different between the forests with or without litter removal. However, no clear differences in the diversity and community composition of carabid beetles were found between the forest floor treatments.

Key words: community composition, deciduous broad-leaved forest, ground beetle, litter layer, species diversity

I. はじめに

関東地方にみられるコナラやクスギを主体とした落葉広葉樹二次林は、薪炭材生産、落葉採取、シイタケ原木生産のための定期的な伐採が行われ、萌芽更新によって維持されてきた。このような森林は、農林業のための生産の場として、里山を構成する森林の中で地域の人間生活と結びついて重要な位置を占めてきた。一方で、これらの伐採や落葉採取といった人為的攪乱は、生物多様性を保つ上でも重要な役割を果たしてきたと考えられており、近年、このような落葉広葉樹二次林のもつ生物多様性保全の機能の重要性が再評価されている（日本の里山・里海評価 2010）。

オサムシ科甲虫 Carabidae とは、甲虫目 Coleoptera オサムシ亜目 Adephaga に属する昆虫である。オサムシ科甲虫は個体数や種数が豊富であるうえ、環境の変化に対して敏感に反応することから、その群集構造と生育環境との関係について、オサムシ科甲虫種の森林性、草地性といった種の出現場所の類型化（Niemelä *et al.* 1992；Ishitani *et al.* 2003）、落葉採取、下刈り、除伐および伐採などの森林施業と群集組成との関係（Butterfield 1977；Niemelä *et al.*

1993；Werner and Raffa 2000；Magura *et al.* 2003；Osawa *et al.* 2005；谷脇ら 2005；籠ら 2013）など様々な視点からの研究が行われてきた。

落葉採取のオサムシ科甲虫への影響については、リター層の存在はオサムシ科甲虫の個体数や多様性を高める効果をもつという報告（Koivula *et al.* 1999；Magura *et al.* 2000；松本 2008）がある一方で、ほとんど影響がみられないとの報告（Magura *et al.* 2005；Shibuya *et al.* 2008）もある。このように、落葉採取がオサムシ科甲虫群集に及ぼす影響については一致した見解をみない。そこで、本研究では、落葉採取が林床環境の変化を通して、オサムシ科甲虫の多様性および群集組成に与える影響を評価するための第一歩として、落葉採取が毎年行われている地域の広葉樹二次林において、ピットフォールトラップを用いてその群集構造を調べた。

II. 調査地および方法

1. 調査地概要

栃木県芳賀郡茂木町は、栃木県南東部、八溝山地の中部に位置する、64%を山林が占める中山間地域である。こ

*連絡先著者（Corresponding author）E-mail: aizawam@cc.utsunomiya-u.ac.jp

¹ 宇都宮大学農学部森林科学科 〒321-8505 栃木県宇都宮市峰町 350 (Department of Forest Science, Faculty of Agriculture, Utsunomiya University, 350 Mine-machi, Utsunomiya, Tochigi 321-8505, Japan)

² 東京大学大学院農学生命科学研究科森林科学専攻 〒113-8657 東京都文京区弥生 1-1-1 (Department of Forest Science, Graduate School of Agricultural Life Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan)

³ 東京大学大学院新領域創成科学研究科自然環境学専攻 〒277-8563 千葉県柏市柏の葉 5-1-5 (Department of Natural Environmental Sciences, Graduate School of Frontier Sciences, The University of Tokyo, 5-1-5 Kashiwanoha, Kashiwa, Chiba 277-8563, Japan)

⁴ 現在：一般社団法人日本森林技術協会 〒102-0085 東京都千代田区六番町 7 (Japan Forest Technology Association, 7 Rokuban-cho, Chiyoda-ku, Tokyo 102-0085, Japan)

(2013年10月14日受付、2014年3月11日受理)

れら森林の多くはコナラやクヌギ等の落葉広葉樹からなる二次林であり、明治時代以降、薪炭や葉タバコの栽培時に用いる腐葉土の生産に利用されてきた。特に茂木町北部では地形的な要因により、反収の高い葉タバコが重要な現金収入源であったため、用材生産を目的とした針葉樹人工林への転換が進まず、現在もクヌギ・コナラを主とする広葉樹林に覆われている。たばこ生産公社の撤退後、一時は落葉採取施業が衰退したものの、2003年4月より「茂木町有機物リサイクルセンター美土里館」が稼働を開始し、落葉を原料とする良質な堆肥が生産されるようになり、森林所有者や地域住民によって再び落葉採取が行われるようになった。落葉採取はおよそ80haの山林で行われている(矢野 2010)。

2. 調査プロット

同町の森林所有者を対象とした聞き取り調査を基に、各調査地として、落葉採取の行われている林分(LR)と行われていない林分(NLR)を選定した。そして、同町の大畑地区のコナラ優占林〔平均胸高直径(DBH)34.6cm〕LR1に1プロット、大瀬地区のクヌギ優占林LR2(平均DBH18.6cm)とコナラ優占林NLR1(平均DBH33.2cm)に各1プロット、鎌倉山のコナラ・シラカシ林NLR2(平均DBH14.4cm)、広葉樹林NLR3(平均DBH21.7cm)

およびコナラ優占林LR3(平均DBH17.9cm)に合計6プロットを設置した(図-1)。ここでは、落葉採取は、通常、11月から3月の農閑期に1回行われる。落葉は、事前にカマや草刈り機などで下刈りをした後に、熊手を用いて集められる。落葉採取の行われている林分では、少なくとも0.1~0.2ha以上の規模で林分全体にわたって落葉採取が行われている。

3. 調査方法

1) 地表徘徊性甲虫相調査

オサムシ科甲虫の捕獲にはピットフォールトラップ法を用いた。トラップは環境省自然環境局生物多様センター(2010)を参考に、各プロットにサブプロットを15~20m間隔で3地点選定し、その中心点に1個、およびその中心点から四方向に2m離れた地点に4個、合計5個のトラップを設置した(計15個)。捕獲容器にはプラスチックカップ(口径9cm、高さ14cm)を使用し、誘引用餌・保存液等は用いなかった。調査は2012年の5月~11月の各月1回行った。設置期間は3日間とし、毎回、設置と撤収を行った。3日後に落下したオサムシ科甲虫をすべて回収して研究室に持ち帰り、酢酸エチルを用いて殺虫し、上野ら(1985)を基に同定を行った。なお、幼虫や同定不能であった破損個体はデータから除いた。

図-1. 調査プロット位置図

Maps of the plots in this study.

LR, annual litter removal plot; NLR, non-litter removal plot.

2) 環境要因調査

2012年8月に環境要因調査を行った。植生調査として、サブプロットの中心点から四方向に設置されたトラップを四隅とした方形区内の林床の草本層（高さ50 cm以下）被度（%）を記録した。また、この方形区内に1×1 mの枠を一つ設置し、枠内のササの最大自然高（m）、被度（%）を測定し、これらの積を100で割った値をササ量（m³）とした。光環境については、各サブプロットにおいてデジタルカメラ（COOLPIX 995, Nikon）と魚眼レンズ（FC-E8, Nikon）を用いて地上高30 cmで全天空写真を撮影し、全天空写真解析ソフトCanopOn 2.03（竹中 2009）を用いて平均開空度（%）を算出した。A₀（リター）層厚については各プロットのトラップを設置した15点付近のA₀層厚をメジャーで測定した。また、同15地点付近において、A₀層を除去し、長さ60 mmのプロープ（ThetaProbe ML2x, Delta-T device Ltd.）を装着した水分計（HH2 Moisture Meter, Delta-T device Ltd.）を用いてA層の土壌水分率（体積含水率；%）を測定した。

3) ミミズ密度調査

オサムシ科甲虫の餌環境を評価するために、ミミズの密度調査を行った。各サブプロット内に50×50 cmコドラート一つを設置し、A₀層と深さ10 cmまでのA層の土壌を掘り取り、ハンドソーティング法によりミミズを採取し、個体数を数えた。さらに土壌摘出後の穴内にマスタード水溶液を散布（横浜国立大学・金子、私信）し、新たに土壌中から出てきたミミズも採取し、総数をカウントした。

4. データ解析

1) 落葉採取の有無による環境要因とオサムシ科甲虫相の多様性

各環境要因およびミミズ密度について、各プロットの平均値（N=3）を各サブプロットで得られた値（A₀層厚と土壌水分率については15点の平均値）を用いて求めた。また、オサムシ科甲虫の捕獲個体数、捕獲種数およびSimpson多様度指数（Pielou 1969；式(1)）を求めた。

$$\text{Simpson 多様度指数} = 1 - \sum \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \quad (1)$$

ここで、 n_i は種*i*の個体数、 N は捕獲総個体数である。

本研究では、落葉採取の有無が各環境要因やオサムシ科甲虫の多様性指標に与える影響の評価は、一般化線形モデル（GLM）と赤池情報量基準（AIC）によるモデル選択によって行った。すなわち、当該項目（環境要因や多様性指標）において、落葉採取有りと無しとの2グループに分けた場合と、分けずに一つのグループにした場合を説明変数とし、それぞれの説明変数に対して、当該項目の値を応答変数とした二つのモデルを構築し、AICの低いモデルを選択した。なお、応答変数の従う確率分布は、捕獲個体数は負の二項分布、捕獲種数はポアソン分布、Simpson多様度指数および環境要因値はガンマ分布とした。また、リンク関数は、負の二項分布とポアソン分布はlog、ガンマ分布は

逆数とした。また、ミミズ密度が0のプロットについては、便宜上 1.0×10^{-10} として計算した。解析はR ver. 2.15.2（R Core Team, 2012）のglm関数およびMASSパッケージ（Ripley *et al.* 2013）中のglm.nb関数を用いた。

落葉採取の有無によるオサムシ科甲虫群集の種組成の差異は、各プロット間のBray-Curtisの非類似度を基にした主座標分析（PCO）を用いて評価した。PCOは、線形的な種の反応を仮定した序列化法であり、除歪度対応分析（DCA）の第1軸のgradient length値が小さく（本研究データでは0.668 SD）、ゼロ項を多く含む群集データを解析する際により有効な方法である（ter Braack and Prentice 1988；小林 1995）。なお、非類似度の算出にはRのveganパッケージ（Oksanen *et al.* 2013）中のvegdist関数を用いた。PCOにはlabdsvパッケージ（Roberts 2013）中のpco関数を用いた。

III. 結 果

オサムシ科甲虫の総捕獲種数は22種、総捕獲数は4,395頭であった（表-1）。落葉採取の有無別のオサムシ科甲虫の捕獲個体数、捕獲種数およびSimpson多様度指数、および環境要因を表-2に示した。落葉採取有のプロットのA₀層厚は0.0~1.3 cmと落葉採取無の3.5~5.8 cmに比べて明らかに小さかった。また、ササ量も落葉採取有のプロットで0.01~0.29 m³と落葉採取無の1.07~2.03 m³に比べて約4~200倍近く異なっていた。開空度（%）は落葉採取有のプロットでやや高い傾向がみられた。GLM解析によって得られたAIC値を表-2に示した。環境要因のうち、A₀層厚、ササ量および開空度において、落葉採取の有無で二つに分けたモデルが採用された。捕獲個体数、捕獲種数、Simpson多様度指数、草本層被度、土壌水分率およびミミズ密度においては、落葉採取の有無で分けないモデルが採用された。

PCOの結果、第1軸と第2軸の寄与率は67.55%と21.31%であり、この2軸によって、データのもつ情報量の約9割が説明可能であった。しかし、落葉採取の有無によって特定の領域に各プロットが座標づけられることはなかった（図-2）。

IV. 考 察

本研究の結果、落葉採取の有無で、A₀層厚、ササ量および開空度に大きな違いがみられた。これは、A₀層の採取に先だって、下刈りがなされるため、ササ量が減少し、それにもなると地表面が明るくなったためと考えられる。このように落葉採取の有無によって明らかな林床環境の差異がみられたにもかかわらず、オサムシ科甲虫の捕獲個体数、捕獲種数、Simpson多様度指数や種組成に顕著な違いがみられなかったことから、落葉採取に対するオサムシ科甲虫群集の反応は穏やかと考えられる。

リター層の存在に対するオサムシ科甲虫の反応は、種の嗜好する生息場所タイプによって異なる（Koivula *et al.*

表-1. 本調査地における捕獲したオサムシ科甲虫の群集組成

Community composition of carabid beetles captured in the litter removal (LR) and non-litter removal (NLR) plots.

Species	Japanese name	LR 1	LR 2	LR 3	NLR 1	NLR 2	NLR 3	Total
<i>Carabus albrectii tsukubanus</i> Takami & Ishikawa	クロオサムシ	334	257	112	292	303	556	1854
<i>Synuchus cycloderus</i> (Bates)	クロツヤヒラタゴミムシ	241	485	114	309	342	270	1761
<i>Synuchus nitidus</i> (Motschulsky)	オオクロツヤヒラタゴミムシ	35	69	7	31	65	35	242
<i>Synuchus arcuaticollis</i> (Motschulsky)	マルガタツヤヒラタゴミムシ	14	39	3	13	120	12	201
<i>Chlaenius naeviger</i> Morawitz	アトボシアオゴミムシ	8	26	24	9	14	16	97
<i>Synuchus melantho</i> (Bates)	コクロツヤヒラタゴミムシ	—	—	—	—	70	21	91
<i>Leptocarabu arboreus paxilis</i> (Nakane)	キタクロナガオサムシ	1	10	12	3	11	6	43
<i>Synuchus dulcigradus</i> (Bates)	ヒメツヤヒラタゴミムシ	2	—	10	—	25	—	37
<i>Macrochlaenius costiger</i> (Chaudoir)	スジアオゴミムシ	8	2	7	—	1	—	18
<i>Leptocarabus procerulus</i> (Chaudoir)	クロナガオサムシ	1	5	2	—	2	1	11
<i>Carabus insulicola kantoensis</i> Ishikawa & Ujiie	アオオサムシ	6	—	1	2	—	—	9
<i>Pterostichus polygenus</i> Bates	ニッコウヒメナガゴミムシ	—	—	—	—	6	—	6
<i>Pterostichus yoritomus</i> Bates	ヨリトモナガゴミムシ	—	—	4	—	1	—	5
<i>Chlaenius micans</i> (Fabricius)	オオアトボシアオゴミムシ	1	3	—	—	1	—	5
<i>Chlaenius hamifer</i> Chaudoir	アトワオゴミムシ	1	2	—	1	—	—	4
<i>Anisodactylus tricuspidatus</i> Morawitz	ヒメゴミムシ	—	3	—	—	—	—	3
<i>Pterostichus microcephalus</i> (Motschulsky)	コガシラナガゴミムシ	—	—	2	—	1	—	3
<i>Planetes puncticeps</i> Andrewes	フタホシスジバネゴミムシ	—	—	1	—	—	—	1
<i>Harpalus griseus</i> (Panzer)	ケウスゴモクムシ	—	—	—	1	—	—	1
<i>Harpalus sinicus</i> Hope	ウスアカクロゴモクムシ	—	—	1	—	—	—	1
<i>Damaster blaptoides oxuroides</i> Shaum	マイマイカブリ	—	—	—	1	—	—	1
<i>Pterostichus yamizonus</i> Sasakawa	ヤミゾオオズナガゴミムシ	—	1	—	—	—	—	1
Total		652	902	300	662	962	917	4395

表-2. 落葉採取有り・無しの各プロットにおけるオサムシ科甲虫の捕獲個体数、種数、Simpson 多様度指数、環境要因の平均値、および一般化線形モデル解析で得られた赤池情報量基準 (AIC)

The numbers of individuals and species for carabid beetles captured, Simpson's index of diversity for the beetles, mean values of environmental factors in the litter removal (LR) and non-litter removal (NLR) plots, and Akaike's information criteria (AIC) obtained from generalized linear models.

	LR 1	LR 2	LR 3	NLR 1	NLR 2	NLR 3	AIC*	
							A	B
Species diversity indices								
No. of individuals captured	652	902	300	662	962	917	88.2	87.5
No. of species captured	12	12	15	10	14	8	33.0	30.7
Simpson's index of diversity (1-λ)	0.60	0.62	0.71	0.59	0.75	0.54	-8.8	-10.7
Environmental factors**								
Litter thickness (cm)	0.0±0.1	0.1±0.1	1.3±0.8	5.8±1.6	4.1±0.8	3.5±0.4	22.4	25.1
Dominance of dwarf bamboo (m³)	0.01±0.01	0.02±0.01	0.29±0.25	2.03±1.09	1.07±0.47	1.83±1.37	7.6	12.1
Coverage of herb layer (%)	15±13	30±23	65±30	10±9	67±13	13±6	58.7	56.8
Mean openness (%)	12.4±1.7	11.5±0.4	11.1±0.2	9.9±1.6	9.3±1.8	8.7±1.5	15.0	23.8
Soil moisture (%)	17.8±0.6	22.5±2.2	33.3±4.0	19.9±3.4	19.5±1.6	23.7±4.6	40.6	39.5
No. of earthworms	5±5	0±0	2±1	11±11	1±1	2±2	5.0	3.1

*A and B, AIC values obtained from model partitioning LR and NLR and model lumping LR with NLR, respectively; **Means ± standard deviations (N=3) were shown.

1999; Magura *et al.* 2005)。生息場所ジェネラリスト (Niemelä *et al.* 1992) はリター層の厚い環境への適応性が低い
ため、リター層が厚くなると個体数が減少する一方で、森林性種の個体数は増加するとされる。本研究における優占
10 種はいずれも森林性種 (石谷 1996; Fujita *et al.* 2008; 松本 2008; 岡田・須田 2012) と考えられ、落葉採取の有
無によって個体数や多様性に大きな違いが生じなかった理由を、森林性種の割合が低いことによって説明することは
難しい。Shibuya *et al.* (2008) は、放置された落葉広葉樹
二次林での複数年にわたる調査の結果、いずれの年におい

てもリター除去がオサムシ科甲虫の群集組成に影響を及ぼ
さないことを示した。そして、その理由として、同一林分
内に処理区を設けたため、プロット間の距離が近く、オサ
ムシ科甲虫の移動が可能であったことを挙げている。本研
究の調査地域では、落葉採取林分と未採取林分がモザイク
状にみられ、本研究の落葉採取有プロットはいずれも未採
取林分と隣接していた。したがって、オサムシ科甲虫の移
動によって群集組成や多様性に大きな違いがみられなかつ
た可能性はある。また、本研究における、オサムシ科甲虫
の主要な餌の一つと考えられるミミズ密度に、落葉採取の

図-2. 落葉採取有り・無しの各プロット間の非類似度に基づいたオサムシ科甲虫群集の主座標分析の結果

A plot of PCO (principal coordinate analysis) for carabid beetle assemblages based on the Bray-Curtis dissimilarity among the litter removal (LR) and non-litter removal (NLR) plots.

有無で大きな違いはみられなかった(表-2)。オサムシ科甲虫の捕獲頭数と餌量は正の相関をもつとの報告(Magura *et al.* 2005)もあることから、両処理区間で餌量に違いがないことも関係している可能性がある。

本研究では、落葉採取の有無によるオサムシ科甲虫群集の多様性や種組成の顕著な違いはみられなかったが、今後、各処理区のプロット数を増すことで、多様性や種組成の微妙な差の検出や、落葉採取の有無に反応する種の特定が可能になるかもしれない。

本研究を行うにあたり、茂木町の森林所有者の方々より調査地利用のご許可をいただいた。宇都宮大学農学部生物生産科学科高橋滋講師より標本の作製法についてご教示いただいた。横浜国立大学大学院環境情報研究院の金子信博教授より、ミミズの調査方法についてご教示いただいた。現地調査にあたっては同学部森林科学科森林生態学・育林学研究室OBの小池良輔氏をはじめ、同研究室の皆様のご協力をいただいた。本原稿を作成するに当たり、査読者の方々よりたくさん大変有益なコメントをいただいた。以上の方々に心より御礼申し上げます。

引用文献

- Butterfield J (1997) Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations. *Ecography* 20: 614-625
- Fujita A, Maeto K, Kagawa Y, Ito N (2008) Effects of forest fragmentation on species richness and composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Brachinidae) in urban landscapes. *Entomol Sci* 11: 39-48
- 石谷正字 (1996) 環境指標としてのゴミムシ類(甲虫目: オサムシ上科, ホソクビゴミムシ科)に関する生態学的研究. 比和科学博物館研究報告 34: 1-110
- Ishitani M, Kotze DJ, Niemelä J (2003) Changes in carabid beetle assemblages across an urban-rural gradient in Japan. *Ecography* 26: 481-489
- 籠 洋・横川昌史・藤澤貴弘・野間直彦 (2013) 犬上川河辺林に

- おけるタケの伐採が地表性甲虫(オサムシ科)の種多様性と群集構造に与える影響. *昆虫(ニューシリーズ)* 16: 87-96
- 環境省自然環境局生物多様性センター (2010) モニタリング1000 森林・草原調査 地表徘徊性甲虫マニュアル. 環境省重要生態系監視地域モニタリング推進事業 http://www.biodic.go.jp/moni1000/manual/pitfall_ver2.pdf (2013年2月22日取得)
- 小林四郎 (1995) 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房
- Koivula M, Punttila P, Haila Y, Niemelä J (1999) Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography* 22: 424-435
- Magura T, Tóthmérész B, Bördán Zs (2000) Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biol Conserv* 93: 95-102
- Magura T, Tóthmérész B, Elek Z (2003) Diversity and composition of carabids during a forest cycle. *Biodivers Conserv* 12: 73-85
- Magura T, Tóthmérész B, Elek Z (2005) Impacts of leaf-litter addition on carabids in a conifer plantation. *Biodivers Conserv* 14: 475-491
- 松本和馬 (2008) 里山林の管理とゴミムシ群集. *昆虫と自然* 43: 20-26
- Niemelä J, Spence JR, Spence DH (1992) Habitat associations and seasonal activity of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in central Alberta. *Can Entomol* 124: 521-540
- Niemelä J, Langor D, Spence JR (1993) Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Western Canada. *Conserv Biol* 7: 551-561
- 日本の里山・里海評価 (2010) 里山・里海の生態系と人間の福利: 日本の社会生態学的生産ランドスケープ概要板一. 国際連合大学
- 岡田拓也・須田知樹 (2012) 栃木県奥日光における林床環境の違いがオサムシ科甲虫の群集構造に与える影響. *地球環境研究* 14: 1-6
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H (2013) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-7. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan> (2013年12月9日取得)
- Osawa N, Terai A, Hirata K, Nakanishi A, Makino A, Sakai S, Sibata S (2005) Logging impacts on forest carabid assemblages in Japan. *Can J For Res* 35: 2698-2708
- Pielou EC (1969) *An introduction to mathematical ecology*. Wiley
- R Core Team (2012) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing <http://www.R-project.org/> (2013年12月9日取得)
- Ripley B, Venables B, Bates DM, Hornik K, Gebhardt A, Firth D (2013) *MASS: functions and datasets to support Venables and Ripley, 'Modern Applied Statistics with S'*. R package version 7.3-29. <http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/> (2014年1月17日取得)
- Roberts DW (2013) *labdsv: ordination and multivariate analysis for ecology*. R package version 1.6-1. <http://ecology.msu.montana.edu/labdsv/R> (2014年1月17日取得)
- Shibuya S, Kubota K, Ohsawa M (2008) Effects of small-scale management on biodiversity of an abandoned coppice forest in Japan: a case study on vegetation regeneration and ground beetle community. *Web Ecol* 8: 116-124
- 竹中明夫 (2009) <http://takenaka-akio.org/etc/canopon2/index.html> (2013年2月22日取得)
- 谷脇 徹・久野春子・岸 洋一 (2005) 都市近郊林の林床管理区および短期・長期放置区における地表性甲虫相の比較. *日緑工誌* 31: 260-268
- ter Braak, C.J.F., Prentice IC (1988) A theory of gradient analysis. *Advan Ecol Res* 18: 271-317
- 上野俊一・黒澤良彦・佐藤正孝 (1985) 原色日本甲虫図鑑1. 保育社
- Werner SM, Raffa KF (2000) Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region. *Forest Ecol Manage* 139: 135-155
- 矢野健司 (2010) 栃木県茂木町: 地域資源の堆肥化による取り組み. *日本エネルギー学会誌* 89: 118-121