

# 林冠生物学におけるツリークライミングの適用と展望

誌名	日本生態學會誌
ISSN	00215007
著者名	中西,晃 東,若菜 田中,美澄枝 宮崎,祐子 乾,陽子
発行元	日本生態学会暫定事務局
巻/号	68巻2号
掲載ページ	p. 125-139
発行年月	2018年7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





総説

## 林冠生物学におけるツリークライミングの適用と展望

中西 晃<sup>1,2</sup>・東 若菜<sup>1\*</sup>・田中 美澄枝<sup>1</sup>・宮崎 祐子<sup>3</sup>・乾 陽子<sup>4</sup>

<sup>1</sup> 京都大学農学研究科

<sup>2</sup> 琉球大学亜熱帯フィールド科学教育研究センター

<sup>3</sup> 岡山大学大学院環境生命科学研究科

<sup>4</sup> 大阪教育大学教養学科

The opportunities and challenges of applying tree climbing techniques as a canopy access method in canopy biology

Akira Nakanishi<sup>1,2</sup>, Wakana Azuma<sup>1\*</sup>, Mizue Tanaka<sup>1</sup>, Yuko Miyazaki<sup>3</sup> and Yoko Inui<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Graduate School of Agriculture, Kyoto University

<sup>2</sup> Subtropical Field Science Center, University of the Ryukyus

<sup>3</sup> Graduate School of Environmental and Life Science, Okayama University

<sup>4</sup> Department of Arts and Sciences, Osaka Kyoiku University

要旨：林冠生物学は、生物多様性や生態系機能が局在する森林の林冠において、多様な生物の生態や相互作用、生態学的な機能やプロセスの理解を目指す学問である。林冠は高所に存在し複雑な構造を有するため、林冠生物学研究の飛躍的な進展は1980年代以降の林冠アクセス手段の発達に拠るところが大きい。様々な林冠アクセス手段の中でも、ロープテクニックを駆使して樹上にアクセスするツリークライミングは道具を手軽に持ち運べることから移動性に優れ、対象木に反復してアクセスすることが可能である。また、林冠クレーンや林冠ウォークウェイなどの大型アクセス設備に比べて経済的であるという利点が活かされ、林冠生物学研究に幅広く適用されてきた。近年では、ツリークライミングの技術や道具の発展によって安全性や作業効率の向上が図られており、今後ますます活用されることが期待されている。本稿では、ツリークライミングを用いた林冠生物学の研究例を紹介しつつ、樹上調査における林冠アクセス手段としてのツリークライミングの有用性を示す。さらに、ツリークライミングを用いた林冠生物学研究の今後の展望および課題について議論する。移動性、経済性、攪乱性に優れたツリークライミングは、場所の制限を受けないため、あらゆる森林での林冠生物学研究において今後も重要な役割を担うと考えられる。また、他の林冠アクセス手段や測定機器と併用することでさらなる進展が期待される。一方、安全かつ有効なツリークライミングが普及するためには、研究調査以外の領域も含めたツリークライミング・ネットワークの形成と情報共有のためのプラットフォームづくりが急務である。

キーワード：ロープテクニック、生理生態、繁殖、着生植物、昆虫群集

Abstract: Canopy biology is the natural science that aimed at understanding of the biodiversity, biological processes, and ecological functions of forest canopies. Canopies determine the structural and energetic properties of forest ecosystems. Since the 1980s, canopy biology has progressed rapidly through the development of methods for accessing treetops. The rope climbing techniques used widely in canopy studies have developed from diverse procedures that allow human access to the top layers of forest vegetation. In comparison with other access hardware, e.g., cranes and gantries, rope assemblies have advantages in terms of user mobility, repeated access, and cost. The availability and safety of tree climbing techniques have improved with recent developments in mountain climbing gear and methodologies for their use. In this review, we use candidate studies to introduce the advantages, prospects and challenges of climbing techniques for tree canopy studies. Tree climbing allows excellent access to treetops in all

2016年4月25日受付、2018年4月15日受理

\*e-mail: wakana@kais.kyoto-u.ac.jp

types of forests, across all geographical locations. We expect further progress through combinations of rope climbing and other access methodologies. In the interests of safety and effectiveness, a platform should be developed for the distribution of relevant information to prospective tree climbing researchers and those who may wish to use the procedures for other activities, such as arboriculture.

Keywords: single- and doubled-rope techniques, ecophysiology, reproduction, epiphytes, insect community

## はじめに

森林の上層に位置する林冠には生物多様性や生態系機能が局在しており、森林生態系全体を理解する上で、林冠研究は必要不可欠である (Ozanne et al. 2003; Lowman et al. 2012)。林冠を形成する樹木の樹冠部では光合成や蒸散が盛んに行われることから、林冠は樹木の生命活動の多くを担う重要な部位である (Funk and Lerdau 2004; Wang and Dickinson 2012)。また、林冠では、開花、結実、種子散布という植物の一連の繁殖プロセスが定期的もしくは不定期に起こる (滝谷ほか 1998; 田中 1995; Whitmore 1984)。さらに、着生植物 (Nadkarni et al. 2001)、昆虫などの無脊椎動物 (Basset 2001; Erwin 1982; Lewinsohn et al. 2005)、鳥類や哺乳類 (Loiselle 1988; Malcolm 2004) など多様な生物が林冠をハビタットとして利用している。一方で、林冠は陸上生態系と大気境界としての役割を担っており、エネルギーや物質の循環 (Coxon and Nadkarni 1995; Ishii et al. 2004; Takeda and Abe 2001)、気候の調節 (Bala et al. 2007; Foley et al. 2003) などにも貢献している。林冠生物学は、このような林冠における多様な生物の生態や相互作用、生態学的な機能やプロセスを理解することを目的として発展してきた学問である。

林冠生物学研究の進展には、林冠へのアクセス手段の発達が大きく影響している。森林生態系における林冠の重要性は古くから認知されていたが、林冠へのアクセスが困難であったために地上からの観察や素登り (道具をほとんど用いない木登り) による樹上調査を除いて、20世紀初めまで林冠の研究はほとんど行われてこなかった (Sutton 2001)。林冠研究に関する最初の学術論文として、パナマの林冠環境を定量的に記録した研究成果が1926年に出版された (Allee 1926)。その後しばらくの間は林冠に関する研究成果が出版されることはなかったが、1950年代から金属製タワーやアルミはしごが導入されたことによって直接的な林冠研究が始まった。特に、1970年代後半から1980年代にかけてはロープテクニックを用いたツリークライミング (本総説では特に注釈がない限り、

ロープテクニックを駆使した木登りのことを「ツリークライミング」、ツリークライミングを用いる人を「クライマー」と呼ぶ) が導入されたことによって樹上調査が盛んに実施されるようになり、林冠アクセスの黄金時代と称された (Lowman and Schowalter 2012)。Web of Scienceのデータベースを検索した Nadkarni et al. (2011) によると、1900年から2008年に発表された林冠に関する自然科学の学術論文 (総説も含む) は5,411本にのぼり、年あたりの論文数は1990年から1991年にかけてもっとも増加した (252本から857本)。1990年代に入ると、ツリークライミングに加えて、林冠ウォークウェイ (吊橋)、林冠クレーン、ジャングルジムといった林冠大型アクセス設備、小型気球や飛行船などの先端技術を用いたさまざまな林冠アクセス手段が開発、導入され (Sutton 2001)、多様な研究現場に応じた樹上調査を直接的に行うことが可能となった。なお、著者らが Nadkarni et al. (2011) と同様の方法で Web of Science をデータベースとして2009年から2017年について検証したところ、この期間に発表された林冠に関する自然科学の学術論文 (総説も含む) は20,911本、年あたりの論文数は恒常的に2,000本程度が発表されており、林冠研究が現在も継続的に進められていることがわかる。

様々な林冠アクセス手段が発達してきたなかで、比較的初期に導入されたツリークライミングは現在でも主要な林冠アクセス手段のひとつである。本総説では、ツリークライミングの林冠生物学研究における有用性と解決すべき課題や今後の発展性について議論する。はじめに、ツリークライミング技術の概要を説明し、ツリークライミングの特徴を他の林冠アクセス手段と比較することでその有用性を示す。次に、林冠研究における具体的なツリークライミングの適用例を紹介する。最後に、ツリークライミングがこれからの林冠生物学研究の進展に対してどのように貢献できるのか、またそれに際してどのような課題を解決する必要があるのかを考えたい。

## ツリークライミング技術の概要

ツリークライミングとは、専用のハーネス（安全帯）と器具を着用し樹木の枝等にかけてのロープに沿って林冠にアクセスする手法である（図1）。ツリークライミングの作業には、大まかに次の3段階の過程がある。(1) 登攀前の用具、対象樹木、調査地の点検と大まかなアクセスルートを見積もる“点検”、(2) 樹冠内の目的の位置に到達するためにロープを投入し登攀する“エントリー”、(3) 樹冠内での細かい移動や安定した足場を確保する“樹冠内での移動”、である（石井 2000）。

ツリークライミングの技術は、もともと欧米の造林や造園の分野において発達してきたものであり、Donald R. Perry によって初めて林冠研究に導入された（Perry 1978）。その後、登山、ロッククライミングや洞窟探検（ケービング）などの関連分野の技術や道具を取り入れることでツリークライミング技術は発展してきた（Jepson 2000；Picart et al. 2014）。ツリークライミングには多様な登攀技術が使われるが、それらは、シングルロープテクニック（Single Rope Technique: SRT）とダブルロープテクニック（Doubled Rope Technique: DdRT）に大別される。SRTでは、枝から垂れ下がるロープの両端のうち、一方を地上に固定し、クライマーはもう片方のロープにハーネスを接続してロープに沿って登攀する（図1a）。これに対して、DdRTでは、クライマーは枝から垂れ下がるロープの片端をもう一方の端に取りつけて輪を作ったところにハーネスを接続し、ロープがかかった枝を支点にこの輪を縮めていくようにして登攀する（図1b、Adams 2007；石井 2000）。なお、SRTおよびDdRTによる林冠アクセスの一連の手順や必要な道具に関しては、いくつかの文献にまとめられている（Adams 2007；Anderson et al. 2015；Berdeen et al. 2015；Dial and Tobin 2004；Haefke et al. 2013；石井 2000；Jepson 2000；Maher 2006；Picart et al. 2014）。

一般的なエントリーでは、主幹から出た安全な枝を選んで地上からロープを投入するため、ロープが複数の枝をまたいだ状態となるのが普通である。SRTでは片方のロープに沿って途中の枝を避けながら登るため、ロープがかかった最も高い枝まで登降できるのに対し、DdRTではロープが複数の枝を抱きこむと、ロープが抱き込んだ最も低い枝より上には登ることが出来ない。そのため、最初の地上からのエントリーにおける鉛直方向の登降では、SRTの方が有利である。しかし、SRTではロープがかかっている枝がクライマーより常に上方にある必要が

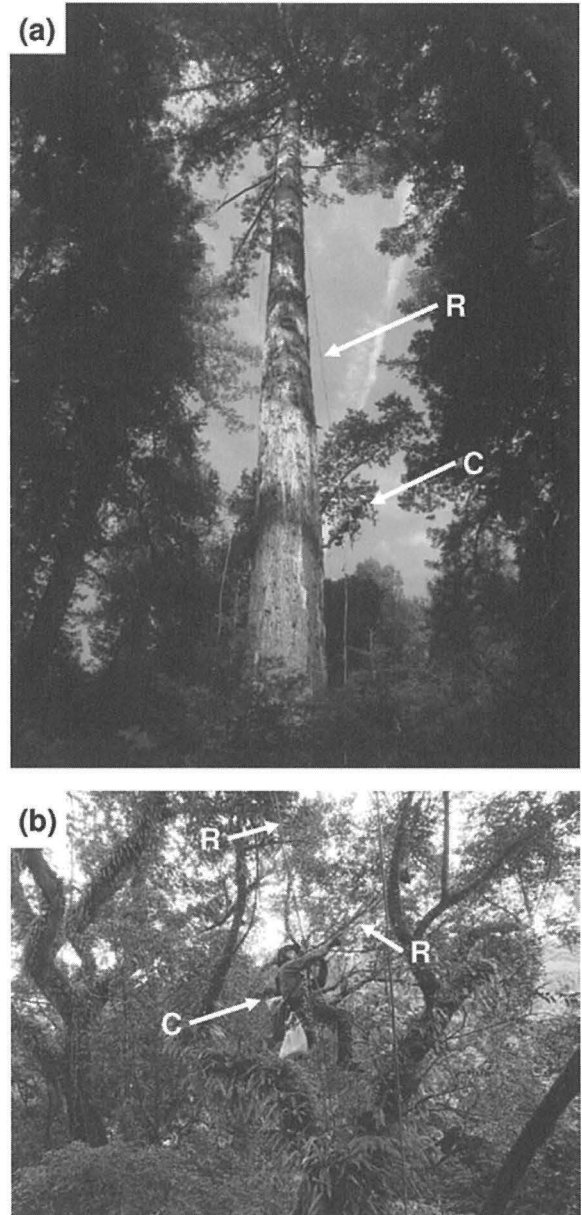


図1. ツリークライミングの様子。ハーネス、専用器具を装着して対象木にかけてのロープに沿って林冠にアクセスする。(a) SRT (Single Rope Technique) を用いて樹高 100 m の *Sequoia sempervirens* (セコイアメスギ) の樹冠にアクセスしている様子。(b) DdRT (Doubled Rope Technique) を用いて *Mastixia euonymoides* の樹冠内 (高さ約 30 m) を水平方向に移動し、主幹から離れた枝にアクセスしている様子。略字: R, ロープ; C, 登攀者

あることから、エントリー後に樹冠内を水平方向に移動するには限界がある。一方で、DdRTではロープの両端ともがクライマーのハーネスに固定されていることから、ロープの固定および解除をクライマーの手元で行うことができ、樹上においても別の枝に再エントリーすること

が可能である。したがって、樹冠内での水平方向の移動においてDdRTはSRTよりも有効な方法である (Maher 2006)。

ツリークライミングが林冠研究に導入された初期の頃にはSRTが一般的に用いられてきたが、近年ではDdRTのみ、もしくはSRTとDdRTが併用されるようになってきた (Everhart et al. 2008; Gotsch et al. 2015; Nakanishi et al. 2016; Sanger and Kirkpatrick 2015)。現在では、研究現場においてツリークライミングを適用する際には、SRTおよびDdRTを使い分けて使用することが多い。例えば、筆者らは、枝下高が20 mを越すような非常に高い主幹の単純な登降や樹冠中心部へのアクセスには、登高効率が良いSRTを主に用いている。一方、調査対象物が枝先にある場合や、水平方向に枝葉が発達した樹冠内を移動する際には、SRTを用いて林冠部に到達した後に樹上でDdRTにシステムを入れ替えている。具体的には、クライマーはSRTでエントリーするロープとは別に数mから数十mの長さのロープを持って上がり、そのロープを移動したい枝に投げ入れることで、DdRTによって目的の場所に再エントリーする。DdRTでは水平方向に投げ入れたロープの片側を引き寄せてハーネスに接続する必要があるため、先端にロープをひっかけることの出来る、伸縮可能な棒も持ってあがる。さらに、高枝鉋を併用すれば枝先端におけるサンプリングが容易となる。

研究内容によっては同じ樹木に複数回アクセスする必要がある。そのような場合には、登攀終了後にクライミングロープを細紐 (置き紐) にかき替えて残しておく。2回目以降の登攀時には置き紐とクライミングロープを交換するだけで登攀可能となる。このように調査毎にロープを投入する手間を省けば、ツリークライミングの一番の律速要因ともいえる登攀までの準備に要する時間を大幅に短縮して効率を上げることができる。かけ替える置き紐はエントリーした幹や枝に直接かけたままにはせず、滑車、もしくはロープを保護する管 (スリーブ) と共に設置しておく。そうすることで、クライミングロープを再投入する際に樹木が摩擦によって損傷することを軽減し、攪乱性をより小さくすることにつながる (Berdeen et al. 2015)。このように現場の状況や研究目的に応じて工夫がなされながら、ツリークライミングは用いられている。

## 林冠生物学研究におけるツリークライミングの有用性

林冠アクセスの手段は、道具をほとんど用いない、も

しくは比較的簡素な道具のみを用いるローテク手段 (Low-tech methods) と、大型林冠アクセス設備や先進的な科学技術を導入したハイテク手段 (High-tech methods) に大別される (Barker and Sutton 1997)。ツリークライミングはローテク手段に含まれる。小池・日浦 (2000) は、林冠生物学研究において、林冠アクセス手段を選択する際に考慮すべき点として、「到達可能性 (林冠のどこにいけるか)」、「移動性 (調査地内の様々な場所で簡単に林冠にアクセスできるか)」、「反復性 (同じ林冠に繰り返しアクセスできるか)」、「技術性 (特殊な技術が必要か)」、「経済性 (必要経費をどれだけ安価に抑えられるか)」の5つを挙げている。これらに加えて、設置および調査の際に樹木や生態系に与える攪乱の度合いを表す「攪乱性」 (Barker and Pinard 2001) と、調査を実施する際の事故等の発生可能性の低さを示す「安全性」も考慮する必要がある (Anderson et al. 2015)。本章では、これら7つの観点に着目しながら主要な林冠アクセス手段を比較して、林冠生物学研究におけるツリークライミングの有用性について考える。

ローテク手段の中でもっとも簡素で古くから用いられてきた手法は、樹木の幹にしがみつく、もしくは樹木の枝やつる植物につかまることによって樹木に登る素登りである (関 2000)。また、数メートルの高さまでの樹体上の高さに沿った光強度などの環境条件の測定や葉のサンプリングには、アルミ製はしごを樹木の幹にワイヤーやひもで固定しながら、必要な高さまでつなぎ合わせて登る手段も用いられてきた (隅田 2000)。これらの手段では、数メートル以上の林冠調査を行うことは難しく、「到達可能性」は低い。なお、林冠に直接アクセスしない間接的な林冠調査の手法ではあるが、地上からスリングショット (パチンコ) や銃器を用いて樹木の枝や葉を採取する方法などもある (Heatwole and Higgins 1993; Murawski 1993; Youngentob et al. 2016)。

ツリークライミングは、他のローテク手段に比べて「到達可能性」が高い。一方で、ツリークライミングには高度な技術が必要であり、「技術性」の高さが特徴としてあげられる。ロープをかけた樹木の主幹沿いに登降するだけの単純な技術であれば、数日間の訓練で習得可能であり、高さ数mの位置へは容易に到達できる (小池・日浦 2000)。しかし、数十m以上の樹木の頂端や樹冠の外縁部への到達には、高度な技術と身体能力が必要となり、先細りしている樹幹の梢や水平方向に張り出した枝の先端などには技術的に到達不可能な場合もある (Maher 2006)。ただし、十分に技術を習得したクライマーであれ

ば、樹高 100 m 以上の高木の先端へのアクセスや高木の樹冠に着生する植物の水平方向の詳細な分布を調査する際にツリークライミングを利用しているのも事実である (Lowman and Rinker 2004)。

ツリークライミングを含めたローテク手段は、以下で説明するハイテク手段と比べると、初期費用や維持費用が安価で「経済性」において有利な手段である (Houle et al. 2004 ; 小池・日浦 2000)。ただし、ツリークライミングは、ローテク手段の中では、初期費用や維持費用ともに最も高価である。

主要なハイテク手段には、林冠タワー、ジャングルジム、林冠ウォークウェイ (吊橋)、林冠クレーン、飛行船などがある。林冠タワーは、木造もしくは金属製の林冠に達するタワーで、林内の垂直方向の定点観測に適していることから長期にわたる気象観測に利用されることが多い (Baldochi et al. 2001 ; Basset et al. 2003 ; Running et al. 1999)。ジャングルジムは、調査対象木を覆うように建設用支柱足場の単管を組んだもので、調査者が単管を伝って三次元的に樹冠にアクセスできるため、樹木のフェノロジー観察や群落光合成の推定などの調査に用いられている (日浦 2000)。林冠ウォークウェイ (吊橋) は複数の樹木間に渡されたワイヤーケーブル上の足場を伝って林冠にアクセスする手段で、調査者はある一定の高さで容易に水平方向に移動でき、複数人が同時に作業することも可能である (Lowman and Bouricius 1995 ; Lowman et al. 2012 ; Reynolds and Crossly 1995)。これらの手段は、エントリーや樹冠内の移動に専門的な技術が不要であることから、ツリークライミングに比べて「技術性」が低く、誰でも容易に利用しやすい (Basset et al. 2004)。しかし、樹冠内の移動においては、林冠タワーは水平方向、林冠ウォークウェイは垂直方向の移動が不可能である。また、ジャングルジムの建設高さは 30 m ほどが限界である (日浦 2000)。つまり、「到達可能性」においては、(十分な技術があれば) ツリークライミングの方がこれらの手段よりも優位といえる。

林冠クレーンは、森林内に設置された建設用大型クレーンで、垂直に立てられた鉄柱の先端を支点にして水平方向に長く突き出たジブと呼ばれる腕が旋回する。ジブの先端に吊り下げられた上下移動可能なゴンドラに乗り込んだの林冠調査が可能であり、生物の行動や生活史に関する幅広い研究に適している (Basset et al. 2003)。また、熱気球やヘリウムガスを用いた飛行船によって上空から林冠へアクセスする手段は、林冠外縁における観察やサンプリングを行うのに適している (Basset et al. 2003 ;

Lowman 2009 ; Lowman et al. 2012)。林冠クレーン、気球、飛行船では、エントリーや樹冠内の移動時の設備の操作に専門的技術が必要であり、ツリークライミングと同様に「技術性」が高いといえる。林冠クレーンや気球は、ツリークライミングでは到達不可能な林冠表層の小枝にもアクセスできるため (Basset et al. 2004 ; Stork et al. 1997 ; Stork 2007)、この点では、「到達可能性」がツリークライミングより高いといえる。しかし、枝が密集した樹冠内部や主幹へのアクセスは困難であり、こうした場所については、ツリークライミングの方が「到達可能性」が高い。また、林冠クレーンや気球は、一人の調査者が一定時間内に網羅できる調査範囲は広いものの、複数人が同時に異なる位置で作業することは不可能なため、設備の利用に際して予約などの事前調整が必要である。これは、費用あたり、時間あたりの作業量を下げる要素となり実質的な調査の効率が制限される。また、大型林冠アクセス設備では、設置後の設備の移動は困難であり、調査範囲は設備から届く範囲に限定される。さらに、こうした設備を新たに設営する際には周辺生態系への影響が大きいため「攪乱性」が高い。

これまでに述べたツリークライミングの特徴を表 1 にまとめた。「経済性」、「移動性」、「反復性」に優れ、「攪乱性」が低いことがツリークライミングの長所として挙げられる。ロープやハーネスなどの道具を持ち運び、自由に対象樹木を選んでアクセスすることができるツリークライミングは「移動性」に優れている。また、一度ロープをかければ同じ樹木へのアクセスを容易に繰り返すことができることから「反復性」も高い (石井 2000)。一方、「技術性」の高さから、「到達可能性」がクライマーの習得技術に依存することがツリークライミングの短所として挙げられる。しかし、クライマーの技術が伴えばアクセスできる林冠の範囲はかなり広くできる。また、技術習得に個人の身体能力が関わることや、修得すべき技術の種類が多様で手順が複雑であることから、ツリークライミングの「安全性」は、調査者の技術習得能力に大きく依存しているといえる (Houle et al. 2004 ; Laman 1995)。ツリークライミングに限らないが、林冠調査は地上調査に比べると危険度が増すため、安全管理に関する知識を正しく理解した上で適切に調査活動を遂行することが最も重要となる (Anderson et al. 2015)。

ツリークライミングが林冠研究に導入されてから約 40 年が経過するが、その間に技術、道具ともに改良がなされてきた。特に、道具の進歩によってツリークライミングによる林冠アクセスの効率と安全性は大きく向上した

表 1. 林冠研究におけるツリークライミングの特徴。

項目	説明
到達可能性	主幹沿いおよび樹冠内部へのアクセスに適する、樹冠外縁部の小枝へのアクセスは容易でない（使用機器の性能や調査者の技術力に依存する）
移動性	道具を持ち運ぶことで任意の樹木にアクセス可能
反復性	一度ロープを設置すれば同じ樹木へ繰り返しのアクセスが可能
技術性	道具を扱うための専門知識および現場における判断力などの技術や経験が必要
経済性	初期費用や維持費用が大型林冠アクセス設備に比べて安価
攪乱性	登攀する樹木や調査対象および周辺生態系に対する攪乱強度が小さい
安全性	器具操作や安全管理に細心の注意が必要（使用機器の性能や調査者の技術力に依存する）

(Anderson et al. 2015; Berdeen et al. 2015)。例えば、従来に比べてロープやハーネス、器具の軽量化と耐久強度が向上したことに加え、新たな器具が開発されたことによって、エントリー時のロープの投入工程の簡易化、樹上のアクセス可能範囲の拡大、器具の人的誤作動の軽減などが実現された (Maher 2006)。これにともないツリークライミングにおける個人の習得技術や身体能力による制限が緩和され、ツリークライミングの「到達可能性」と「安全性」の個人差は従来よりも小さくなっている。

#### ツリークライミングによる林冠開拓の具体例

森林内の生態学的プロセスや機能を考える上で、森林の三次元構造は草原や砂漠や岩地といった場所とは異なる特別な要素である (Lowman et al. 2012)。しかし、その複雑な構造の 95% を地上からは到達できない林冠部が占めている (Lowman and Rinker 2004)。ツリークライミングの適用はアクセスの困難さが律速となっていた研究分野に飛躍的な進展をもたらした。例えば、サイズの大きい樹木を生きたまま観測することが可能となったことで、林冠における生理現象が明らかになってきている。また、林冠に生息する鳥類 (Loiselle 1988; Nadkarni and Matelson 1989)、両生類 (Spickler et al. 2006)、哺乳類 (Wells et al. 2004)、無脊椎動物 (Fayle et al. 2010; Haefke et al. 2014; Saeki et al. 2017) など多岐にわたる対象についてツリークライミングを用いた研究が行われ、林冠における生物相やその生態が明らかにされてきている。ここでは、ツリークライミングの利点を活かして近年行われた研究例について、著者らが関わっている研究分野を中心に紹介する。

生理生態学的研究の分野においては、林冠アクセス手段の発展により、樹木の光合成や水利用について森林の三次元構造との関連性や個体スケールでの評価が可能となった (Ishii and Cavaleri 2017)。樹木の高さがどのようにして規定されているかという問いは古くからあるが、未だに議論の続いている課題のひとつである。Nature 誌に掲載された Koch et al. (2004) による高木の樹高成長限界の研究では、ツリークライミングによって、樹高 100 m 以上の現存する樹高世界一の樹種 *Sequoia sempervirens* の梢端から最下枝までの樹冠の最外層から枝葉を採取し、生理学的測定が行われた。それまで理論的に予測されていた高木の水輸送限界 (Ryan and Yoder 1997) に対して、高さにとまなう水ポテンシャルと光合成生産や膨圧の低下を実証的に示し、高木における樹高成長の制限要因に迫った。*S. sempervirens* の森林は開拓期での乱伐の反省から 1920 年以降国立公園として保護されており、林冠タワーやクレーンなどの大型建設物は設営困難である。この森林に限らず、高木や高齢木は自然保護区や国立公園など人的攪乱の少ない地域に生残しているものが多い。また、100 m を越える巨木に対応できるタワーやクレーンなどを建設することは、費用や労力などの経済的なハードルが高い。高木が多く生育している原生林や保護林などでの調査には「攪乱性」が低く、「経済性」に優れたツリークライミングが適しているだろう (Barker and Pinard 2001; Dial et al. 2004)。ツリークライミングを用いることで高木の樹冠における直接的な生理学的評価が可能となり、樹高 100 m 以上の *S. sempervirens* (Ambrose et al. 2010; Ishii et al. 2008, 2014; Sillett et al. 2010) および *Sequoia giganteum* (Chin and Sillett 2016; Williams et al. 2017)、樹高 90 m 以上の *Eucalyptus regnans* (Sillett et al.

2015)、樹高 90 m の *Picea sitchensis* (Chin and Sillett 2017)、樹高 60 m の *Pseudotsuga menziesii* (Woodruff et al. 2004)、日本の樹高 50 m の *Cryptomeria japonica* (Azuma et al. 2016)、樹高 30 m の *Chamaecyparis obtusa* (Shiraki et al. 2017) など世界各地の高木種を対象として高木の樹高成長に関する研究が行われている。

次にツリークライミングを用いた繁殖生態に関する研究を紹介する。生物には一般的に成熟し繁殖を開始する閾値(繁殖開始サイズあるいは齢)が存在する。そのため、樹木、特に高木種における送粉過程や訪花昆虫の観察、光環境と繁殖量などの繁殖生態に関する研究を行うためには、林冠アクセス手段を利用することが必須となる(Roubik 1993)。林冠クレーンやタワーのような常設の設備を使用することが可能な場合もあるが、すでに述べたようにそれらの設備で網羅できる空間は限られており、特に熱帯から温帯にかけては樹木種ごとの出現頻度が低い場合、必要な個体数を確保できないことが多い。このような場合、「移動性」の高いツリークライミングを用いることによって、調査対象の樹木個体を自由に選定することが可能となる。例えば、Kato and Hiura (1999) では 4 ha という広範囲のプロット内に生育するハクウンボク(*Styrax obassia*) 211 個体全ての花序数をカウントし、そのうち 37 個体の樹冠に 2 年間繰り返しツリークライミングでアクセスして結実率と枝の光環境や花序密度などの関係を解析することで、ハクウンボクの繁殖生態を明らかにした。これはツリークライミングの「移動性」、「反復性」が活かされた研究である。また、石田・日浦(1994)は雄花のみをつける雄性個体と両性花のみをつける雌雄両全性個体によって構成される雄性両全性異株アオダモ(*Fraxinus lanuginosa*)について、訪花昆虫の観察や花序への袋かけ処理を行い、送粉特性を調べた。調査対象個体はいずれも樹高 10 m 程度であり、ツリークライミングによって調査を行っている。同様に、南米の温帯林樹種の繁殖にかかわる訪花昆虫の研究においてもツリークライミングの有用性が指摘されている(Smith-Ramírez et al. 2016)。林冠部における開花結実現象の生態学的プロセスを解明することは、今後の気候変動などが森林動態に与える影響のみならず、林冠の花や果実を食物としている動物や昆虫などの生物群集に与える影響を予測する上でも重要であり(Hosaka et al. 2009; Lewis and Gripenberg 2008; Nakagawa et al. 2003)、ツリークライミングの利用が有効な研究分野のひとつである。

ツリークライミングが導入された 1980 年代以降に急速に進展した代表的な研究分野として着生植物に関する研

究が挙げられる(Nadkarni 1994)。着生植物は主に樹木をハビタットとして利用する非寄生性の植物であり、世界の維管束植物の種多様性の約 9% を占めている(Zotz 2013)。地上からの観測のみでは着生植物の種数が過小評価される可能性があることから林冠にアクセスしての調査が必要であり、ツリークライミングは樹木の主幹から樹冠の上層にまで分布する着生植物の観察や採取に適した手段のひとつである(Flores-Palacios and García-Franco 2001)。タイ北部に位置するドイインタノン国立公園内の熱帯山地林は、起伏が激しい地形を含んでおり、国立公園での攪乱が禁止されているという条件から大型林冠アクセス設備を設置することが難しく、ツリークライミングがもっとも有効な林冠アクセス手段である。ツリークライミングによって林内の複数の樹木に登攀して樹上のあらゆる位置に生育する着生植物の記録とサンプリングを実施した同調査地でのこれまでの研究の結果、着生植物として 32 科 56 属 74 種の維管束植物と 50 科 117 属 210 種の蘚苔類が確認されている(Akiyama et al. 2011; Kanzaki and Sri-ngernyuang 2012)。また、林内の胸高直径 60 cm 以上の大径木を対象として樹体上の着生植物バイオマスを推定した研究によって、一個体の大径木上に最大で 500 kg を超える重量の着生植物と林冠土壌が堆積していることが明らかとなり、豊富な着生植物群集の存在が定量的に評価された(Nakanishi et al. 2013, 2016)。これらの研究では、SRT と DdRT を併用することによって樹体の主幹から枝先端近くまでの広範囲へのアクセスが可能となり、着生植物の同定用の標本や重量推定用のサンプルが直接的に採取された。この他の調査地においてもツリークライミングの導入によって林内で三次元的に不均一に分布する着生植物の詳細な分布の記録や直接的なサンプリングおよび測定が可能となったことで、着生植物群集の垂直分布パターンや個体サイズ分布の解明(Arévalo and Betancur 2006; Ishii et al. 2018; Krömer et al. 2007; 南野ほか 2015; Romanski et al. 2011; Sillett and Rambo 2000; Sporn et al. 2010)、着生植物の種による宿主木特異性の評価(Wolf 1994; Woods et al. 2015)、着生植物バイオマスの推定(Díaz et al. 2010; Köhler et al. 2007; Nadkarni et al. 2004; Nakanishi et al. 2013, 2016)、などが行われるようになった。

#### 他の林冠アクセス手段との相補的利用例

東南アジア熱帯雨林の林冠は生物多様性が著しく高いとされるが、その高さは地表 40—50 m にも達し、野外研





図2. ツリークライミングと林冠ウォークウェイを併用した着生植物の採集の様子。下方に見える吊橋（高さ約20 m）から近接する樹木の樹冠にロープをかけ、主幹に着生した *Asplenium nidus*（シマオオタニワタリ）に2人が到達している。略字：R、ロープ；C、登攀者；W、ウォークウェイ

究にはアクセスの困難さがつきものであった。マレーシア領ボルネオ島のサラワク州北部に位置するランビルヒルズ国立公園（以下ランビル）にはフタバガキ科が優占する典型的な低地熱帯雨林が広がり、1990年代初頭からマレーシア・日本・アメリカによる熱帯雨林の共同研究プログラムによって、調査プロットや林冠アクセス設備が整備されている（市栄ほか2009）。ランビルでは林冠の節足動物群集に関する研究が行われており、一部の着生シダは、アリ類とそのアリに特異的な好蟻性生物を擁していることが明らかにされている（乾2016）。この共生系における詳細な群集構造や種間相互作用を理解するためには、それぞれの着生シダ個体にアクセスすることによる観察や採取がどうしても必要であった。ランビルには大型の林冠アクセス設備として、木製タワーやウォークウェイが設置されており、2000年には高さ80 mの林冠クレーンも建造された（乾・市岡2016）。これらの

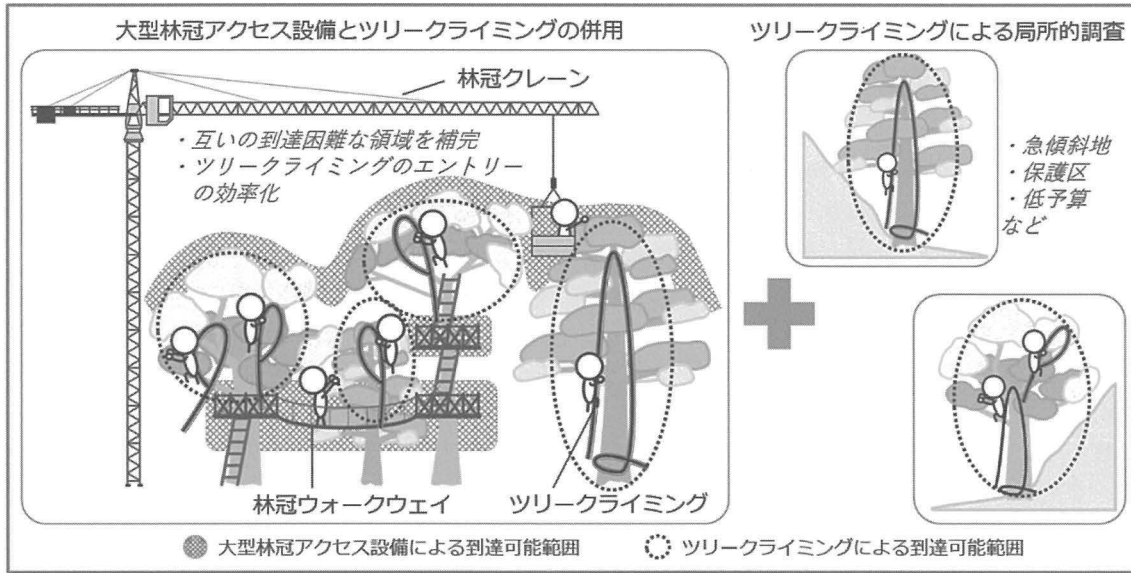
大型林冠アクセス設備によって林冠へのアクセスは容易になったものの、樹冠内部に生育する着生シダ個体にアクセスすることは容易ではなかった。例えば、タワーやウォークウェイの足場から数メートル以上離れた位置には採集道具は届かず、細い枝であれば足場を架けることも危険である。また、前述したように、クレーンにおいてはジブが届く範囲であっても、枝が密集する樹冠内部やその下の主幹へのアクセスは困難である。そのため、対象とする着生シダ個体にアクセスするためには、移動性が高く主幹や樹冠内部へのアクセスに適したツリークライミングを併用する必要があった（図2）。

新熱帯に位置するパナマのサンロレンソ保護地域では、森林内の節足動物の空間的（水平、垂直、高度）および時間的分布を研究することを目的とした国際的な研究プログラムが進められている（IBISCA-Panama, Basset et al. 2007, 2015）。ここでは、林冠クレーンや飛行船などのハイテク手段を駆使した林冠アクセス技術と、高度な技術力をもつクライマーによるツリークライミングを併用することで林冠での詳細な生物調査が可能となっている（IBISCA ホームページ、<http://odnature.naturalsciences.be/ibisca/en/>、2018年3月20日確認）。森林内に三次元的に分布する節足動物を網羅的に採集するためには、ハイテク手段では到達できない主幹や樹冠内部へのアクセスにツリークライミングが有効な手段であったと考えられる（Basset et al. 2015）。

クレーンやウォークウェイなどの林冠を広域的に捉える大型林冠アクセス設備と比べると、ツリークライミングは単木研究に適した手段であると考えられてきた（Dial et al. 2004）。しかし、大型アクセス設備など他の林冠アクセス手段とツリークライミングを併用することによって互いの到達できない箇所を補完し合い、林冠を網羅的に調査することが可能になる（図3）。また、高所に設置された大型林冠アクセス設備上から林冠にロープを投入することで、ツリークライミングにおいて最も時間と手間を要するエントリーを簡易化することができる。ここで紹介したランビルやパナマでの研究は、大型アクセス設備とツリークライミングを組み合わせることで先駆的かつ効果的に行われた研究の例である。

### ツリークライミングの適用現場における 安全性確保

ツリークライミングの利用には、適切な作業と危機管理の徹底が重要である（Anderson et al. 2015；Houle et al. 2004）。



統合的な広域における林冠調査の展開例

図3. 林冠アクセス法の組み合わせによる林冠研究の展望。林冠クレーンや林冠ウォークウェイなど（網掛け範囲）が設置された調査地においてツリークライミング（点線囲み内）を併用することで互いの到達困難な領域を補完し合い、調査可能範囲が拡大される。また、大型林冠アクセス設備の設置が難しい場所（急傾斜地、保護区など）での研究、低予算の研究においても、移動性、攪乱性、経済性に優れたツリークライミングは導入されやすい。大型林冠アクセス設備が設置された調査地においても、これらのツリークライミングによる局所的調査も統合することで調査の可能性は広がるだろう。

世界的にはISA（International Society of Agriculture）やUSDA（United States Department of Agriculture）が巨樹・高木での作業に関する体系的な危機管理対策を提示している（Berdeen et al. 2015；ISA ホームページ、<http://www.isa-arbor.com/home.aspx> 2018年2月5日確認）。日本では、厚生労働省が定める労働安全衛生規則（安衛則）の中に「ロープ高所作業における危険の防止に係る規定」が新設され2016年1月1日から施行されている（「改正労働安全衛生規則（厚生労働省）」、<http://www.mhlw.go.jp/stf/seisakunitsuite/bunya/0000093057.html> 2017年11月1日確認）。この規定の定めるロープ高所作業とは「高さが2メートル以上の箇所であって作業床を設けることが困難なところにおいて、昇降器具を用いて、労働者が当該昇降器具により身体を保持しつつ行う作業」と定義されており、主にはビルの外装清掃やのり面保護工事などの労働現場が想定されているものの、作業内容としてはツリークライミングも該当すると考えられる。本規定では、高所作業における安全性確保のため、十分な強度を有し損傷や変形等のないロープ等の使用、堅固な支持物への緊結やロープの切断を防止するための措置の実施、安全帯（ハーネス）の使用等の基本的な安全措置に加え、作業場所の事前調査とそれに基づく作業計画の策定等作業

場所に応じた安全対策の実施、作業指揮者や作業開始前点検による措置の確実な実施等が義務づけられている。さらに、事業者の義務として労働者にロープ高所作業に関する特別教育を行う必要が追加された。野外調査全般と同様、ツリークライミングにおいても、安全対策は調査者と各研究機関の両面から講じることが必要である（粕谷 2001）。特に新たにツリークライミングを導入する際には、調査者（クライマー）が事前に必ず高所作業に関する安全講習を受講することが勧められる。

ツリークライミングは様々な森林、様々な目的に対して適用されることから、実際の研究現場に応じた技術と判断を要する（Dial et al. 2004）。したがって、ツリークライミングを用いて安全かつ効率的な樹上調査を実施するためには、クライマー各自による知識の習得や危機管理への備えに加え、熟練者のもとで多様な事例を経験し技術に熟練することで、臨機応変に安全性を確保できるようにすることが求められる。

### 技術習得および情報共有のためのネットワークづくり

ツリークライミングを使った調査の効率化と安全性の

向上のためには、ツリークライミングの特徴を理解し、安全に林冠内の対象にアクセスできる技術を習得したクライマーが増えることが望まれる。また、ツリークライミング技術を理解している地上の補助者の存在も欠かせない (Berdeen et al. 2015 ; Dial et al. 2004 ; 石井 2000)。しかしながら、日本国内においてはツリークライミングに関する研究調査向けの情報が不足しており、研究への導入を難しくしている要因のひとつと考えられる (小池・日浦 2000)。前述したように、ツリークライミングには専門的で多様な技術が存在し、適切な道具や方法を選択する必要がある。そのため、すでに技術を持った人物から丁寧に教わることは必須である。多くの場合、ツリークライミングを研究に導入する際、個々の研究者がツリークライミングの技術を持っているクライマーと個人的に知り合うことでその技術を享受してきた。しかし、このような個人的なクライマー同士の連携には限界がある。今後は、ツリークライミングの技術をもつ研究者間のネットワークを形成し、情報共有ができるプラットフォームをつくる必要があるだろう。ツリークライミングを用いる研究者間で各々の研究現場における事例を共有することができれば、クライマーの技術向上を通して研究の発展が促進されるだけでなく、ツリークライミングを駆使した野外調査における安全性も高まる。また、組織的なプラットフォームができれば、新たにツリークライミングを研究に導入する際の参照先も明確になる。林冠研究向けのツリークライミング技術の向上と連携にむけて、まずはすでにツリークライミングを利用している研究者を中心としてこのようなプラットフォームづくりとその共有に取り組んでいく必要があるだろう。

研究者間のネットワーク形成に加え、ツリークライミングを利用している他の領域と交流して新しい情報や技術を積極的に取り入れることも、今後の林冠研究の進展に役立つと考えられる。日本におけるツリークライミングの利用は、環境教育やレクリエーション、林業や造園業における特殊伐採の領域でもみられる (ギヤスライト 2003 ; Gathright et al. 2006 ; 井上・大石 2010 ; 真板ほか 2008 ; 全国林業改良普及協会 2011, 2014)。こうした領域では、個人で参加できる体験プログラムや講習会なども多数存在しており、これらの講習会を活用してツリークライミング技術を習得し、研究に適用している研究者もいる。身近に木登りを用いた研究者がいない場合は、このような講習会を積極的に利用することが技術習得のひとつの手段になりうる。レクリエーションにおいてよく用いられているのは、DdRTの中でも専門器具をあまり

使わずロープワークを中心とした手法である (ギヤスライト 2003)。こうした研修に参加して多様なロープワークを習得することは、機器に頼らない登攀技術を高める上で重要である。ただし、レクリエーションではツリークライミングに適した樹木個体を選定して行い、樹冠に到達するまでの垂直方向の移動技術が主に使われる。一方、林業や造園業の特殊伐採技術では、あらゆる場所や状況におかれた樹木個体において、高所の幹や枝葉を安全に切り落とす作業が基本である。そのため、多様な現場の状況に応じて樹冠内を水平方向にも垂直方向にも移動するための高度な作業技術が蓄積されてきている (全国林業技術普及協会 2011, 2014)。これらの技術には林冠研究調査にも応用可能なものが多く、実際に高所伐採作業者と共同してツリークライミング作業を行った研究もある (Azuma et al. 2016 ; Nakanishi et al. 2013, 2016)。林冠研究において安全かつ有効なツリークライミングを普及するためには、研究調査だけでなく他領域も含めたネットワークの形成と情報共有のためのプラットフォームづくりが急務である。

## まとめ

ツリークライミングを始めとする林冠アクセス手段の発展によって林冠生物学は進展してきた。近年は、リモートセンシング技術の発達により林冠の機能的特性を景観スケールで捉えることが可能となり (Asner et al. 2012, 2017 ; Erdody and Moskal 2010 ; Palminteri et al. 2012)、世界中のクレーンサイトで得られた多様な林冠情報を統合して林冠生態系を全球もしくは大陸規模で広域的に理解する試みも進められている (Nakamura et al. 2017)。また、地球温暖化にともなう林冠生態系の挙動を予測することを目的とした温暖化実験 (Drake et al. 2016 ; Nakamura et al. 2010, 2016 ; 中村・佐野 2013, 2015) や CO<sub>2</sub> 付加実験 (Bader et al. 2013 ; Norby and Zak 2011)、降水遮断実験 (Binks et al. 2016 ; Inoue et al. 2017)、樹木個体内の炭素動態を明らかにするための野外での炭素安定同位体付加実験 (Miyazaki et al. 2007 ; Voelker et al. 2016) など、林冠を対象としたさまざまな大規模な野外操作実験も行われるようになってきた。しかし、林冠生態系には未だに解明されていない謎が数多く残されており、林冠生態系のさらなる解明のためには、細部にわたる林冠の観察や計測が必要である (Lowman et al. 2012 ; Nakamura et al. 2017)。林冠の中でもこれまでアクセスの難しかった部位で観察や計測を行うには、ツリークライミングを活用し

た新しい林冠研究手法の開発が必要であろう。例えば、これまでは航空機や地上で使っていた林分構造の推定に用いる LIDAR (レーザー測量技術) をツリークライミングによって樹冠内部に持ち込めば、地上や上空からは再現できなかった樹冠内の構造が詳細に把握できるかもしれない。さらに、近年様々な分野で応用されているドローン (無人航空機) に観測機器を装備し林冠に導入することで、ツリークライミングだけでは到達しにくい箇所での計測が可能となり、ツリークライミングを補間する手立てとして活用できるかもしれない。

「移動性」、「反復性」、「経済性」、「攪乱性」に優れたツリークライミングは、原生林や保護区といった常設の設営が困難な場所における林冠調査や、小規模な予算内での林冠研究での研究を中心に、林冠生物学の発展に今後大きく貢献できると考えられる。本稿で取り上げた課題の解決に向けて、今後、研究調査に適したツリークライミング技術が日本においてさらに普及し、ツリークライミングによる新たな林冠研究の開拓が促進されることを願う。

## 謝 辞

本稿の執筆は 2015 年 3 月に開催された第 62 回日本生態学会鹿児島大会における企画集会「木に登って調べる！～“Tree Climbing”の生態学への応用～」での発表と議論を発端としている。集会に参加して下さった多くの方々、および同期間に開催したツリークライミング体験会に参加して下さった方々に感謝いたします。また、本稿の図 3 を描いていただいた堀田佳那氏、2 名の査読者と本稿の構成についてご助言くださった編集長の伊東明氏に御礼を申し上げます。そして、日頃から協同してツリークライミングを用いた林冠研究をおこない、技術的な指導、意見交換など、様々な場面でご教示くださっているクライマーのみなさまに感謝の意を表します。

## 引用文献

Adams M (2007) Safe and efficient tree ascent: Doubled Rope Techniques (DdRT). *Arborist News*, 15:50-53  
 Akiyama H, Furuki T, Sri-ngernyuang K, Kanzaki M (2011) Alphabetical list of bryophytes occurring in a 15 ha long-term monitoring plot at Doi Inthanon, Northern Thailand. *Bryological Research*, 10:153-164  
 Allee W (1926) Measurement of Environmental Factors in the Tropical Rain Forest of Panama. *Ecology*, 7:273-302

Ambrose A, Sillett S, Koch G, Van Pelt R, Antoine M, Dawson T (2010) Effects of height on treetop transpiration and stomatal conductance in coast redwood (*Sequoia sempervirens*). *Tree Physiology*, 30:1260-1272  
 Anderson D, Koomjian W, French B, Altenhoff S, Luce J (2015) Review of rope-based access methods for the forest canopy: safe and unsafe practices in published information sources and a summary of current methods. *Methods in Ecology and Evolution*, 6:865-872  
 Arévalo R, Betancur J (2006) Vertical distribution of vascular epiphytes in four forest types of the Serranía de Chiribiquete, Colombian Guayana. *Selbyana*, 27:175-185  
 Asner GP, Martin RE, Knapp DE, Tupayachi R, Anderson CB, Sinca F, Vaughn NR, Llactayo W (2017) Airborne laser-guided imaging spectroscopy to map forest trait diversity and guide conservation. *Science*, 355:385-389  
 Asner GP, Mascaro J, Muller-Landau HC, Vieilledent G (2012) A universal airborne LiDAR approach for tropical forest carbon mapping. *Oecologia*, 168:1147-1160  
 Azuma W, Ishii HR, Kuroda K, Kuroda K (2016) Function and structure of leaves contributing to increasing water storage with height in the tallest *Cryptomeria japonica* trees of Japan. *Trees*, 30:141-152  
 Bader MKF, Leuzinger S, Keel SG, Siegwolf RTW, Hagedorn F, Schleppi P, Körner C (2013) Central European hardwood trees in a high-CO<sub>2</sub> future: Synthesis of an 8-year forest canopy CO<sub>2</sub> enrichment project. *Journal of Ecology*, 101:1509-1519  
 Bala G, Caldeira K, Wickett M, Phillips TJ, Lobell DB, C, Mirin A (2007) Combined climate and carbon-cycle effects of large-scale deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104:6550-6555  
 Baldocchi DD, Falge E, Gu L, Olson R, Hollinger DY, Running SW, Anthoni P, Bernhofer Ch, Davis KJ, Evans R, Fuentes J, Goldstein A, Katul G, Law BE, Lee X, Malhi Y, Meyers TP, Munger JW, Oechel WC, Paw U KT, Pilegaard K, Schmid HP, Valentini R, Verma S, Vasala T, Wilson KB, Wofsy SC (2001) FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 82:2415-2434  
 Barker MG, Pinard MA (2001) Forest canopy research: sampling problems, and some solutions. In Linsenmair KE, Davis AJ, Fiala B, Speight MR (ed), *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management*, 23-38. Springer, Netherlands  
 Barker M, Sutton S (1997) Low-tech Methods for Forest Canopy Access. *Biotropica*, 29:243-247  
 Basset Y (2001) Invertebrates in the canopy of tropical rain forests—how much do we really know? *Plant Ecology*, 153:87-107  
 Basset Y, Cizek L, Cuénoud P, Didham RK, Novotny V, Ødegaard F, Roslin T, Tishechkin AK, Schmidl J, Winchester NN, Roubik DW, Aberlenc H, Bail J, Barrios H, Bridle

- JR, Castaño-Meneses G, Corbara B, Curletti G, Duarte da Rocha W, Bakker DD, Delabie JHC, Dejean A, Fagan LL, Floren A, Kitching RL, Medianero E, Gama de Oliveira E, Orivel J, Pollet M, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Schmidt JB, Sørensen L, Lewinsohn TM, Leponce M (2015) Arthropod distribution in a tropical rainforest: tackling a four dimensional Puzzle. *PLoS ONE*, 10(12):e0144110
- Basset Y, Corbara B, Barrios H, Cuénoud P, Leponce M, Aberlenc HP, Bail J, Bito D, Bridle JR, Castaño-Meneses G, Cizek L, Cornejo A, Curletti G, Delabie JHC, Dejean A, Didham RK, Dufrêne M, Fagan LL, Floren A, Frame D, Hallé F, Hardy OJ, Hernandez A, Kitching RL, Lewinsohn TM, Lewis OT, Manumbor M, Medianero E, Missa O, Mitchell AM, Mogia M, Novotny V, Ødegaard F, Gama de Oliveira E, Orivel J, Ozanne CMP, Pascal O, Pinzón S, Rapp M, Ribeiro SP, Roisin Y, Roslin T, Roubik DW, Samaniego M, Schmidl J, Sørensen LL, Tishechkin A, Van Osselaer C, Winchester NN (2007) IBISCA-Panama, a large-scale study of arthropod beta-diversity and vertical stratification in a lowland rainforest: rationale, study sites and field protocols. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Entomologie*, 77:39-69
- Basset Y, Horlyck V, Wright SJ (ed) (2004) Studying forest canopies from above: the international canopy crane network. Smithsonian Tropical Research Institute, Panama City
- Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL (2003) Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge
- Berdeen J, Chamberlain B, Grubb T, Henderson A, Mayo B, Mielk, M, Purcell K, Ringnes D, Roberts M, Stubb D, Thorning M (2015) National tree climbing guide [2015 Electronic Edition]. Tech. Rep. 0567-2819-MTDC. Missoula, MT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Missoula Technology and Development Center
- Binks O, Meir P, Rowland L, da Costa ACL, Vasconcelos SS, de Oliveira AAR, Ferreira L, Christoffersen B, Nardini A, Mencuccini M (2016) Plasticity in leaf-level water relations of tropical rainforest trees in response to experimental drought. *New Phytologist*, 211:477-488
- Chin ARO, Sillett SC (2016) Phenotypic plasticity of leaves enhances water-stress tolerance and promotes hydraulic conductivity in a tall conifer. *American Journal of Botany*, 103:796-807
- Chin ARO, Sillett SC (2017) Leaf acclimation to light availability supports rapid growth in tall *Picea sitchensis* trees. *Tree Physiology*, 37:1352-1366
- Coxson D, Nadkarni N (1995) Ecological roles of epiphytes in nutrient cycles of forest ecosystems. In: Lowman MD, Nadkarni NM (eds), *Forest Canopies, Physiological Ecology*, 495-543. Academic Press Inc., New York
- Dial R, Sillett SC, Spickler JC (2004) "Canopy trekking": a ground-independent, rope-based method for horizontal movement through forest canopies. In: Lowman MD, Rinker HB (eds), *Forest canopies*, 2nd edition, 63-64. Elsevier Academic Press, New York
- Dial R, Tobin SC (2004) Description of arborist methods for forest canopy access and movement. *Selbyana*, 15:24-37
- Drake JE, Tjoelker MG, Aspinwall MJ, Reich PB, Barton CVM, Medlyn BE, Duursma RA (2016) Does physiological acclimation to climate warming stabilize the ratio of canopy respiration to photosynthesis? *New Phytologist*, 211:850-863
- Díaz IA, Sieving KE, Peña-Foxon, Larraí J, Armesto JJ (2010) Epiphyte diversity and biomass loads of canopy emergent trees in Chilean temperate rain forests: A neglected functional component. *Forest Ecology and Management*, 259:1490-1501
- Erdody TL, Moskal LM (2010) Fusion of LiDAR and imagery for estimating forest canopy fuels. *Remote Sensing of Environment*, 114:725-737
- Erwin TL (1982) Tropical forests, their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*, 36:74-75
- Everhart SE, Keller HW, Ely JS (2008) Influence of bark pH on the occurrence and distribution of tree canopy myxomycete species. *Mycologia*, 100:191-204
- Fayle TM, Turner EC, Snaddon JL, Chey VK, Chung AYC, Eggleton P, Foster WA (2010) Oil palm expansion into rain forest greatly reduces ant biodiversity in canopy, epiphytes and leaf-litter. *Basic and Applied Ecology*, 11:337-345
- Flores-Palacios A, García-Franco JG (2001) Sampling methods for vascular epiphytes: their effectiveness in recording species richness and frequency. *Selbyana*, 22:181-191
- Foley JA, Costa M, Delire C, Ramankutty N, Snyder P (2003) Green surprise? How terrestrial ecosystems could affect earth's climate. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1:38-44
- Funk JL, Lerdau MT (2004) Photosynthesis in forest canopies. In: Lowman MD, Rinker HB (eds), *Forest canopies*, 2nd edition, 335-358. Academic Press, New York
- ギヤスライト ジョン (2003) ツリークライミング—樹上の世界へようこそ. 全国林業改良普及協会, 東京
- Gathright J, Yamada Y, Morita M (2006) Comparison of the physiological and psychological benefits of tree and tower climbing. *Urban Forestry & Urban Greening*, 5:141-149
- Gotsch SG, Nadkarni N, Darby A, Glunk A, Dix M, Davidson K, Dawson TE (2015) Life in the treetops: ecophysiological strategies of canopy epiphytes in a tropical montane cloud forest. *Ecological Monographs*, 83:393-412
- Haefke BJ, Spiers AI, Miller WR, Lowman MD (2013) Tardigrades in the canopy: using double rope techniques to conduct sampling along vertical transects. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 116:119-124
- Haefke BJ, Spiers AI, Miller WR, Lowman MD (2014) Tardigrades of the canopy: *Doryphoribius elleneddiei* nov. sp. (Eutardigrada, Parachela, Hypsibiidae), a new species from eastern Kansas, U.S.A. *Transactions of the Kansas*

- Academy of Science, 117:299-304
- Heatwole H, Higgins W (1993) Canopy research methods: a review. *Selbyana*, 14:23
- 日浦 勉 (2000) ジャングルジムで樹冠にアプローチする. *日本生態学会誌*, 50:76-79
- Hosaka T, Yumoto T, Kojima H, Komai F, Noor NSM (2009) Community structure of pre-dispersal seed predatory insects on eleven *Shorea* (Dipterocarpaceae) species. *Journal of Tropical Ecology*, 25:625-636
- Houle A, Chapman CA, Vickery WL (2004) Tree climbing strategies for primate ecological studies. *International Journal of Primatology*, 25:237-260
- 市栄 智明, 市岡 孝朗, 伊東 明 (2009) 野外研究サイトから (12): ランビル・ヒルズ国立公園. *日本生態学会誌*, 59:227-232
- 井上 真理子, 大石 康彦 (2010) 森林教育が包括する内容の分類. *日本林学会誌*, 92:79-87
- Inoue Y, Ichie T, Kenzo T, Yoneyama A, Kumagai T, Nakashizuka T (2017) Effects of rainfall exclusion on leaf gas exchange traits and osmotic adjustment in mature canopy trees of *Dryobalanops aromatica* (Sipterocarpaceae) in a Malaysian tropical rain forest. *Tree Physiology*, 37:1301-1311
- 乾 陽子 (2016) アリ植物共生系に見られる多様な種間関係の化学生態. *日本生態学会誌*, 66:407-412
- 乾 陽子, 市岡 孝朗 (2016) ランビルヒルズ国立公園における林冠節足動物研究: 調査地の紹介と企画趣旨. *日本生態学会誌*, 66:391-395
- 石田 清, 日浦 勉 (1994) アオダモの繁殖生態 (II) - 送粉特性 -. *日林北支論*, 42:61-63
- 石井 弘明 (2000) 北米温帯針葉樹林における単ロープ法を用いた林冠研究—巨大樹木にどう登るか?—. *日本生態学会誌*, 50:65-70
- Ishii HR, Azuma W, Kuroda K, Sillett SC (2014) Pushing the limits to tree height: could foliar water storage compensate for hydraulic constraints in *Sequoia sempervirens*? *Functional Ecology*, 28:1087-1093
- Ishii HR, Cavaleri MA (2017) Canopy ecophysiology: exploring the terrestrial ecosystem frontier. *Tree Physiology*, 37:1263-1268
- Ishii HR, Minamino T, Azuma W, Hotta K, Nakanishi A (2018) Large, retained trees of *Cryptomeria japonica* functioned as refugia for canopy woody plants after logging 350 years ago in Yakushima, Japan. *Forest Ecology and Management*, 409:457-467
- Ishii HT, Jennings GM, Sillett SC, Koch GW (2008) Hydrostatic constraints on morphological exploitation of light in tall *Sequoia sempervirens* trees. *Oecologia*, 156:751-763
- Ishii HT, Tanabe S, Hiura T (2004) Exploring the relationships among canopy structure, stand productivity, and biodiversity of temperate forest ecosystems. *Forest Science*, 50:342-355
- Jepson J (2000) *The Tree Climber's Companion*. Beaver Tree Publishing, Longville, Minnesota
- Kanzaki M, Sri-ngernyuang K (2012) Diversity and dynamics of epiphyte, hemiepiphyte, and parasite in tropical forests of Doi Inthanon National Park (2008-2012). Complete Report of Thailand-Japan Cooperative Research Project (2008-2012), National Research Council of Thailand
- 粕谷 英一 (2001) 野外調査における事故防止のために. *日本生態学会誌*, 51:41-43
- Kato E, Hiura T (1999) Fruit set in *Styrax obassia* (Styracaceae): the effect of light availability, display size, and local floral density. *American Journal of Botany*, 86:495-501
- Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD (2004) The limits to tree height. *Nature*, 428:851-854
- Köhler L, Tobón C, Frumau KFA, Bruijnzeel LA (Sampurno) (2007) Biomass and water storage dynamics of epiphytes in old-growth and secondary montane cloud forest stands in Costa Rica. *Plant Ecology*, 193:171-184
- 小池 文人, 日浦 勉 (2000) 林冠研究の方法と意義. *日本生態学会誌*, 50:57-59
- Krömer T, Kessler M, Gradstein SR (2007) Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the Bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology*, 189:261-278
- Laman TG (1995) Safety recommendations for climbing rain forest trees with "single rope technique". *Biotropica*, 27:406-409
- Lewinsohn T, Novotny V, Basset Y (2005) Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36:597-620
- Lewis OT, Gripenberg S (2008) Insect seed predators and environmental change. *Journal of Applied Ecology*, 45:1593-1599
- Loiselle BA (1988) Bird abundance and seasonality in a Costa Rican lowland forest canopy. *Condor*, 90:761-772
- Lowman MD (2009) Canopy research in the twenty-first century: a review of arboreal ecology. *Tropical Ecology*, 50:125-136
- Lowman MD, Bouricius B (1995) The construction of platforms and bridges for forest canopy access. *Selbyana*, 16:179-184
- Lowman MD, Rinker HB (2004) *Forest Canopies*, Second Edition. Elsevier Academic Press, Oxford
- Lowman MD, Schowalter TD (2012) Plant science in forest canopies - the first 30 years of advances and challenges (1980-2010). *New Phytologist*, 194:12-17
- Lowman MD, Schowalter TD, Franklin JF (2012) *Methods in Forest Canopy Research*. University of California Press, California
- Maher J (2006) *Canopy Access: Beyond Basic Single Rope Technique*. Institute for Tropical Ecology and Conservation, 1-11
- Malcolm JR (2004) Ecology and conservation of canopy mammals. In: Lowman MD, Rinker HB (eds), *Forest canopies*, 2nd edition, 297-331. Academic Press, New York

- 真板 昭夫, 相沢 美沙子, 小澤 一雄 (2008) 教育実践報告「みどり体験交流事業」山の体験ワークショップ参加報告--森のアーティストになろう、森はこどもの夢作り ツリークライミング体験&作って、登って体いっぱい自然を感じよう。京都嵯峨芸術大学紀要, 33:57-67
- 南野 拓也, 高嶋 敦史, 吉田 茂二郎, 石井 弘明 (2015) ヤクスギに着生する木本植物群落の構造。植生学会誌, 32:57-63
- Miyazaki Y, Hiura T, Funada R (2007) Allocation of photo-assimilated  $^{13}\text{C}$  from reproductive and non-reproductive shoots to fruits in *Styrax obassia*. Plant Specie Biology, 22:53-57
- Murawski SA (1993) Climate change and marine fish distributions: forecasting from historical analogy. Transactions of the American Fisheries society, 122:647-658
- Nadkarni NM (1994) Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. American Zoologist, 34:70-78
- Nadkarni NM, Matelson TJ (1989) Bird use of epiphyte resources in neotropical trees. Condor, 91:891-907
- Nadkarni NM, Merwin MC, Nieder J (2001) Forest canopies, plant diversity. Encyclopedia of Biodiversity, 3:27-40
- Nadkarni NM, Parker GG, Lowman MD (2011) Forest canopy studies as an emerging field of science. Annals of Forest Science, 68:217-224
- Nadkarni NM, Schaefer D, Matelson TJ, Solano R (2004) Biomass and nutrient pools of canopy and terrestrial components in a primary and a secondary montane cloud forest, Costa Rica. Forest Ecology and Management, 198:223-236
- Nakagawa M, Itioka T, Momose K, Yumoto T, Komai F, Morimoto K, Jordal BH, Kato M, Kaling H, Hamid AA, Inoue T, Nakashizuka T (2003) Resource use of insect seed predators during general flowering and seeding events in a Bornean dipterocarp rain forest. Bulletin of Entomological Research, 93:455-466
- Nakamura A, Kitching RL, Cao M, Creedy TJ, Fayle TM, Freiberg M, Hewitt CN, Itioka T, Koh LP, Ma K, Malhi Y, Mitchell A, Novotny V, Ozanne CMP, Song L, Wang H, Ashton LA (2017) Forests and their canopies: achievements and horizons in canopy science. Trends in Ecology and Evolution, 32:438-451
- 中村 こずえ, 佐野 淳之 (2013) 開放型チャンバーによる温暖化実験がコナラ堅果の発達に与える影響。日本生態学会誌, 63:1-9
- 中村 こずえ, 佐野 淳之 (2015) 開放型チャンバーによる温暖化実験がコナラの繁殖に与える影響。日本生態学会誌, 65:227-240
- Nakamura M, Makoto K, Tanaka M, Inoue T, Son Y, Hiura T (2016) Leaf flushing and shedding, bud and flower production, and stem elongation in tall birch trees subjected to increases in aboveground temperature. Trees, 30:1535-1541
- Nakamura M, Muller O, Tayanagi S, Nakaji T, Hiura T (2010) Experimental branch warming alters tall tree leaf phenology and acorn production. Agriculture and Forest Meteorology, 150:1026-1029
- Nakanishi A, Sungpalee W, Sri-ngernyuang K, Kanzaki M (2013) Determination of epiphyte biomass composition and distribution with a three-dimensional mapping method in a tropical montane forest in northern Thailand. Tropics, 22:27-37
- Nakanishi A, Sungpalee W, Sri-ngernyuang K, Kanzaki M (2016) Large variations in composition and spatial distribution of epiphyte biomass on large trees in a tropical montane forest of northern Thailand. Plant Ecology, 217:1157-1169
- Norby RJ, Zak DR (2011) Ecological lessons from free-air  $\text{CO}_2$  enrichment (FACE) experiments. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 42:181-203
- Ozanne CMP, Anhof D, Boulter SL, Keller M, Kitching RL, Körner C, Meinzer FC, Mitchell AW, T. Nakashizuka T, Silva Dias PL, Stork NE, Wright SJ, Yoshimura M (2003) Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. Science, 301:183-186
- Palminteri S, Powell G, Asner GP (2012) LiDAR measurements of canopy structure predict spatial distribution of a tropical mature forest primate. Remote Sensing of Environment, 127:98-105
- Perry DR (1978) A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. Biotropica, 10:155-157
- Picart L, Forget PM, D'Haese CA, Daugeron C, Beni S, Bounzel R, Kergesse E, Legendre F, Muriene J, Guilbert E (2014) The Cafotrop method: an improves rope-climbing method for access and movement in the canopy to study biodiversity. Ecotropica, 20:45-52
- Reynolds BC, Crossly DA (1995) Use of a canopy walkway for collecting arthropods and assessing leaf area removed. Selbyana, 16:21-23
- Romanski, J, Pharo EJ, Kirkpatrick JB (2011) Epiphytic bryophytes and habitat variation in montane rainforest, Peru. The Bryologist, 117:720-731
- Roubik DW (1993) Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum "preferences". Journal of Insect Behaviour, 6:659-673
- Running SW, Baldocchi DD, Turner DP, Gower ST, Bakwin PS, Hibbard KA (1999) A global terrestrial monitoring network integrating tower fluxes, flask sampling, ecosystem modeling and EOS satellite data. Remote Sensing of Environment, 70:108-127
- Ryan MG, Yoder BJ (1997) Hydraulic limits to tree height and tree growth. BioScience, 47:235-242
- Saeki I, Niwa S, Osada N, Hyodo F, Ohta T, Oishi Y, Hiura T (2017) Adaptive significance of arboreality: field evidence from a tree-climbing land snail. Animal Behavior, 127:53-66
- Sanger JC, Kirkpatrick JB (2015) Moss and vascular epiphyte distributions over host tree and elevation gradients in

- Australian subtropical rainforest. *Australian Journal of Botany*, 63:696–704
- 関 剛 (2000) 素登りによる樹冠への到達と樹冠内での動作について: 手足を主体にして登るには. *日本生態学会誌*, 50:60–64
- Shiraki A, Azuma W, Kuroda K, Ishii HR (2017) Physiological and morphological acclimation to height in cupressoid leaves of 100-year-old *Chamaecyparis obtusa*. *Tree Physiology*, 37:1327–1336
- Sillett SC, Rambo TR (2000) Vertical distribution of dominant epiphytes in Douglas-fir forests of the central Oregon Cascades. *Noethwest Science*, 74:44–49
- Sillett SC, Van Pelt R, Koch GW, Ambrose AR, Carroll AL, Antoine ME, Mifsud BM (2010) Increasing wood production through old age in tall trees. *Forest Ecology and Management*, 259:976–994
- Sillett SC, Van Pelt R, Kramer RD, Carroll AL, Koch GW (2015) Biomass and growth potential of *Eucalyptus regnans* up to 100 m tall. *Forest Ecology and Management*, 348:78–91
- Slot M, Sánchez C, Gerber S, Lichstein J, Winter K, Kitajima K (2014) Thermal acclimation of leaf respiration of tropical trees and lianas: response to experimental canopy warming, and consequences for tropical forest carbon balance. *Global Change Biology*, 20:2915–2926
- Smith-Ramírez C, Martínez P, Díaz I, Galaz M, Armesto JJ (2016) Upper canopy pollinators of *Eucryphia cordifolia* Cav., a tree of South American temperate rain forest. *Journal of Insect Biodiversity*, 4(9):1–7
- Spickler JC, Sillett SC, Marks SB, Welsh Jr. HH (2006) Evidence of a new niche for a North American salamander: *Aneides vagrans* residing in the canopy of old-growth redwood forest. *Herpetological Conservation and Biology*, 1:16–27
- Sporn SG, Bos MM, Kessler M, Gradstein SR (2010) Vertical distribution of epiphytic bryophytes in an Indonesian rainforest. *Biodiversity and Conservation*, 19:745–760
- Stork N (2007) Australian tropical forest canopy crane: New tools for new frontiers. *Austral Ecology*, 32:4–9
- Stork NE, Wright SJ, Mulkey SS (1997) Craning for a better view: the Canopy Crane Network. *Trends in Ecology and Evolution*, 12:418–420
- 隅田 明洋 (2000) 一本梯子を使って木に登る. *日本生態学会誌*, 50:71–75
- Sutton SL (2001) Alice grows up: canopy science in transition from Wonderland to Reality. *Plant Ecology*, 153:13–21
- Takeda H, Abe T (2001) Templates of food-habitat resources for the organization of soil animals in temperate and tropical forests. *Ecological Research*, 16:961–973
- 滝谷 美香, 水井 憲雄, 寺澤 和彦, 梅本 清 (1998) 落葉広葉樹35種の結実豊凶に関する資料. *北海道林業試験場報告*, 35:31–41
- 田中 浩 (1995) 樹木はなぜ種子生産を大きく変動させるのか. *個体群生態学会報*, 52:15–23
- Van Pelt R, Sillett S, Kruse W, Freund J, Kramer R (2016) Emergent crowns and light-use complementarity lead to global maximum biomass and leaf area in *Sequoia sempervirens* forests. *Forest Ecology and Management*, 375:279–308
- Voelker SL, Brooks JR, Meinzer FC, Anderson R, Bader MKF, Battipaglia G, Becklin KM, Beerling D, Bert D, Betancourt JL, Dawson TE, Domec JC, Guyette RP, Korner C, Leavitt SW, Linder S, Marshall JD, Mildner M, Ogee J, Panyushkina I, Plampton HJ, Pregitzer KS, Saurer M, Smith AR, Siegwolf RTW, Stambaugh MC, Tallhelm AF, Tardif JC, Van de Water PK, Ward JK, Wingate L (2016) A dynamic leaf gas-exchange strategy is conserved in woody plants under changing ambient CO<sub>2</sub>: evidence from carbon isotope discrimination in paleo and CO<sub>2</sub> enrichment studies. *Global Change Biology*, 22:889–902
- Wang K, Dickinson RE (2012) A review of global terrestrial evapotranspiration: observation, climatology, and climatic variability. *Reviews of Geophysics*, 55:RG2005
- Wells K, Pfeiffer M, Lakim MB, Linsenmair EK (2004) Use of arboreal and terrestrial space by a small mammal community in a tropical rain forest in Borneo, Malaysia. *Journal of Biogeography*, 31:641–652
- Whitmore TC (1984) *Tropical Rain Forests of the Far East*. Claradon Press, Oxford
- Williams CB, Reese Naesborg R, Dawson TE, Cavaleri M (2017) Coping with gravity: the foliar water relations of giant sequoia. *Tree Physiology*, 37:1312–1326
- Wolf JHD (1994) Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the northern Andes. *Vegitatio*, 112:15–28
- Woods CL, Cardelús CL, DeWalt SJ (2015) Habitat associations of vascular epiphytes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*, 103:421–430
- Woodruff DR, Bond BJ, Meinzer FC (2004) Does turgor limit growth in tall trees? *Plant, Cell & Environment*, 27:229–236
- Youngentob KN, Zdenek C, van Gorsel E (2016) A simple and effective method to collect leaves and seeds from tall trees. *Methods in Ecology and Evolution*, 7:1119–1123
- 全国林業改良普及協会 (編) (2011) 林業現場人 道具と技 Vol.5 特殊伐採という仕事. 全国林業改良普及協会, 東京
- 全国林業改良普及協会 (編) (2014) 林業現場人 道具と技 Vol.10 大公開 これが特殊伐採の技術だ. 全国林業改良普及協会, 東京
- Zotz G (2013) The systematic distribution of vascular epiphytes—a critical update. *Botanical Journal of Linnean Society*, 171:453–481