

特集 ニホンジカの森林生態系へのインパクト—芦生研究林

論 文

芦生上谷流域の植物多様性と群集構造

—トランセクトネットワークによる植物群集と希少植物の検出—

阪口 翔太*・藤木 大介**・井上みずき***・高柳 敦*

Plant species diversity and community structure of old-growth beech forest in Kamitani, Ashiu, Kyoto

—Community structure and endangered plant species detected by gradsect networks—

Shota SAKAGUCHI*, Daisuke FUJIKI**, Mizuki INOUE*** and Atsushi TAKAYANAGI*

京都大学芦生研究林の北東部に位置する上谷流域の天然林において、集水域スケールでの植物群集構造と植物多様性、希少植物の分布状況について調査を行った。その結果、芦生上谷流域には4つの植物群集単位を認めるのが適当であること、それらの群集が地形要因によって規定され、モザイク状に分布しているというのが本地域の植物群集構造の特徴であることが明らかにされた。植物多様性については、尾根地形に出現する群集よりも谷地形に出現する群集で種多様性が高く、とくに森林下層空間に生育している草本種やシダ植物種が豊富であることが明らかとなった。また、着生種を含む24種のレッドデータブック記載種を確認することができた。近年、芦生研究林ではニホンジカによる下層植生の改変やカシノナガキクイムシによるミズナラ大径木の集団枯損が発生しており、前者は植物多様性や植物群集組成に対して、また後者は希少着生植物相に負の影響をもたらすことが懸念される。

キーワード：植物多様性、群集構造、希少植物、着生植物、ニホンジカ

Plant community structure, species diversity, and existences of endangered species were investigated in the old-growth beech forest in Kamitani area, northern part of Kyoto university forest of Ashiu. Utilizing *gradsect* networks of total 3390m long, we first clarified that four types of plant communities dominated in the forest and the distribution patterns of these communities were strongly associated with topography. The communities developing in the streamside sites were more species-rich than the ones in the ridge sites. There were considerably higher occurrences of the forest floor plants, such as herb and fern species, in the streamside communities than the ridge communities. This compositional differences in plant life form between the communities can explain the higher internal α diversity in the streamside communities. Total 24 species of red-listed plants including 7 epiphytic species were detected in our survey. In recent years, the overabundance of sika deer and the mass mortality of fagaceous trees caused by the attacks of ambrosia beetles are reported in the study area. Our results suggest these two ecological factors would have negative impacts on plant species diversity and composition in the forest floor and survivals of epiphytic species respectively.

Key words: Plant species diversity, Community structure, Endangered plant, Epiphyte, Sika deer

1. はじめに

京都大学芦生研究林には2000haにおよぶ自然度の高いブナ天然林が存在し、そこで観察される植物多様性やフロラの価値は多くの研究者によって指摘されてきた(中井, 1941; 寺内・加藤, 1992; YASUDA & NAGAMASU, 1995; 渡辺, 2008)。芦生地域のフロラを過去の植物目録

と現存するさく葉標本をもとにして報告したYASUDA & NAGAMASU (1995)によると、芦生研究林からは126科438属801種に及ぶ種子植物が記録されている。とりわけ、植物地理学上で芦生地域を重要な分布地点とするニッコウキスゲ *Hemerocallis dumortieri* var. *esculenta* やモミジカラマツ *Trautvetteria caroliniensis* var. *japonica*, サンカヨウ *Diphylleia grayi* などの植物や、モミジチャ

* 京都大学大学院農学研究科 森林科学専攻

** 兵庫県立大学 自然・環境科学研究所/兵庫県森林動物研究センター

*** 秋田県立大学 生物資源学部 生物環境科学科

* Graduate School of Agriculture, Kyoto University

** Graduate school of University of Hyogo

*** Department of Biological Environment, Akita Prefectural University

ルメルソウ *Mitella acerina* などの地域固有植物、サルメンエビネ *Calanthe tricarinata*, スギラン *Lycopodium cryptomerinum* などの多くの希少植物が生育していることは特筆に値する。

しかし近年、その貴重なフロラの質を低下させかねない問題が2つ生じつつある。一方は、ニホンジカ *Cervus nippon* (以下シカ) の採食圧の急激な高まりによるものであり、もう一方はカシノナガキクイムシ *Platypus quercivorus* のミズナラ *Quercus crispula* 大径木へのマサアタックによるものである。シカ採食圧の高まりは芦生研究林やその周辺地域の下層植生を構成する植物個体群の衰退をもたらした(カツラカワアザミ(藤井, 2007); チマキザサ(田中ら, 本特集); ハイイヌガヤ(福田ら, 本特集)), 結果として植物群集の単純化とシカ不嗜好性植物の分布拡大を引き起こしている(KATO & OKUYAMA, 2004; 加藤, 2006)。さらに KATO & OKUYAMA (2004) が指摘したように、シカの過採食圧による植物多様性の低下は、植物を資源として利用する訪花昆虫や潜葉虫の多様性低下を連鎖的に引き起こしている。一方、カシノナガキクイムシはブナ科樹木にとっての病原菌 *Raffaelea quercivora* を媒介することによって、研究林内のミズナラ大径木を次々に枯死させている(京都大学フィールド科学教育研究センター, 2004)。ミズナラは芦生研究林における重要な林冠構成樹種である(山中ら, 1993; 大畠ら, 1994) のと同時に、大径木の樹幹は多くの希少着生植物のハビタットとしても機能している。今後もミズナラの集団枯損現象が進行するならば、希少着生植物相への影響は避けがたいものとなるだろう。

このような植物多様性の危機に直面している現在、幅広い分類群を対象として芦生地域の植物多様性を量的に評価することが求められている。植物多様性は植物群集の特性の一つとして捉えることができるため、植物多様性の解明は植物群集構造の解明と表裏一体の関係にあるといえる。植物多様性を評価する際には、出来る限り均質な群集ごとに調査を実施するべきである。なぜならば、複数の異質な群集を含む地域の植物多様性を推定したとしても、それぞれの群集の占める割合に依存して、その推定値は変化しうるからである(MAGURRAN, 2004)。芦生研究林では、標高の変化や土壌の乾湿度勾配、土壌中の無機態窒素量や林床での光環境の変動などに応じて、樹木群集の種組成が変化するという報告がなされている(吉村, 1965; 「天然林の生態」研究グループ, 1972; TATENO & TAKEDA, 2003)。また低木層や草本層の種組成も、大きくは樹木群集に対応して変動することが指摘されている(吉村, 1965; 「天然林の生態」研究グループ, 1972)。とくに、比較的小さい空間スケールであ

る集水域単位において、樹木群集組成に空間的異質性が検出されていることから(山中ら, 1993; 大畠ら, 1994; TATENO & TAKEDA, 2003; 岡田, 2006)、同等のスケールで低木・草本群集の種組成変動が生じている可能性が高い。したがって、植物多様性に関する有用な知見を得るためには、まずは集水域という空間スケールで植物群集単位を見出すのが適当であると考えられた。さらに、このようにして検出された群集の分布が環境要因によって十分に予測可能なものである場合には、保全上有効な植物群集単位として利用できる可能性がある(MARGULES & SARKAR, 2007)。

また、芦生研究林で過去に生育記録のある多くの希少植物は、1995年の時点ですら十分には確認されていない(YASUDA & NAGAMASU, 1995)。一般に希少植物は分布密度が低く、それだけで確率的過程によって絶滅リスクが高くなりやすいが、シカ採食圧やミズナラの集団枯損のような決定論的過程が加われば、さらに地域個体群の絶滅リスクが高まることが危惧される。よって、研究林内においてそうした種の生育を再確認し、その出現頻度や生育環境の特性を明らかにすることが急がれている。とくに、希少植物がどのような植物群集単位に集中的に出現するのかを把握できれば、効率的な種の保全管理が可能になるだろう。

以上のことから、本研究では芦生研究林の北東部に位置する上谷流域を調査地に設定し、1) 流域内の植物群集としてどのような単位を認めるのが適当なのかを明らかにすること、2) 各群集の特徴を植物多様性と空間分布様式という点から明らかにすること、3) 希少植物の出現頻度と分布特性を明らかにする、という3点を研究目的とした。連続的に変化する植物群集を網羅的にサンプリングし、加えて生育密度が低いと期待される希少植物を検出するために、トランセクトネットワークを用いた植生調査を実施した。

2. 材料と方法

2. 1 調査地

京都大学芦生研究林(lat. 35° 18' N, long. 135° 43' E)は京都盆地の北約 35km、標高 355 ~ 959m の地点に位置し、研究林内には近畿地方最大級のブナ天然林(2000ha)が残存する(環境庁編, 1988; 深町ら, 1996)。芦生研究林の北東部に位置する上谷流域には特に自然度の高い冷温帯性針広混交林が保全されており、研究林内でも特に植物多様性が高い地域の一つとなっている。上谷流域では集水域内の斜面系列に沿って優占樹種が連続的に変化し、斜面上・中部では主にアシウスギ

Cryptomeria japonica var. *radicans* が、斜面下部では主にブナ *Fagus crenata* が、そして谷部を中心にトチノキ *Aesculus turbinata* やサワグルミ *Pterocarya rhoifolia* が林冠を構成している (山中ら, 1993). 土壌は大部分が褐色森林土となっており, B_d 型が大部分を占めているが, 尾根地形の乾燥地には B_{bd} 型土壌も見られる. また, 沢沿いには B_E 型や B_F 型土壌が, 標高 800m 以上の稜線にはポドゾル性土壌が局所的に認められる (上田ら, 1993). 本調査地から 900m 離れた地点 (長治谷小屋; 標高 680m) での観測によると, 年平均気温は 11.5℃, 年平均降水量は 2821mm, 年最大積雪深が 200 ~ 300cm となり, 標高が 277m 低い研究林事務所に比べるとより寒冷湿潤な気候下にある (安藤ら, 1989). 上谷地域を貫流している由良川源流の両岸には, ほぼ同じ規模の枝谷が並んで位置しており, これらの集水域における植生は類似度が高い. よって代表的な枝谷において網羅的な植生サンプリングを行うことで, 上谷流域の植物多様性やその群集構造を把握することが可能である. 我々は上谷流域を代表的する集水域として, 北に開けた 2 つの枝谷 (K 谷 (19ha) と U 谷 (13ha)) を調査地に選定した (Figure 1, lat. 35° 21' N, long. 135° 44' E, alt. 654 ~ 796m). これらの枝谷では, 集水域の中心に谷主線 (トランセクトライン S1, S3; Figure 1) が走り, その源頭部や両岸にはチャートが露出する急峻な側谷 (トランセクトライン S2, S4; Figure 1) が複数形成されている.

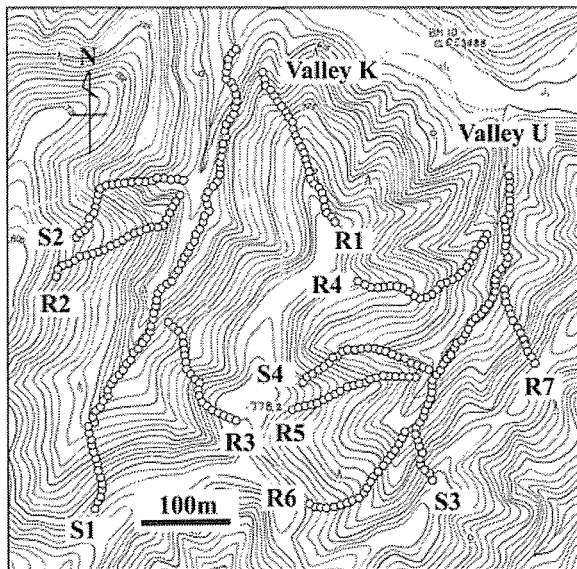


図 1. 調査地図. 白抜きの各小円は一つのコドラートを表しており, それらの連なりがトランセクトライン (谷線ライン S1-S4, 尾根ライン R1-R7) を形成している.

Figure 1. Map of the study site constituted of two adjacent valley. Each circle indicates (a single) transect site, and the sequences of the circles show 11 transect lines, some of which are running along stream (S1-S4) and others along ridge lines (R1-R7).

集水域の境界部には幅広くなだらかな尾根が発達しており, そこにはアシウスギが純林を形成している.

空間的異質性の大きい地域の生物多様性を効率的にサンプリングするために, GILLISON & BREWER (1985) は *gradsect* (gradient-directed transect) を提案した. これは, 調査地域における主要な環境傾度を通過するようにベルトトランセクトを配置するという考え方に基づいている. *gradsect* によるサンプリング手法を用いれば, 短いトランセクト距離でも大きな環境傾度を通過することになるため, より効率的に地域の生物多様性を網羅できることが報告されている (WESSELS et al., 2004). 本研究ではこの *gradsect* を採用し, 計 11 本のベルトトランセクト (総延長 3390m, 幅 4m) から成るトランセクトネットワークを調査地に設置した. これらは集水域内での環境傾度がもっとも大きくなるように, 7 本を尾根線沿い (トランセクトライン R1-R7) に, 4 本を谷線に沿って設置し (トランセクトライン S1-S4), 合計 339 個のコドラート (各 4m × 10m; 40m²) に分割した (Figure 1). 各コドラートにおいて, 地上に植物体が出現しているシダ植物以上の全ての維管束植物を対象に出現の有無を記録した. また, 本調査地では樹幹に着生植物が生育していることがあることから, 双眼鏡を用いて着生植物の有無を確認した. 以上, 全ての植生サンプリング調査は 2006 年 8 ~ 10 月に行った.

2. 2. データ解析

本研究ではトランセクトネットワーク全体の植物多様性を α 多様性 (集水域スケール), 分割したコドラート内にみられる植物多様性を Internal α 多様性, そしてコドラート間での種組成変化の程度を Internal β 多様性と定義する. また出現した植物は, 生活型によって 7 つのカテゴリ (木本種・低木種・多年生草本種・1・2 年生草本種・つる性植物種・シダ植物種・着生植物種) に分類して解析に用いた (詳細は Appendix を参照). ただし, つる性植物種というカテゴリには木本性と草本性の種が両方含まれており, 着生植物種というカテゴリには, 種子植物・シダ植物という生物分類群, 木本種・草本種という機能分類群が含まれている. 希少植物の評価基準としては, 3 種類のレッドデータブック (RDB) の希少種指定を採用した (環境省 RDB (環境省自然保護局野生生物課, 2000), 近畿地方版 RDB (レッドデータブック近畿研究会, 2001), 京都府 RDB (京都府企画環境部環境企画課, 2002)).

調査地にみられる植物群集構造を解析するために, TWINSpan 法 (Two-way indicator species analysis; HILL, 1979) を用いて 339 個のコドラートを分類した.

TWINSPAN は指標種を利用して、調査コードラートと種を同時に階層分類する解析手法である。TWINSPAN はその手法上の有用性に加えて、サンプリングエラーやノイズの多いデータに対しても適用可能であるという頑健性をもっている (GAUCH & WHITTAKER, 1981) ことから、群集生態学研究に多用されている。本研究では、コードラート上に出現した植物種を 0/1 という 2 値でデータ入力し、コードラートと植物種から構成されるマトリクスを作成した。このようにして得られたデータセットについて、PC-ORD ver. 4 (MjM Software Design; McCUNE & MEFFORD, 1999) を用いて TWINSPAN 解析を行った。ただし、解析パラメータは最大指標種数 5、最大分類レベル 3、最小分類群数 5 と設定した。

分割された植物群集を構成する植物種数を把握するために、群集ごとに種数面積曲線を作成し、ジャックナイフ法によって種数を推定した。ジャックナイフ法はサンプルの中に 1 回 (1 次ジャックナイフ (式 1); HELTSHE & FORRESTOR, 1983) あるいは 2 回 (2 次ジャックナイフ (式 2); BURNHAM & OVERTON, 1978) だけ出現した、稀な種の数から以下の式に基づいて母群集を構成する総種数を推定する方法である。

$$S_{\text{jack1}} = S_{\text{obs}} + Q_1 \left(\frac{m-1}{m} \right) \quad (\text{式 1})$$

$$S_{\text{jack2}} = S_{\text{obs}} + \left[\frac{Q_1(2m-3)}{m} - \frac{Q_2(m-2)^2}{m(m-1)} \right] \quad (\text{式 2})$$

ただし、 S_{obs} : 観察された種数、 Q_n : サンプル中に n 回だけ出現した種数、 m : サンプルサイズとする。

TWINSPAN 解析によって認識された植物群集について、Internal α 多様性に群間で差があるのかどうかを

Kruskal-Wallis 検定によって解析した。群間で差が認められた場合には、続けて Bonferroni 不等式に基づいて多重比較を行った。以上の解析は、ソフトウェア R ver. 2.5.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2007) を用いて行った。

3. 結果

3. 1. 上谷流域の植物群集構造

植生調査を実施した 339 個のコードラートは、3 段階にわたる TWINSPAN 分類によって 8 つの植物群集単位にまで細分化された (Figure 2)。

1) TWINSPAN 第 1 分類

TWINSPAN 第 1 分類によって、339 個のコードラートはミヤマカタバミ *Oxalis griffithii*, ジュウモンジシダ *Polystichum tripterum*, リョウメンシダ *Arachniodes standishii* を指標種とする 181 コドラートと、ハイイヌツゲ *Ilex crenata* var. *paludosa*, シノブカグマ *Arachniodes mutica* を指標種とする 158 コドラートに分類された (Figure 2)。前者の植物群集 (以下 S 群集; Streamside community) が、谷部に設置されたトランセクトライン S1-S4 の 90.6% に出現していたのに対し、後者の群集 (以下 R 群集; Ridge community) は尾根部に設置されたトランセクトライン R1-R7 の 92.7% に分布していた (Figure 3a)。

2) TWINSPAN 第 2 分類

以上の 2 つのコードラート群は TWINSPAN 第 2 分類により、さらに 4 つの植物群集に分類された (Figure 2)。S 群集に分類された 181 コドラートは、谷主線トランセクト (ライン S1 や S3) の中下部に分布する植物群集 (以下 LS 群集; Lower Streamside community) と、谷側線トランセクト (S2 や S4) や谷主線トランセ

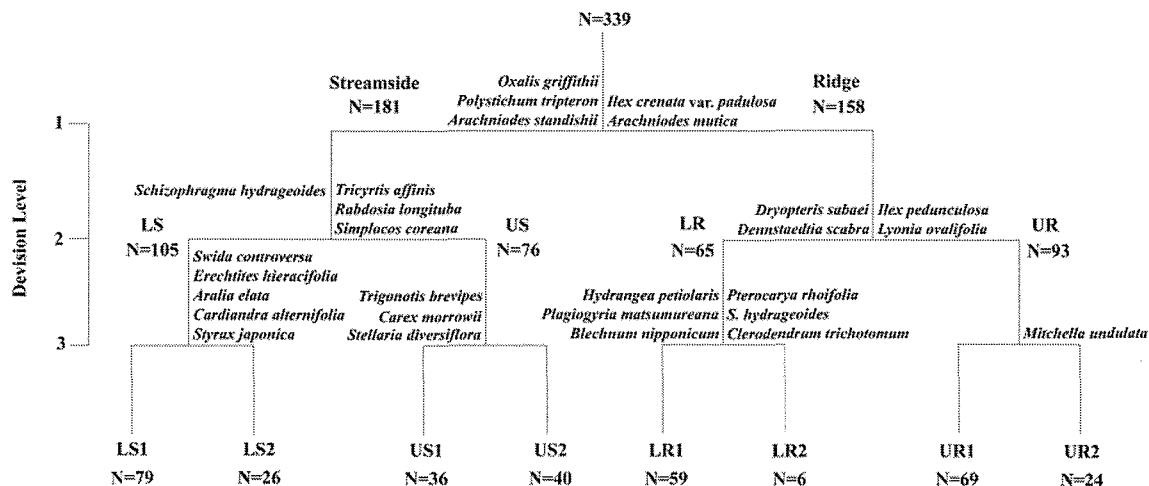


図 2. 全 339 調査地点サンプルに関する TWINSPAN 分類木。枝の分岐部分には分類指標種が示されている。

Figure 2. Two-way indicator species analysis dendrogram of 339 vegetation samples. Indicator species for each division are shown at clade nodes.

クト上部に分布の中心を持つ植物群集（以下 US 群集；Upper Streamside community）に分類された（Figure 3b）。LS 群集は、105 コドラートにおいて観察された。指標種であるイワガラミ *Schizophragma hydrangeoides* (LS:US=91:17; LS 群集と US 群集における出現頻度)をはじめとし、サンインクワガタ *Veronica muratae* (24:5), オオバアサガラ *Pterostyrax hispida* (28:2), ヒカゲミツバ *Spuriopimpinella nikoensis* (30:4), オシダ *Dryopteris crassirhizoma* (30:4), タネツケバナ *Cardamine flexuosa* (30:8), ホクリクネコノメ *Crysosplenium fauriei* var. *fauriei* (37:4), ダンドボロギク *Crassocephalum crepidoides* (39:5), シノブ *Davallia mariesii* (27:7), タニギキョウ *Peracarpa carnosae* var. *circaeoides* (54:12), トチノキ (57:13), ミヤマイタチシダ *Dryopteris sabaei* (41:6) の 11 種が、US 群集よりも LS 群集に出現頻度が偏っていると判定された。US 群集は 76 コドラートにおいて出現し、ヤマジノホトトギス *Tricyrtis affinis* (LS:US=15:57), アキチウジ *Rabdosia longituba* (2:36), タンナサワフタギ *Symplocos coreana* (1:35) の 3 種を指標種として LS 群集から区別された。US 群集にはそれらの指標種のほかに、ハウチワカエデ *Acer japonicum* (3:16), ベニバナボロギク *Crassocephalum crepidoides* (4:18), ウスヒメワラビ *Acystopteris japonica* (10:19), ハクウンボク *Styrax obassia* (6:19), クサギ *Clerodendrum trichotomum* (11:19), タニウツギ *Weigela hortensis* (12:29), アカショウマ *Astilbe thunbergii* (7:36), ヤマボウシ *Benthamidia japonica* (11:31), ヒサカキ *Eurya japonica* (4:16), コアジサイ *Hydrangea hirta* (2:32), スミレサイシン *Viola vaginata* (22:39), ツタウルシ *Rhus ambigua* (15:22), ミズナラ (12:28), アカシデ *Carpinus laxiflora* (19:34), シシガシラ *Blechnum nipponicum* (18:31), ヤマソテツ *Plagiogyria matsumureana* (20:37), クロモジ *Lindera umbellata* var. *umbellata* (8:22), ハイイヌツゲ (9:17) の 18 種が偏在していた。

R 群集に分類された 158 コドラート群は、LR 群集と UR 群集という 2 つの植物群集に分類された。LR 群集 (Lower Ridge community) は、尾根部トランセクト (ライン R1-7) の中下部と谷側線トランセクト (ライン S2, S4) 上部に主に分布する 65 コドラートで見られた (Figure 3b)。LR 群集はミヤマイタチシダ (LR:UR=33:3), コパノイシカグマ *Dennstaedtia scabra* (37:11), アカシデ (35:15) を指標種とし、14 種の植物 (ノブドウ *Ampelopsis brevipedunculata* var. *heterophylla* (18:2), ハクウンボク (14:0), ムラサキシキブ *Callicarpa japonica* (20:5), ウリハダカエデ *Acer*

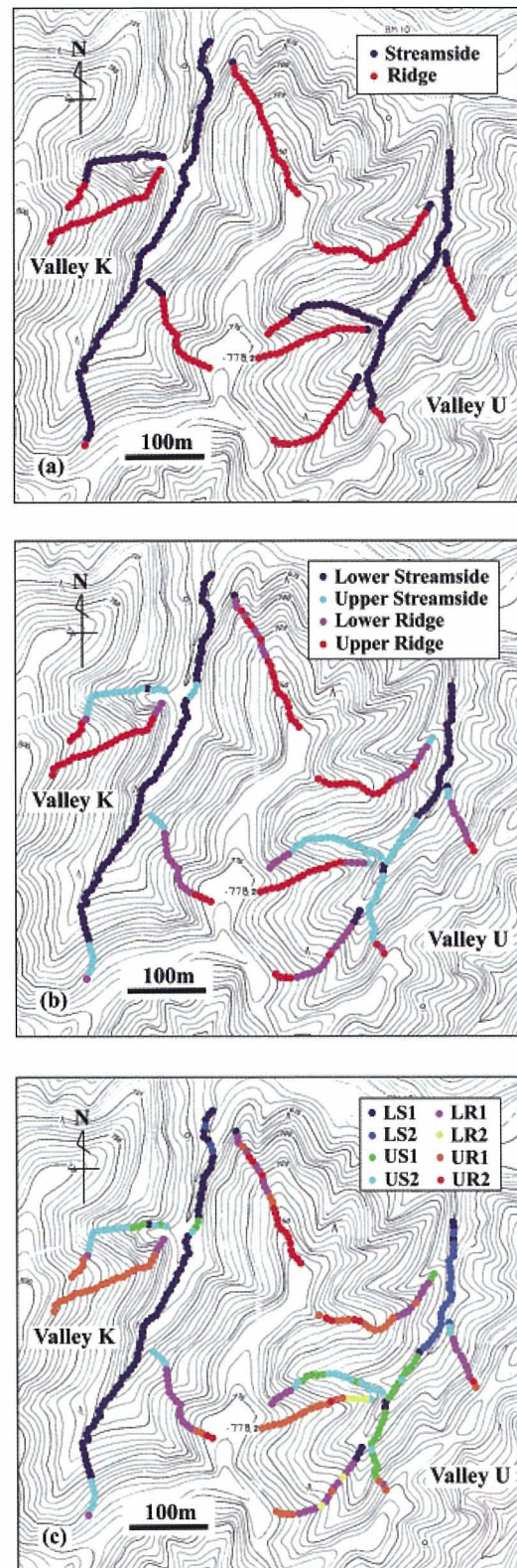


図 3. TWINSpan によって認識された植物群集の空間分布様式。a) 第 1 分類, b) 第 2 分類, c) 第 3 分類; UR: upper ridge, LR: lower ridge, US: upper streamside, LS: lower streamside.

Figure 3. Spatial distribution pattern of each transect site classified by TWINSpan, a) first division level, b) second division level, c) third division level; UR: upper ridge, LR: lower ridge, US: upper streamside, LS: lower streamside.

rufinerve (21:14), コアジサイ (16:9), タラノキ *Aralia elata* (14:3), ミズキ *Swida controversa* (13:2), カナクギノキ *Lindera erythrocarpa* (26:13), ナガバノモミジイチゴ *Rubus palmatus* (16:4), ヤワラシダ *Thelypteris laxa* (16:2), ナツエビネ *Calanthe reflexa* (35:21), サワグルミ (15:1), マタタビ *Actinidia polygama* (19:6), ツルアジサイ *Hydrangea petiolaris* (37:17)) が UR 群集に比べて偏在していた。UR 群集 (Upper Ridge community) には残りの 93 コドラートが分類された。この群集は、尾根部トランセクトの上部に位置するコドラートを中心に分布しており (Figure 3b), ソヨゴ *Ilex pedunculosa* (16:65) とネジキ *Lyonia ovalifolia* var. *elliptica* (1:38) が指標種となった。さらに、10 種の植物 (ツルアリドオシ *Mitchella undulata* (2:21), イワガラミ (6:23), ホツツジ *Elliottia paniculata* (1:27), エゾユズリハ *Daphniphyllum macropodum* var. *humile* (7:25), イワウチワ *Shortia uniflora* var. *kantoensis* (5:24), ツルミヤマシキミ *Skimmia japonica* var. *intermedia* f. *repens* (8:31), ヤマウルシ *Rhus trichocarpa* (14:51), アクシバ *Vaccinium japonicum* (14:53), コハウチワカエデ *Acer sieboldianum* (13:42), マルバマンサク *Hamamelis japonica* var. *obtusata* (12:45)) が LR 群集に比べて UR 群集に偏在していた。

3) TWINSpan 第3分類

以上の4つの植物群集は、TWINSpan 第3分類によってさらに8つの植物群集にまで細分化された (Figure 2)。LS 群集 (n=105) は、指標種をもたない LS1 群集 (n=79) とミズキ, ダンドボロギク, タラノキ, クサアジサイ *Cardiandra alternifolia*, エゴノキ *Styrax japonica* の5種を指標種とする LS2 群集 (n=26) に分類された。LS1 群集は、K 谷の谷主線トランセクト S1 の大部分に出現したのに対し、隣接する U 谷では9コドラートでしか見られなかった (Figure 3c)。逆に、LS2 群集は U 谷の谷主線トランセクト S2 下部に広く見られたが、K 谷ではトランセクト S1 の最下部に不連続に分布するのみであった。

US 群集は、ミズタビラコ *Trigonotis brevipes*, ホソバカンスゲ *Carex morrowii* var. *temnolepis*, サワハコベ *Stellaria diversiflora* の3種を指標種とする US1 群集 (n=36) と、ヤマソテツとシシガシラを指標種とする US2 群集 (n=40) に分類された。US1 群集は、U 谷においては谷主線トランセクト S3 の上部や谷側線トランセクト S4 に広く分布していたが、K 谷では谷側線トランセクト S2 の下部に限って記録された (Figure 3c)。US2 群集は、谷側線トランセクト S2, S4 の一部と、尾根部トランセクト上で LR 群集が谷主線トランセクトに

接するコドラートで主に分布していた。LR 群集はツルアジサイを指標種とする LR1 群集 (n=59) と、サワグルミ, イワガラミ, クサギという3種の植物を指標種として区別される LR2 群集 (n=6) に分類された。LR1 は尾根部トランセクトの下部コドラートにおいて広く優占していたのに対し、LR2 は U 谷の尾根部トランセクトに点在するように分布していた (Figure 3c)。UR 群集は、指標種を持たない UR1 (n=69) と、ツルアリドオシを指標種とする UR2 (n=24) という2つの植物群集に区分された。UR1 は、隣接する2つの枝谷の尾根部トランセクトに共通して分布していたが、UR2 は K 谷の北西向きの尾根部トランセクト上部に集中的に分布し、U 谷では尾根部トランセクト上で不連続に分布するのみであった。

3. 2. 植物多様性

ベルトトランセクト上の339コドラートにおいて、87科188属275分類群の維管束植物が出現した (Appendix)。最も多くの種が記録された科はバラ科 Rosaceae (6属15種) であり、キク科 Compositae (13属14種), ユキノシタ科 Saxifragaceae (8属12種) がそれに続いた。とくに多くの同属種が記録されたのは、カエデ属 *Acer* (9種), スゲ属 *Carex* (7種), メシダ属 *Athyrium* (5分類群), モチノキ属 *Ilex* (5種), ニシキギ属 *Euonymus* (5種) であった。生活型で出現種を分類すると、高木種が65種 (24%), 低木種45種 (16%), 多年生草本種88種 (32%), つる性植物種19種 (7%), 1・2年生草本種15種 (6%), 着生植物種13種 (5%), シダ植物種30種 (11%) となり、本調査地においては多年生草本という生活型を持つ種の種数が最も多かった。また、森林下層空間において生活環全体を完結させる種 (低木種・草本種・シダ植物種) は178種となり、総出現種数の64.7%にのぼった。

TWINSpan 第2分類までに認識された4つの植物群集を構成する植物種数は、LS 群集 (205種) > US 群集 (198種) > LR 群集 (145種) > UR 群集 (116種) の順に多かった (Table 1)。ジャックナイフ法を利用して各群集の構成種数 (1次式, 2次式による推定値) を推定したところ、LS 群集 (248.6種, 266.5種) > US 群集 (228.6種, 235.7種) > LR 群集 (185.4種, 208.9種) > UR 群集 (143.7種, 157.5種) の順に種数が多くなり、これは実測値の傾向と一致していた (Figure 4)。ノンパラメトリックな多様度指数である H' (Shannon-Wiener index; SHANNON & WEAVER, 1949), 大きいアバンダンスをもつ種に影響を受けやすい $1/D$ (Simpson index; SIMPSON, 1949), そして種のアバンダンス均衡度を評価する指標である J

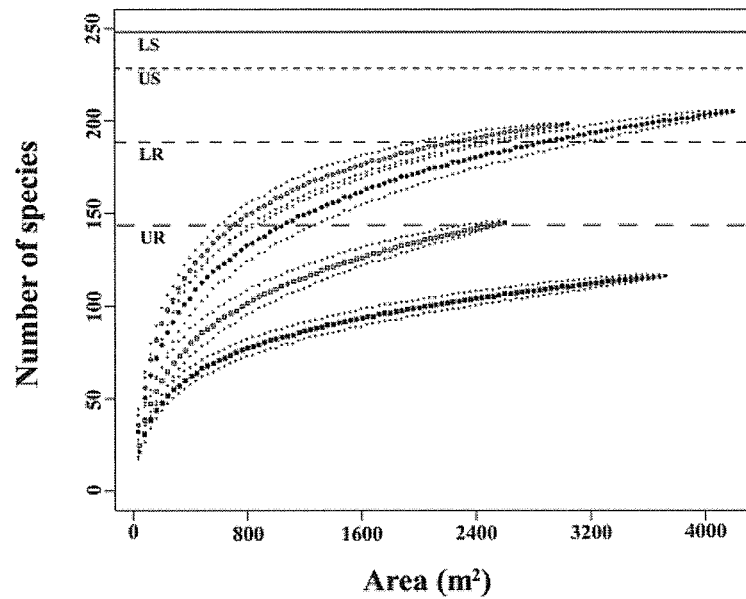


図 4. TWINSpan 第 2 分類で認識された 4 つの植物群集についての種数面積曲線。4 種類のシンボルは各群集の推定曲線を示しており (○: US 群集, ●: LS 群集, □: LR 群集, ■: UR 群集)。曲線上下の点線によって標準偏差値を表現した。1 次ジャックナイフ法によって推定された群集構成種数は 4 本の直線で示され、図上部から LS, US, LR そして UR についての推定値となっている。

Figure 4. Species-area curves in the four types of plant communities suggested by TWINSpan second division. Plotted symbols indicate the different plant communities; ○: Upper Streamside community, ●: Lower Streamside community, □: Lower Ridge community, ■: Upper Ridge community. Standard deviations of each curve are shown by small dots above and under the curves. Jackknife estimates of species richness are also shown by the four horizontal lines, from top to bottom, LS, US, LR and UR respectively.

表 1. TWINSpan 第 2 分類で認識された 4 つの植物群集に関する多様性指数。Internal α 多様性の標準偏差は、平均値の後ろの括弧内に示した。Internal α 多様性 (全体、各植物型) の値に群集間で差があるかどうかは Kruskal-wallis 検定を用いて解析し、群間で有意差が認められた場合は続けて Bonferroni 補正に基づく多重比較を行った。異なるアルファベットを持つ群間には有意差があることを示す。

- 1) 1 次ジャックナイフ推定値
- 2) 2 次ジャックナイフ推定値
- 3) Harrison et al (1992)

Table 1. Diversity indices of the four types of plant communities suggested by TWINSpan second division. Internal α diversities are given as an averaged value (per 40m²) for each community type and standard deviations are shown in parentheses. Differences between the four plant communities in internal α diversity were analyzed using Kruskal-wallis tests, followed by multiple-comparison tests with the Bonferroni correction. Different letters indicate significant differences between comparisons.

Note: 1) The first-order jackknife estimates.
2) The second-order jackknife estimates.
3) Harrison et al (1992)

	Lower Streamside	Upper Streamside	Lower Ridge	Upper Ridge	<i>p</i>
Observed species richness	205	198	145	116	
Estimated species richness ¹⁾	248.6	228.6	185.4	143.7	
Estimated species richness ²⁾	266.5	235.7	208.9	157.5	
Shannon index H'	4.59	4.71	4.27	4.01	
Simpson index $1/D$	73.2	84.8	53.3	41.8	
Pielou index J'	0.90	0.93	0.84	0.79	
Internal α diversity	31.6 ^a (4.8)	35.8 ^b (1.6)	24.8 ^c (6.3)	21.2 ^d (3.9)	<0.01
Herb species	10.8 ^a (2.0)	12.4 ^a (4.1)	1.6 ^b (1.6)	1.5 ^b (1.1)	<0.01
Fern species	7.8 ^a (3.0)	6.8 ^b (10.5)	4.1 ^c (1.6)	2.0 ^d (1.0)	<0.01
Tree species	7.0 ^a (2.6)	8.6 ^b (6.3)	10.5 ^c (3.0)	10.2 ^c (2.6)	<0.01
Shrub species	3.4 ^a (1.0)	5.5 ^b (2.0)	6.3 ^b (2.4)	5.9 ^b (1.6)	<0.01
Liana species	2.4 ^a (0.8)	2.1 ^a (0.4)	2.0 ^a (1.0)	1.3 ^b (1.0)	<0.01
Epiphyte species	0.5 ^a (0.8)	0.3 ^b (0.7)	0.4 ^b (0.8)	0.3 ^b (0.5)	<0.05
Internal β diversity ³⁾	5.3	6.0	7.5	4.9	

(Pielou index; PIELOU, 1969) という3種類の多様度指数は、全てUS群集でもっとも高い値をとり、以下LS群集>LR群集>UR群集の順に高くなっていた。

単位面積あたりに出現する植物種数(40m²あたりのInternal α 多様性)には群集間で有意な差が認められ(Kruskal-Wallis test, $p<0.01$), US群集(35.8種)>LS群集(31.6種)>LR群集(24.8種)>UR群集(21.2種)の順に高かった(Table 1). 草本種(多年生草本と1・2年生草本)はLS群集やUS群集において出現頻度が高く、平均すると1コドラートあたり10種以上がみられた。それに対してUR群集やLR群集では、草本種数がコドラート平均で2種に満たず、前者の群集よりも種数が著しく少なかった。シダ植物はLS群集でもっともInternal α 多様性が高く、US群集>LR群集>UR群集の順に高くなっていた。高木種については草本種やシダ植物とは異なり、UR群集やLR群集においてInternal α 多様性が高くなるという傾向がみられた。低木種は、

LS群集でInternal α 多様性が最も低くなった。つる性植物のInternal α 多様性には群集間で差が検出され($p<0.01$), UR群集において多様性が低いという結果になった。着生植物に関してもInternal α 多様性に群集間で有意差がみとめられ($p<0.05$), LS群集における多様性がもっとも高かった。Internal β 多様性はLR群集において最も高い値をとり、本群集がコドラート間での種の入替わりが大きい群集であることが明らかとなった(Table 1).

3. 3. 希少植物の検出

希少植物については、環境省レッドデータブック(環境省自然保護局野生生物課, 2000)に掲載されている種が7種、近畿地方版RDB(レッドデータブック近畿研究会, 2001)掲載種が11種、京都府RDB(京都府企画環境部環境企画課, 2002)掲載種が22種記録された(Table 2). これらの希少植物24種(重複指定を除く)

表2. トランセクト調査によって検出されたレッドデータブック記載種.

- 1) 植物名は主に以下の文献に拠った。草本植物：佐竹ら(1985), 木本植物：佐竹ら(1993), シダ植物：岩槻(1999).
- 2) 生活型は以下の略号によって記された。T: 高木種, S: 低木種, P: 多年生草本種, B: 2年生草本種, L: つる性植物種, E: 着生植物種.
- 3) 環境省自然保護局野生生物課(2000)に基づく希少種指定.
- 4) レッドデータブック近畿研究会(2001)に基づく希少種指定.
- 5) 京都府企画環境部環境企画課(2002)に基づく希少種指定.
- 6) 各群集における種の出現頻度を総出現頻度で割り、さらに各群集が分布していたコドラート数で割ることで、群集間での種の相対出現頻度を算出した.

Table 2. Red-listed plant species recorded in the transect survey.

Note: 1) Plant names were cited mainly from Satake et al. (1985) for herbaceous plants, Satake et al. (1993) for woody plants, and Iwatsuki (1999) for fern species.

2) Life forms are shown as these abbreviations. T: tree, S: shrub, P: perennial, B: biennial, L: liana and E: epiphyte.

3) Endangered species are cited from the Japan Wildlife Research Center (2000).

4) Endangered species are cited from the Working group of Red Data Book Kinki (2001).

5) Endangered species are cited from Kyoto Prefecture (2002).

6) Relative abundances were calculated as observed abundances of a species in each plant community divided by the total abundances of the species and by the number of sites in each community.

Family	Scientific name ¹⁾	Japanese name	Life form ²⁾	RDB			Relative abundance ⁶⁾				Frequency of occurrence
				Min. ³⁾	Kinki ⁴⁾	Kyoto ⁵⁾	UR	LR	US	LS	
Orchidaceae	<i>Calanthe tricarinata</i>	Sarumen'ebine	P	(EN)	(A)	(A)	0.00	0.00	0.72	0.28	3
Lycopodiaceae	<i>Lycopodium cryptomerinum</i>	Sugiran	E	(EN)	(B)	(B)	1.00	0.00	0.00	0.00	1
Orchidaceae	<i>Cremastra unguiculata</i>	Tokenran	P	(EN)	(NT)	(B)	0.00	0.00	0.00	1.00	2
Orchidaceae	<i>Calanthe reflexa</i>	Natsuebine	P	(VU)	(A)	(B)	0.23	0.34	0.22	0.20	101
Orchidaceae	<i>Orchis chidori</i>	Hinachidori	E	(VU)	(A)		0.00	0.54	0.00	0.46	2
Saxifragaceae	<i>Ribes ambiguum</i>	Yashabishaku	E	(VU)	(NT)	(A)	0.69	0.31	0.00	0.00	3
Saxifragaceae	<i>Mitella acerina</i>	Momijicharumeruso	P	(VU)			0.00	0.00	0.43	0.57	30
Orchidaceae	<i>Goodyera pendula</i>	Tsurishusuran	E		(B)	(EX)	0.00	0.13	0.29	0.57	8
Araceae	<i>Arisaema amurense</i> ssp. <i>robustum</i> var. <i>ovale</i>	Ashiutennansho	P		(C)	(B)	0.00	0.00	0.42	0.58	11
Orchidaceae	<i>Tipularia japonica</i>	Hitotsubokuro	P		(NT)	(B)	1.00	0.00	0.00	0.00	3
Parkeriaceae	<i>Pleurosoriopsis makinoi</i>	Karakusashida	E		(NT)	(NT)	0.00	0.00	0.30	0.70	4
Thymelaeaceae	<i>Daphne miyabeana</i>	Karasushikimi	S		(NT)	(NT)	0.00	0.00	0.00	1.00	1
Ranunculaceae	<i>Dichocarpum ohwianum</i>	San'inshirokaneso	P			(A)	0.00	0.00	0.10	0.90	12
Polypodiaceae	<i>Lepisorus annuifrons</i>	Hoteishida	E			(B)	0.09	0.15	0.50	0.26	13
Rosaceae	<i>Rubus illecebrosus</i>	Baraichigo	S			(B)	0.00	0.00	0.49	0.51	7
Polypodiaceae	<i>Loxogramme grammitoides</i>	Himesajiran	E			(NT)	0.00	0.54	0.00	0.46	2
Woodsiaceae	<i>Diplazium nipponicum</i>	Onihikagewarabi	F			(NT)	0.00	0.00	1.00	0.00	1
Orchidaceae	<i>Goodyera foliosa</i> var. <i>maximowicziana</i>	Akebonoshusuran	P			(NT)	0.00	0.00	0.00	1.00	17
Betulaceae	<i>Betula grossa</i>	Mizume	T			(NT)	0.17	0.16	0.30	0.37	183
Schisandraceae	<i>Schisandra nigra</i>	Matsubusa	L			(NT)	0.38	0.34	0.00	0.29	3
Rosaceae	<i>Malus tschonoskii</i>	Oourajironoki	T			(NT)	0.00	0.48	0.52	0.00	2
Aceraceae	<i>Acer tenuifolium</i>	Hinauchiwakae	T			(NT)	0.00	0.00	0.00	1.00	2
Umbelliferae	<i>Spuriopimpinella nikoensis</i>	Hikagemitsuba	P			(NT)	0.00	0.00	0.15	0.85	34
Gentianaceae	<i>Gentiana zollingeri</i>	Fuderindo	B			(NT)	1.00	0.00	0.00	0.00	2

のうち、7種をラン科 Orchidaceae 植物が占めており、希少種を最も多く含む科となっていた。生活型について言及すると、全 24 種の希少植物のうち 7 種が着生植物、13 種は低木種、草本種、またはシダ植物種という森林下層空間にハビタットを持つ種であった。

ミズメ *Betula grossa* やナツエビネのように 100 コドラート以上に出現した種が存在した一方で、多くの希少植物は調査地においても稀な種であり、16 種の希少種は 10 コドラート未満でしか記録されなかった (Table 2)。10 コドラート以上で出現した希少植物の中では、ミズメ、ナツエビネ、そして着生植物であるホテイシダが 4 つの植物群集 (UR, LS, US, LS 群集) の全てに出現した。ナツエビネは 4 つの群集にあまり偏ることなく出現していたのに対し、ミズメとホテイシダは谷地形に成立する S 群集に多く分布していた。それ以外のモミジチャルメルソウ、アシウテンナンショウ *Arisaema amurense* ssp. *robustum* var. *ovale*、サンインシロカネソウ、アケボノシユスラン *Goodyera foliosa* var. *maximowicziana*、ヒカゲミツバについては、S 群集に分布が限定されていた。また、LS 群集に分類された 17 コドラートに出現したアケボノシユスランと TWINSpan 第 2 分類で LS 群集への分布の偏りが示唆されたヒカゲミツバについては、特定の植物群集への集中が高い種であるといえる。

4. 考察

4. 1. 上谷流域の植物群集構造

3 段階にわたる TWINSpan 分類により、本調査地でみられる植物群集は 8 つの単位に分類された。

TWINSpan 第 1 分類では、谷部トランセクトと尾根部トランセクトに分布の中心をもつ 2 つの植物群集 (S 群集と R 群集) が認識された (Figure 3a)。谷部トランセクトの最上部と尾根部トランセクトの最下部においては、トランセクトの地形区分とは異なる群集が相互に出現していた。例えば、谷部トランセクトの最上部には、尾根部トランセクトに優占する LR 群集や UR 群集が分布していた。こうした群集分布様式には、各トランセクトの末端部が異なる地形に接していることが影響したのではないかと考えられる。

TWINSpan 第 2 分類によると、S 群集は谷主線トランセクト下部に分布の中心をもつ LS 群集と、谷主線トランセクト上部や谷側線トランセクトを中心に分布する US 群集に区別された。この 2 つの植物群集は両谷に共通して出現したが、谷主線トランセクトにおける分布様式は集水域によって異なっていた。つまり、K 谷では谷主線トランセクト S1 の最上部近くまで LS 群集が分

布していたのに対し、U 谷では谷主線の下半分のコドラートにおいて LS 群集が分布していた (Figure 3b)。このような谷主線トランセクトにおける LS 群集と US 群集の空間分布様式の違いは、尾根地形と谷地形を表現する地形の凹凸度によって説明ができる。ここで地形の凹凸度とは、トランセクトラインに対して直角な面で地形を切り取ったときに断面が形成する角度のことを意味する。つまり凹地形である谷部では、凹度が大きいほど切り立った V 字谷地形であり、逆に凹度が小さいときには平らで幅広い谷底地形となる。谷主線トランセクト S1 の最上部まで LS 群集が分布していた K 谷では、ところどころに急峻な地形をもつコドラートが点在していたものの、谷の奥まで幅広い谷底地形が続いていた (Figure 1)。それに対して U 谷の谷主線トランセクト S3 上部には、谷に沿って深く切れ込んだ地形が発達しており、しばしば母岩の露出した部分が観察された。US 群集が主として、V 字谷地形を特徴とする谷側線トランセクトに出現していたことから、こうした地形的特徴をもつコドラートの分布様式が異なる U 谷と K 谷では、US 群集と LS 群集の空間分布様式に違いが生じたものと推測される。R 群集は、TWINSpan 第 2 分類によって尾根部トランセクトの下部を中心に分布する LR 群集と、尾根部トランセクト上部を中心に分布する UR 群集に区分された。尾根部トランセクト上での UR / LR 群集の分布様式は尾根部トランセクトによって異なり、尾根下部近くから UR 群集が発達するトランセクト (ex. ライン R2, ライン R5) もあれば、逆に尾根上部近くまで LR 群集が分布するトランセクト (ex. ライン R3 や ライン R6) も存在していた。ただしこの 2 つの群集の相対的な位置関係はほぼ一貫しており、より谷地形に近い尾根コドラートに LR 群集が分布するといえる。したがって、LR 群集は S 群集と、尾根最上部に分布する UR 群集の移行的な群集として位置づけることができるかもしれない。

TWINSpan 第 2 分類によって区別された 4 つの植物群集は、U 谷と K 谷の両方に共通して分布しており、それらの分布様式は地形要因によって大部分が説明できるものであった。しかし、TWINSpan 第 3 分類によって認識された 8 つの植物群集の中には、K 谷と U 谷のどちらかに偏って分布する群集が存在していた。とくに、LS1, LS2, US1, LR2, UR2 などの群集で、その傾向が強かった (Figure 3c)。こうした群集の分布様式は単純な地形要因だけでは説明できず、他の要因の影響を無視できないのではないかと考えられる。検討すべき仮説としては、地形図上からは判読できないような環境要因によって細かく群集の分布が規定されている可能性や、逆

により大きな地形要因によって群集の分布が決定している可能性などが考えられる。例えば後者であれば、支尾根や側谷の位置関係や集水域以上のスケールでの地形要因が、種や群集の分布に影響している可能性がある。さらに、LS2 群集の指標種となっているクサアジサイ（総出現頻度 33）は、U 谷では 31 コドラートに出現したのに対し、K 谷ではわずかに 2 コドラートでしか記録されず、集水域によって出現頻度に大きな差が見られた。こうした空間分布様式を示す種については、集水域間での分散に制限が生じている可能性が考えられる。指標種に採用された種の分散制限が群集分類結果に及ぼす影響については、さらなる検討が必要であると考えられる。

以上により、上谷流域には TWINSpan 第 2 分類までに認識された 4 つの植物群集単位 (LS, US, LR, UR 群集) が共通して存在していると推察される。そして、これらが地形的な要因によって規定されモザイク状に分布しているというのが、上谷流域の植物群集構造の特徴であると考えられる。

宮脇 (1984) は近畿地方の温帯性ブナクラス域の植生を記述する中で、芦生研究林において 3 つの植生サンプルを得ている。その中の 1 つ (宮脇, 1984; 付表 20・調査番号 26) は、山地溪畔林に発達するジウモンジシダ-サワグルミ群集ヤマトキホコリ *Elatostema laetevirens* 亜群集に分類されている。この亜群集の表徴種には 15 種の植物が挙げられ、芦生研究林で得られた植生サンプル (調査番号 26) にはミヤマカタバミ、コマユミ *Euonymus alatus* f. *stiatius*, ハイイヌガヤ *Cephalotaxa harringtonia* var. *nana*, オクノカンスゲ *Carex foliosissima*, ホウチャクソウ *Disporum sessile*, ミヤマハハソ *Meliosma tenuis*, シシウド *Angelica pubescens*, ミゾシダ *Stegnogramma pozoi*, スミレサイシンの 7 種が記載されていた。今回の調査によって明らかになった群集のうち、ジウモンジシダとミヤマカタバミを含む共通の指標種によって区別され、かつサワグルミが林冠に発達する群集は LS 群集であった。したがって、上谷流域の集水域下部に分布する LS 群集は、宮脇 (1984) のジウモンジシダ-サワグルミ群集ヤマトキホコリ亜群集に類似している。上谷流域においてサワグルミは V 字状の谷地形 (トランセクト S2, S4 の大部分に相当) にはほとんど見られず、平坦な谷底地形 (トランセクト S1, S3 の下部に相当) において優占度を増すという報告 (大嶋ら, 1990) も、この群集対応を支持する。芦生研究林で得られた残りの 2 サンプル (宮脇, 1984; 付表 17・調査番号 108, 109) は、ヒメアオキ-ブナ群集ハイイヌツゲ亜群集アシウスギ変群集として分類されている。上谷流域においてアシウスギが林冠に優占

するのは、本研究における R 群集であり、これは同時に宮脇 (1984) のアシウスギ変群集と共通の指標種であるハイイヌツゲによって S 群集から区別される群集である。よって R 群集は、ヒメアオキ-ブナ群集ハイイヌツゲ亜群集アシウスギ変群集に類似した植物群集であると判断される。しかしながら、本研究における R 群集の下位分類群や US 群集は、宮脇 (1984) の中に見出せなかった。US 群集はアシウスギやブナを林冠構成種とする点ではアシウスギ変群集 (宮脇, 1984) と共通するが、森林下層に見られる植物群集はむしろヤマトキホコリ亜群集 (宮脇, 1984) に近い。US 群集は谷主線上部や側線という地点において細長く線的に分布する特徴があり、方形プロット調査にもとづく宮脇 (1984) の調査手法では検出困難な細かい群集単位なのではないかと推察される。こうした点で、ベルトトランセクトを利用した植生サンプリング法と TWINSpan という分類手法を組み合わせることにより、集水域内で局所的に分布する植物群集の検出が可能になったといえる。

4. 2. 植物多様性に対する地形の影響

隣接 2 集水域を扱った今回の調査によって、275 種の維管束植物 (245 種の種子植物) が記録された。YASUDA & NAGAMASU (1995) により報告されている芦生地域のフロラと比較すると、芦生地域の種子植物フロラの 30.5% にあたる植物を今回の調査で検出することができたことになる。TWINSpan 分類により、これら 275 種の植物のうち、指標種を含めた多くの植物種が特定の群集に偏って分布していることが明らかとなった (Appendix)。とくに、TWINSpan 第 2 分類までに認識された 4 つの植物群集が、集水域内での地形変動によく対応して分布していたことから、これらの群集に偏在する植物種は地形依存的にその分布が規定されているといえる。上谷流域では、樹木群集の種組成変動に対して、地形変動を介した土壌条件や林床での光環境、攪乱頻度などが重要な変動要因となっていることが指摘されている (山中ら, 1993; TATENO & TAKEDA, 2003; 岡田, 2006)。草本植物・シダ植物・着生植物を含めた今回の解析によって、多様な生活型の植物種が特定の植物群集へ偏在していること、そして群集が地形要因、とくに地形の凹凸度に対応して分布している可能性が示唆された。したがって本調査地においては、地形に基づいてハビタットを分割することによってより多くの植物種が共存し、結果として集水域スケールでの植物多様性を実現している一面があると推察される。

空間分布様式に明瞭な偏りが見られた 4 つの植物群集には、種多様性と群集構成種の生活型頻度に大きな違い

があった。尾根地形に分布する群集 (UR 群集・LR 群集) に比べると、谷地形に分布する群集 (US 群集・LS 群集) の Internal α 多様性や構成種数は高かった (Table 1)。このような群集間での種多様性の差は、群集構成種における生活型頻度の違いによって説明することができる。US 群集と LS 群集においては、草本種・シダ植物がその Internal α 多様性の 50% 以上を占めていた (Table 1)。それに対し、尾根地形に分布する UR 群集や LR 群集では、高木種や低木種の本木植物が Internal α 多様性の大部分を占めており、その多様性は S 群集よりもむしろ高かった (Table 1)。これらのことから、US 群集や LS 群集において高い Internal α 多様性が維持されていたのは、谷地形において草本種やシダ植物の出現頻度が高かったことが影響したと考えられる。

4. 3. 希少植物の現状と保全上の問題

大規模トランセクトネットワークを利用した今回の調査によって、24 種の希少植物が検出された (Table 2)。期待されていたように、希少種指定を受けていた植物の多くは、本調査地においても出現頻度がかなり低い種であった。しかし、十分な出現頻度を持ち、かつ特定の植物群集への分布の偏りが認められる種も存在した (ex. モミジチャルメルソウ、アケボノシュスラン、ヒカゲミツバ)。これらの種については、特定の植物群集が分布する地点を予測することによって、効率的な個体の発見と保全管理が可能になると考えられる。今回の調査で出現頻度が十分得られた種の多くは、Internal α 多様性の高い谷地形の群集に出現する確率が高かった。しかしある地点における種多様性という数値は、多様性を構成する種に関する情報を持たないので、保全計画の指標として有効とはいえない (MARGULES & SARKAR, 2007)。今回の調査においても、出現頻度が低い希少種の中には、種多様性の低い尾根部トランセクト上部のコドラートにのみ出現した種が存在した (ex. ヒトツボクロ *Tipularia japonica*, フデリンドウ *Gentiana zollingeri*)。このことを考慮すると、保全上のターゲットを種多様性に設定し、谷地形に発達する植物群集だけを集中的に保全するだけでは、希少植物相を十分に保全できない恐れがある。

増大したシカ採食圧による植生変更の初段階として、下層植生の衰退や種組成の変化が起こることが日本各地から報告されている (蒲谷, 1988; 長谷川, 2000; 辻野ら, 2007)。芦生研究林においても、下層植生の被度減少や種組成の単純化、不嗜好性植物の増大が報告されている (KATO & OKUYAMA, 2004; 加藤, 2006)。本調査地では、森林下層空間で生活環を完結させる種 (低木種・草本種・シダ植物種) が 178 種記録され、これは全体種数の

64.7% に相当した。さらに、24 種の希少植物の約半数にあたる 13 種は、森林下層空間にのみ分布する種であることが示された。つまり、希少植物を含めた上谷流域の植物多様性の大部分は、シカの可食範囲である森林下層空間に保持されている。これまでにシカ採食圧の高まりによって、日本各地の希少植物が絶滅に近い状態にまで減少していることが報告されている (長谷川, 2000; 井上, 2003)。本調査地で今後も高いシカ採食圧が維持されるならば、上谷流域の林床に生育する希少植物が局所絶滅に至ると同時に、Internal α 多様性が急速に低下する可能性さえあるだろう。

調査地に生育していた 24 種の希少植物の中には、7 種の着生植物が含まれていた (Table 2)。一般に、より発達した森林構造をもつ森林において、着生植物が豊富に存在するとされる (ex. Kubota et al., 2006; Whitman & Hagan, 2007)。着生植物のハビタットの特殊性や、埋土種子を土壤中に形成しないといった生態を考えると、いったん大規模な森林伐採によって生育地が破壊されてしまえば、着生植物は再定着が困難となることが予想される。西日本のように大規模な人為伐採が進んできた地域において、本調査地の発達した森林構造が希少着生植物相を維持している意義は大きい。また、本調査地で種数・出現頻度ともに最も多くの着生植物が確認されたのはミズナラの大径木であった。着生植物はその生活型ゆえにシカによる採食の影響を受けにくいと考えられるが、上谷流域ではカシノナガキクイムシのマスアタックによってミズナラの大径木が次々に枯死している (京都大学フィールド科学教育研究センター, 2004)。ミズナラが枯死すると樹冠が開けるため、その樹幹に着生している植物は急激な光・水分条件の変化を経験する上、短期間のうちにその着生樹も倒壊してしまう。こうした一連の現象が着生植物相に与える影響は未解明であるが、芦生地域の希少着生植物相を保全する上で懸念すべき問題であろう。

謝辞

本研究を進めるにあたり、京都大学フィールド科学教育研究センター芦生研究林職員の皆様には、調査を実施する上で便宜を図って頂きました。京都大学農学研究科森林生物学研究室・井鷲裕司博士、山崎理正博士、吉川徹朗氏、京都府林業試験場・安藤正規博士には研究内容に関して貴重なご助言を頂いたほか、現地での調査にもご協力頂きました。京都大学大学院人間・環境学研究科加藤真博士と名古屋大学博物館・西田佐知子博士には、芦生地域の植生についての貴重な情報と資料を提供して

頂きました。京都大学農学研究科熱帯林環境学研究室・神崎護博士、環境デザイン学研究室・大石善隆博士、松村たまき氏には、植物群集の多変量解析についてご助言を頂きました。京都大学森林生物学研究室、森林生態学研究室、森林育成学研究室、生態学研究センター、農学部森林科学科、京都大学野生生物研究会の多くの皆様には、現地調査をお手伝い頂きました。本研究は以上の皆様のご協力無くしては達成することが出来ませんでした。この場をお借りして、厚く御礼申し上げます。

なお本研究の一部は、文部科学省 21 世紀 COE プログラム「昆虫科学が拓く未来型食料環境学の創生」の支援を受けて行われました。

引用文献

- 1) 安藤信・登尾久嗣・窪田順平・川那辺三郎 (1989) 芦小演習林の気象観測資料の解析 (1) - 事務所構内と長治谷の観測所の比較解析を中心に -。京都大学演習林報告 61: 25-45
- 2) Burnham, K. P. & Overton, P. S. (1978) Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. *Biometrika* 65: 625-633
- 3) 藤井伸二 (2007) 滋賀県西部におけるカツラカワアザミ (キク科) へのシカの食害状況。保全生態学研究 12: 66-71
- 4) 深町加津枝・奥敬一・笹岡達男・横張真 (1996) 近畿地方のブナ林の残存形態に関する考察。ランドスケープ研究 59: 101-104
- 5) 福田淳子・高柳敦 (2008) 京都府の多雪地におけるニホンジカ *Cervus nippon* Temminck によるハイイヌガヤ *Cephalotaxus harringtonia* var. *nana* の採食にみられる積雪の影響。森林研究 77. 「ニホンジカの森林生態系へのインパクト - 芦生研究林」特集。
- 6) Gauch, H. G., Jr & R. H. Whittaker (1981) Hierarchical classification of community data. *Journal of Ecology* 69: 537-557
- 7) Gillison, A. N & Brewer, K. R. W. (1985) The use of gradient directed transects or gradsects in natural resource survey. *Journal of Environmental Management* 20: 103-127
- 8) Kato, M & Y. Okuyama (2004) Changes in the biodiversity of a deciduous forest ecosystem caused by an increase in the Sika deer population at Ashiu, Japan. *Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ.* 29: 437-448
- 9) 加藤真 (2006) 原野の自然と風光 - 日本列島の自然草原と半自然草原。Ecosophia 18: 4-11
- 10) 蒲谷肇 (1988) 東京大学千葉演習林荒廃沢における常緑広葉樹林の下層植生の変化とシカの食害による影響。東京大学農学部演習林報告 78: 67-82
- 11) Harrison, S, Ross, S. J. & Lawton, J. H. (1992) Beta diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of animal ecology* 61: 151-158
- 12) 長谷川順一 (2000) シカの食害による日光白根山の植生の変化。植物分類・地理 48: 47-57
- 13) Heltshe, J. J. & Forrrestor, N. E. (1983) Estimating species richness using the jackknife procedure. *Biometrics* 39: 1-11
- 14) Hill, M. O. (1979) TWINSPLAN-A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way Table by classification of the individuals and attributes. Ithaca, NY: Ecology and Systematics, Cornell University.
- 15) 井上健 (2003) シカ植食防止要望書について。日本植物分類学会ニュースレター 9: 10-11
- 16) 岩槻邦男 (1999) 日本の野生植物 シダ. 311pp. 平凡社, 東京.
- 17) 環境省自然保護局野生生物課 (2000) 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物 - レッドデータブック - 8 植物 I (維管束植物). 660pp. 東京.
- 18) 環境庁編 (1988) 日本の重要な植物群落 II (近畿版 1). 東京.
- 19) Kubota, Y, K. Katsuda & K. Kikuzawa (2005) Secondary succession and effects of clear-logging on diversity in the subtropical forests on Okinawa Island, southern Japan. *Biodiversity and Conservation* 14: 879-901
- 20) 京都大学フィールド科学教育研究センター (2004) 芦生の森と“ナラ枯れ”報告書. 93pp. 京都.
- 21) 京都府企画環境部環境企画課 (2002) 京都府レッドデータブック (上巻) 野生生物編. 935pp, 東京.
- 22) McCune, B., & M. J. Mefford (1999) PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 4.
- 23) Magurran, A. E. (2004) Measuring biological diversity. 256pp, Blackwell Science Ltd, USA.
- 24) Margules, C & Sarkar, S (2007) Systematic conservation planning. 270pp, Cambridge university press, USA.
- 25) Melchior, H. (1964) ENGLER'S Syllabus der Pflanzenfamilien. 666pp, Berlin.
- 26) 宮脇昭 (1984) 日本植生史 - 近畿. 東京.
- 27) 中井猛之進 (1941) 植物ヲ学モノハ一度ハ京大ノ芦生演習林ヲ見ルベシ. 植物研究雑誌 17 (5) : 273-283
- 28) 大嶋有子・山中典和・玉井重信・岩坪五郎 (1990) 芦生演習林の天然林における溪畔林優占高木種 - トチノキ, サワグルミ - に関する分布特性の種間比較. 京都大学演習林報告 62, 15-27
- 29) 大島誠一・山中典和・中島皇・枚田邦宏 (1994) 幽仙谷天然林試験地の概要と林分構造. 京都大学演習林集報 26: 54-65
- 30) 岡田泰明 (2006) 冷温帯天然林の構造に地形が及ぼす影響 - 芦生研究林における大面積調査区を例にとって -。京都大学農学研究科森林科学専攻修士論文.
- 31) Pielou, E. C. (1969) *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley, New York.
- 32) R Development Core Team (2007) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 33) レッドデータブック近畿研究会 (2001) 改訂・近畿地方の保護上重要な植物 - レッドデータブック近畿 2001 -. 165pp, 東京.
- 34) 佐竹義輔・大井次三郎・北村四郎・亘理俊次・富成忠夫 (1985) フィールド版 日本の野生植物 草本. 1112pp, 平凡社, 東京.
- 35) 佐竹義輔・原 寛・亘理俊次・富成忠夫 (1993) フィールド版 日本の野生植物 木本. 842pp, 平凡社, 東京.
- 36) Shannon, C. E. & W. Weaver (1949) *The mathematical theory of communication*. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- 37) Simpson, E. H. (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163: 688

- 38) 田中由紀・高槻成紀・高柳敦 (2008) 芦生研究林におけるニホンジカ (*Cervus nippon*) の採食によるチマキザサ (*Sasa palmata*) 群落の衰退について. 森林研究 77. 「ニホンジカの森林生態系へのインパクト - 芦生研究林」特集.
- 39) Tateno, R. & Takeda, H. (2003) Forest structure and tree species distribution in relation to topography-mediated heterogeneity of soil nitrogen and light at the forest floor. Ecological research 18: 559-571
- 40) 「天然林の生態」研究グループ (1972) 京都大学芦生演習林における天然生林の植生について. 京大演報 43: 33-52
- 41) 寺内良平・加藤真 (1992) 芦生ヒツクラ谷の植物. 植物・分類地理 43 (1) : 81
- 42) 辻野亮・松井淳・丑丸敦史・瀬尾明弘・川瀬大樹・内橋尚妙・鈴木健司・高橋淳子・湯元貴和・竹門康弘 (2007) 深泥池湿原へのシカの侵入と植生に対する採食圧. 保全生態学研究 12: 20-27
- 43) 上田晋之助・安藤信・神崎康一 (1993) 京都大学芦生演習林の土壤調査報告 (2) 京都大学演習林報告 65: 94-112
- 44) 渡辺弘之 (2008) 由良川源流・芦生原生林生物誌. 169pp, ナカニシヤ出版, 京都.
- 45) Wessels, K. J., Van Jaarsveld, A. S., Grimbeek, J. D. & Van Der Linde, M. J. (2004) An evaluation of the gradsect biological survey method. Biodiversity and Conservation 7: 1093-1121
- 46) Whitman, A. A. & J. M. Hagan (2007) An index to identify late-successional forest in temperate and boreal zones. Forest Ecology and Management 246: 144-154
- 47) 山中典和・松本淳・大島有子・川那辺三郎 (1993) 京都大学芦生演習林モンドリ谷集水域の林分構造. 京都大学演習林報告 65: 63-76
- 48) Yasuda, S & H. Nagamasu (1995) Flora of Ashiu. Contr. Biol. Lab. Kyoto Univ. 28: 367-486
- 49) 吉村健次郎 (1965) 京都大学芦生演習林の森林植生に関する研究 (I) 植生概況と樹種の分布相関について. 日本林学会誌 47: 295-303

(2008 年 5 月 23 日受理)

付録. トランセクト調査で記録された植物種リスト. 植物科名順はエングラーの分類体系 (Melchior, 1964) に拠った.

1) 表 2 の注 1 に対応する.

2) 生活型は以下の略号によって記された. T: 高木種, S: 低木種, P: 多年生草本種, B: 2 年生草本種, A: 1 年生草本種, L: つる性植物種, E: 着生植物種.

3) 表 2 の注 6 に対応する.

Appendix. List of plant species recorded in the transect survey. Plant families are ordered, following Melchior (1964).

Note: 1) Corresponding to Note 1) in Table2.

2) Life forms are shown as these abbreviations. T: tree, S: shrub, P: perennial, B: biennial, A: annual, L: liana and E: epiphyte.

3) Corresponding to Note 6) in Table2.

Family	Scientific name ¹⁾	Japanese name	Life form ²⁾	Relative abundance ³⁾				Frequency of occurrence
				UR	LR	US	LS	
Lycopodiaceae	<i>Lycopodium cryptomerinum</i>	Sugiran	E	1.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Lycopodium serratum</i>	Togeshiba	F	0.27	0.32	0.27	0.14	12
Aspleniaceae	<i>Asplenium sarelii</i>	Kobanohinokishida	F	0.00	0.00	0.00	1.00	3
	<i>Asplenium incisum</i>	Toranooshida	F	1.00	0.00	0.00	0.00	1
Blechnaceae	<i>Blechnum nipponicum</i>	Shishigashira	F	0.29	0.33	0.26	0.12	125
Davalliaceae	<i>Davallia mariesii</i>	Shinobu	E	0.26	0.15	0.15	0.44	54
Dennstaedtiaceae	<i>Dennstaedtia scabra</i>	Kobanoishikaguma	F	0.06	0.19	0.37	0.37	196
	<i>Hypolepis punctata</i>	Iwahimewarabi	F	0.00	0.08	0.49	0.43	55
Dryopteridaceae	<i>Arachniodes mutica</i>	Shinobukaguma	F	0.48	0.47	0.04	0.01	160
	<i>Arachniodes standishii</i>	Ryomenshida	F	0.00	0.00	0.44	0.56	138
	<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	Oshida	F	0.00	0.03	0.18	0.79	35
	<i>Dryopteris sabaei</i>	Miyamaitachishida	F	0.04	0.42	0.08	0.45	83
	<i>Polystichum polyblepharum</i>	Inode	F	0.00	0.00	0.00	1.00	4
	<i>Polystichum retroso-paleaceum</i>	Sakageinode	F	0.00	0.00	0.43	0.57	8
Ophioglossaceae	<i>Polystichum tripterum</i>	Jumonjishida	F	0.00	0.00	0.44	0.56	139
	<i>Botrychium ternatum</i>	Fuyunohanawarabi	F	0.00	0.00	0.00	1.00	1
Osmundaceae	<i>Osmunda japonica</i>	Zenmai	F	0.00	0.22	0.78	0.00	13
Parkeriaceae	<i>Coniogramme intermedia</i>	Iwaganezenmai	F	0.00	0.00	0.00	1.00	7
	<i>Pleurosoriopsis makinoi</i>	Karakusashida	E	0.00	0.00	0.30	0.70	4
Plagiogyriaceae	<i>Plagiogyria matsumureana</i>	Yamasotetsu	F	0.19	0.43	0.27	0.11	145
Polypodiaceae	<i>Lepisorus annuifrons</i>	Hoteishida	E	0.09	0.15	0.50	0.26	13
	<i>Lepisorus thunbergianus</i>	Nokishinobu	E	0.00	0.54	0.00	0.46	8
	<i>Loxogramme graminoides</i>	Himesajiran	E	0.00	0.54	0.00	0.46	2
	<i>Polypodium faurei</i>	Oshakujidenda	E	0.15	0.22	0.29	0.34	23
Thelypteridaceae	<i>Stegnogramma pozoi</i>	Mizoshida	F	0.00	0.00	0.15	0.85	17
	<i>Thelypteris laxa</i>	Yawarashida	F	0.02	0.19	0.46	0.33	94
Woodsiaceae	<i>Acystopteris japonica</i>	Usuhimewarabi	F	0.00	0.03	0.69	0.28	30
	<i>Athyrium clivicola</i>	Karakusainuwarabi	F	0.00	0.11	0.24	0.65	10
	<i>Athyrium iseanum</i>	Hosobainuwarabi	F	0.00	0.03	0.36	0.61	111
	<i>Athyrium</i> sp.	<i>Athyrium</i> sp.	F	0.00	0.00	0.00	1.00	1
	<i>Athyrium vidalii</i>	Yamainuwarabi	F	0.01	0.05	0.39	0.55	94
	<i>Athyrium wardii</i>	Hirohainuwarabi	F	0.01	0.01	0.47	0.51	81
	<i>Cornopteris decurrenti-alata</i>	Shikechishida	F	0.00	0.00	0.00	1.00	7
	<i>Deparia japonica</i>	Shikeshida	F	0.00	0.00	1.00	0.00	2
	<i>Deparia pycnosora</i>	Miyamashikeshida	F	0.01	0.01	0.49	0.49	111
	<i>Diplazium nipponicum</i>	Onihikagewarabi	F	0.00	0.00	1.00	0.00	1
	<i>Diplazium squamigerum</i>	Kiyotakishida	F	0.51	0.00	0.49	0.00	2
Cephalotaxaceae	<i>Cephalotaxa harringtonia</i> var. <i>nana</i>	Haiinugaya	S	0.00	0.00	0.56	0.44	2
Cupressaceae	<i>Chamaecyparis obtusa</i>	Hinoki	T	1.00	0.00	0.00	0.00	1
Pinaceae	<i>Pinus densiflora</i>	Akamatu	T	0.00	1.00	0.00	0.00	1
Taxaceae	<i>Torreya nucifera</i> var. <i>radicans</i>	Chabogaya	S	0.00	0.00	0.00	1.00	1
Taxodiaceae	<i>Cryptomeria japonica</i> var. <i>radicans</i>	Ashiusugi	T	0.33	0.21	0.25	0.21	299
Araceae	<i>Arisaema amurense</i> ssp. <i>robustum</i> var. <i>ovale</i>	Ashiutennansho	P	0.00	0.00	0.42	0.58	11
	<i>Arisaema serratum</i>	Koraitennansho	P	0.00	0.00	0.63	0.37	14
Cyperaceae	<i>Carex dolichostachya</i>	Miyamakansuge	P	0.00	0.04	0.62	0.34	118
	<i>Carex flabellata</i>	Yamatekirisuge	P	0.00	0.07	0.93	0.00	14
	<i>Carex foliosissima</i>	Okunokansuge	P	0.00	0.00	0.91	0.09	9

Family	Scientific name ¹⁾	Japanese name	Life form ²⁾	Relative abundance ³⁾				Frequency of occurrence
				UR	LR	US	LS	
Dioscoreaceae	<i>Carex mollicula</i>	Himeshirasuge	P	0.00	0.00	1.00	0.00	15
	<i>Carex morrowii</i> var. <i>temnolepis</i>	Hosobakansuge	P	0.00	0.00	0.43	0.57	46
	<i>Carex olivacea</i> var. <i>angustior</i>	Miyamashirasuge	P	0.00	0.00	0.36	0.64	63
	<i>Carex shimizuensis</i>	Azumanaruko	P	0.00	0.00	1.00	0.00	4
	<i>Dioscorea septemloba</i>	Kikubadokoro	L	0.00	0.00	1.00	0.00	2
	<i>Dioscorea tokoro</i>	Onidokoro	L	0.00	0.00	0.46	0.54	5
Juncaceae	<i>Juncus effusus</i> var. <i>decipiens</i>	Igusa	P	0.00	0.00	0.50	0.50	34
Liliaceae	<i>Chionographis japonica</i>	Shiraitoso	P	0.00	0.31	0.69	0.00	3
	<i>Disporum sessile</i>	Hochakuso	P	0.00	0.00	1.00	0.00	1
	<i>Disporum smilacinum</i>	Chigoyuri	P	0.70	0.06	0.25	0.00	16
	<i>Heloniopsis orientalis</i>	Shojobakama	P	0.00	0.00	1.00	0.00	1
Orchidaceae	<i>Paris tetraphylla</i>	Tsukubaneso	P	0.52	0.23	0.25	0.00	4
	<i>Polygonatum lasianthum</i>	Miyamanarukoyuri	P	0.00	0.00	1.00	0.00	2
	<i>Smilax china</i>	Sarutoriibara	L	0.64	0.28	0.08	0.00	13
	<i>Smilax riparia</i> var. <i>ussuriensis</i>	Shiode	P	0.40	0.00	0.00	0.60	3
	<i>Tricyrtis affinis</i>	Yamajinohotogogisu	P	0.00	0.05	0.79	0.16	76
	<i>Trillium smallii</i>	Enreiso	P	0.00	0.00	0.72	0.28	3
	<i>Calanthe reflexa</i>	Natsuebina	P	0.23	0.34	0.22	0.20	101
	<i>Calanthe tricarinata</i>	Sarumen'ebine	P	0.00	0.00	0.72	0.28	3
	<i>Crematista unguiculata</i>	Tokenran	P	0.00	0.00	0.00	1.00	2
	<i>Goodyera foliosa</i> var. <i>maximowicziana</i>	Akebonoshusuran	P	0.00	0.00	0.00	1.00	17
	<i>Goodyera pendula</i>	Tsurishusuran	E	0.00	0.13	0.29	0.57	8
	<i>Goodyera schlechtendaliana</i>	Miyamauzura	P	0.77	0.23	0.00	0.00	12
	<i>Liparis</i> sp.	<i>Liparis</i> sp.	E	0.00	0.00	0.56	0.44	2
	<i>Orchis chidori</i>	Hinachidori	E	0.00	0.54	0.00	0.46	2
	<i>Platanthea minor</i>	Oobanotonboso	P	1.00	0.00	0.00	0.00	1
Poaceae	<i>Tipularia japonica</i>	Hitotsubokuro	P	1.00	0.00	0.00	0.00	3
	<i>Milium effusum</i>	Ibukinukabo	P	0.00	0.00	0.84	0.16	5
	<i>Microstegium vimineum</i>	Ashiboso	P	0.00	0.05	0.51	0.44	22
	<i>Miscanthus sinensis</i>	Susuki	P	0.00	0.00	0.00	1.00	1
	<i>Oplismenus undulatifolius</i> var. <i>undulatifolius</i>	Chidimizasa	P	0.00	0.61	0.22	0.17	5
	<i>Sasa</i> sp. (complex of <i>S. kurilensis</i> and <i>S. palmata</i>)	<i>Sasa</i> sp.	P	0.53	0.19	0.14	0.14	36
Juglandaceae	<i>Pterocarya rhoifolia</i>	Sawagurumi	T	0.01	0.12	0.31	0.56	139
Betulaceae	<i>Betula grossa</i>	Mizume	T	0.17	0.16	0.30	0.37	183
	<i>Carpinus cordata</i>	Sawashiba	T	0.00	0.65	0.35	0.00	3
	<i>Carpinus japonica</i>	Kumashide	T	0.00	0.00	1.00	0.00	5
	<i>Carpinus laxiflora</i>	Akashide	T	0.16	0.33	0.35	0.15	103
	<i>Carpinus tschonoskii</i>	Inushide	T	0.00	0.05	0.36	0.60	23
	<i>Corylus sieboldiana</i>	Tsunohashibami	S	0.00	0.13	0.55	0.32	8
Fagaceae	<i>Castanea crenata</i>	Kuri	T	0.64	0.36	0.00	0.00	13
	<i>Fagus crenata</i>	Buna	T	0.30	0.21	0.24	0.25	271
	<i>Quercus crispula</i>	Mizunara	T	0.45	0.16	0.29	0.10	100
	<i>Quercus salicina</i>	Urajirogashi	T	1.00	0.00	0.00	0.00	2
	<i>Quercus serrata</i>	Konara	T	1.00	0.00	0.00	0.00	1
Urticaceae	<i>Boehmeria tricuspis</i>	Akaso	P	0.00	0.00	0.44	0.56	13
	<i>Elatostema laetevirens</i>	Yamatokihokori	P	0.00	0.00	0.49	0.51	84
	<i>Elatostema umbellatum</i> var. <i>majus</i>	Uwabamiso	P	0.00	0.01	0.51	0.48	99
	<i>Laportea bulbifera</i>	Mukagoirakusa	P	0.00	0.00	0.36	0.64	23
	<i>Pilea japonica</i>	Yamamizu	A	0.00	0.00	0.00	1.00	8
	<i>Pilea mongolica</i>	Aomizu	A	0.00	0.00	0.50	0.50	48
Loranthaceae	<i>Viscum album</i> ssp. <i>coloratum</i>	Yadorigi	E	0.43	0.34	0.11	0.12	20
Polygonaceae	<i>Antenoron filiforme</i>	Mizuhiki	P	0.00	0.00	1.00	0.00	3
	<i>Persicaria debilis</i>	Miyamatanisoba	A	0.00	0.04	0.28	0.68	26
	<i>Persicaria nipponensis</i>	Yanonegusa	A	0.00	0.00	0.00	1.00	1
	<i>Persicaria thunbergii</i>	Mizosoba	A	0.00	0.00	0.82	0.18	9

Family	Scientific name ¹⁾	Japanese name	Life form ²⁾	Relative abundance ³⁾				Frequency of occurrence
				UR	LR	US	LS	
Caryophyllaceae	<i>Persicaria yokusaiana</i>	Hanatade	A	0.00	0.00	0.79	0.21	4
	<i>Reynotria japonica</i>	Itadori	P	0.00	0.02	0.61	0.37	63
	<i>Cerastium holosteoides</i> var. <i>hallaisanense</i>	Miminagusa	B	0.00	0.00	0.00	1.00	4
	<i>Stellaria alsine</i> var. <i>undulata</i>	Nominofusuma	P	0.00	0.00	0.60	0.40	13
	<i>Stellaria diversiflora</i>	Sawahakobe	P	0.00	0.01	0.44	0.55	76
Magnoliaceae	<i>Magnolia obovata</i>	Hoonoki	T	0.53	0.47	0.00	0.00	4
	<i>Magnolia salicifolia</i>	Tamushiba	T	0.68	0.22	0.09	0.01	97
Schisandraceae	<i>Schisandra nigra</i>	Matsubusa	L	0.38	0.34	0.00	0.29	3
Lauraceae	<i>Lindera erythrocarpa</i>	Kanakuginoki	T	0.19	0.34	0.17	0.29	77
	<i>Lindera umbellata</i> var. <i>membranacea</i>	Oobakuromoji	S	1.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Lindera umbellata</i> var. <i>umbellata</i>	Kuromoji	S	0.52	0.30	0.14	0.04	163
Cercidiphyllaceae	<i>Cercidiphyllum japonicum</i>	Katsura	T	0.00	0.00	0.00	1.00	1
Ranunculaceae	<i>Aconitum sanyoense</i>	San'yobushi	P	0.00	0.00	0.00	1.00	6
	<i>Clematis apiifolia</i>	Botanduru	L	0.00	0.00	0.00	1.00	3
	<i>Dichocarpum ohwianum</i>	San'inshirokaneso	P	0.00	0.00	0.10	0.90	12
	<i>Ranunculus silerifolius</i> var. <i>quelpaertensis</i>	Yamakitsunenobotan	P	0.00	0.00	0.34	0.66	7
Lardizabalaceae	<i>Akebia quinata</i>	Akebi	L	0.00	0.00	0.00	1.00	2
	<i>Akebia trifoliata</i>	Mitsubaakebi	L	0.00	0.00	0.00	1.00	2
Aristolochiaceae	<i>Heterotropa nipponica</i> var. <i>rigescens</i>	Atsumikan'aoi	P	1.00	0.00	0.00	0.00	1
Actinidiaceae	<i>Actinidia arguta</i>	Sarunashi	L	0.00	0.00	0.00	1.00	1
	<i>Actinidia polygama</i>	Matatabi	L	0.05	0.14	0.37	0.45	146
Theaceae	<i>Eurya japonica</i>	Hisakaki	S	0.32	0.32	0.31	0.06	54
	<i>Stewartia pseudo-camellia</i>	Natsutsubaki	T	0.00	0.00	1.00	0.00	3
Guttiferae	<i>Hypericum erectum</i>	Otogiriso	P	0.00	0.00	1.00	0.00	2
Cruciferae	<i>Cardamine flexuosa</i>	Tanetsukebana	A	0.00	0.00	0.25	0.75	38
Hamamelidaceae	<i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i>	Marubamansaku	T	0.64	0.15	0.19	0.01	72
Saxifragaceae	<i>Astilbe thunbergii</i>	Akashoma	P	0.02	0.00	0.85	0.13	44
	<i>Cardiandra alternifolia</i>	Kusaajisai	P	0.00	0.00	0.52	0.48	33
	<i>Crysosplenium fauriei</i> var. <i>fauriei</i>	Hokurikunekonome	P	0.00	0.00	0.12	0.88	41
	<i>Deutzia crenata</i>	Utsugi	S	0.00	0.00	0.00	1.00	1
	<i>Hydrangea hirta</i>	Koajisai	S	0.16	0.26	0.56	0.03	59
	<i>Hydrangea paniculata</i>	Noriutsugi	S	0.60	0.15	0.21	0.04	19
	<i>Hydrangea petiolaris</i>	Tsuruajisai	L	0.11	0.21	0.38	0.30	178
	<i>Hydrangea serrata</i>	Yamaajisai	S	0.01	0.05	0.49	0.45	147
	<i>Mitella acerina</i>	Momijicharumeruso	P	0.00	0.00	0.43	0.57	30
	<i>Mitella furusei</i> var. <i>subramosa</i>	Charumeruso	P	0.00	0.00	0.42	0.58	42
	<i>Ribes ambiguum</i>	Yashabishaku	E	0.69	0.31	0.00	0.00	3
	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	Iwagarami	L	0.21	0.14	0.13	0.52	157
Rosaceae	<i>Duchesnea indica</i>	Yabuhebiichigo	P	0.00	0.00	1.00	0.00	1
	<i>Malus tschonoskii</i>	Oourajironoki	T	0.00	0.48	0.52	0.00	2
	<i>Potentilla centigrana</i>	Himehebiichigo	P	0.00	0.00	0.00	1.00	2
	<i>Potentilla freyniana</i>	Mitsubatsuchiguri	P	0.00	0.00	0.00	1.00	3
	<i>Prunus grayana</i>	Uwamizuzakura	T	0.30	0.32	0.29	0.09	18
	<i>Prunus incisa</i> ssp. <i>kinkiensis</i>	Kinkinamezakura	T	0.27	0.36	0.32	0.05	16
	<i>Prunus jamasakura</i>	Yamazakura	T	0.35	0.47	0.17	0.00	6
	<i>Rubus crataegifolius</i>	Kumaichigo	S	0.07	0.42	0.26	0.25	17
	<i>Rubus illecebrosus</i>	Baraichigo	S	0.00	0.00	0.49	0.51	7
	<i>Rubus palmatus</i>	Nagabanomomijiichigo	S	0.05	0.17	0.50	0.28	92
	<i>Rubus pectinellus</i>	Kobanofuyuiichigo	S	0.09	0.16	0.43	0.33	13
	<i>Sorbus alnifolia</i>	Azukinashi	T	0.54	0.27	0.07	0.12	14
	<i>Sorbus commixta</i> var. <i>commixta</i>	Nanakamado	T	0.78	0.07	0.15	0.00	13
	<i>Sorbus gracillius</i>	Nankinnanakamado	S	1.00	0.00	0.00	0.00	1
	<i>Sorbus japonica</i>	Urajironoki	T	0.53	0.47	0.00	0.00	4
Leguminosae	<i>Dumasia truncata</i>	Nosasage	L	0.05	0.00	0.72	0.23	22
Oxalidaceae	<i>Oxalis corniculata</i> f. <i>corniculata</i>	Katabami	P	0.00	0.70	0.00	0.30	3

Family	Scientific name ¹⁾	Japanese name	Life form ²⁾	Relative abundance ³⁾				Frequency of occurrence
				UR	LR	US	LS	
Euphorbiaceae	<i>Oxalis griffithii</i>	Miyamakatabami	P	0.00	0.02	0.47	0.51	173
	<i>Mallotus japonicus</i>	Akamegashiwa	T	0.00	1.00	0.00	0.00	1
	<i>Sapium japonicum</i>	Shiraki	T	0.00	0.00	1.00	0.00	2
Daphniphyllaceae	<i>Daphniphyllum macropodum</i> var. <i>humile</i>	Ezoyuzuriha	S	0.80	0.20	0.00	0.00	32
Rutaceae	<i>Phellodendron amurense</i>	Kihada	T	0.00	0.28	0.00	0.72	4
	<i>Skimmia japonica</i> var. <i>intermedia</i> f. <i>repens</i>	Tsurumiyamashikimi	S	0.81	0.19	0.00	0.00	39
	<i>Zanthoxylum ailanthoides</i>	Karasuzansho	T	0.00	0.28	0.00	0.72	4
Anacardiaceae	<i>Rhus ambigua</i>	Tsuturaushi	L	0.29	0.35	0.24	0.13	98
	<i>Rhus javanica</i> var. <i>roxburghii</i>	Nurude	T	0.00	0.54	0.00	0.46	2
	<i>Rhus trichocarpa</i>	Yamaurushi	T	0.79	0.19	0.02	0.00	66
Aceraceae	<i>Acer amoenum</i> var. <i>matsumurae</i>	Yamamomiji	T	0.00	0.22	0.23	0.55	5
	<i>Acer japonicum</i>	Hauchiwakaede	T	0.09	0.12	0.69	0.10	24
	<i>Acer micranthum</i>	Kominekaede	T	0.44	0.25	0.18	0.12	143
	<i>Acer mono</i>	Itayakaede	T	0.19	0.14	0.26	0.41	30
	<i>Acer nipponicum</i>	Tetsukaede	T	0.05	0.03	0.36	0.55	67
	<i>Acer palmatum</i>	Irohamomiji	T	0.18	0.16	0.60	0.07	12
	<i>Acer rufinerve</i>	Urihadakaede	T	0.28	0.38	0.12	0.23	56
	<i>Acer sieboldianum</i>	Kohauchiwakaede	T	0.62	0.17	0.19	0.02	70
	<i>Acer tenuifolium</i>	Hinauchiwakaede	T	0.00	0.00	0.00	1.00	2
Hyppocastanaceae	<i>Aesculus turbinata</i>	Tochinoki	T	0.00	0.02	0.22	0.76	71
Sabiaceae	<i>Meliosma tenuis</i>	Miyamahahaso	T	0.00	0.00	0.00	1.00	1
Aquifoliaceae	<i>Ilex crenata</i> var. <i>paludosa</i>	Haiinutsuge	S	0.54	0.31	0.11	0.04	165
	<i>Ilex leucoclada</i>	Himemochi	S	0.31	0.35	0.23	0.12	14
	<i>Ilex macropoda</i>	Aohada	T	0.48	0.35	0.09	0.09	83
	<i>Ilex pedunculosa</i>	Soyogo	T	0.79	0.17	0.02	0.01	84
	<i>Ilex sugerokii</i>	Kurosoyogo	T	0.78	0.22	0.00	0.00	21
Celastraceae	<i>Celastrus orbiculatus</i> var. <i>orbiculatus</i>	Tsuruumemodoki	L	0.00	0.41	0.00	0.59	8
	<i>Euonymus alatus</i> f. <i>stiatius</i>	Komayumi	S	0.00	0.00	0.50	0.50	16
	<i>Euonymus fortunei</i>	Tsurumasaki	L	0.38	0.34	0.00	0.29	3
	<i>Euonymus lanceolatus</i>	Murasakimayumi	S	0.20	0.41	0.39	0.00	15
	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	Tsuribana	T	0.00	0.00	0.27	0.73	9
	<i>Euonymus sieboldianus</i>	Mayumi	T	0.00	0.00	0.00	1.00	1
Vitaceae	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i> var. <i>heterophylla</i>	Nobudo	L	0.07	0.58	0.21	0.14	31
Thymelaeaceae	<i>Daphne miyabeana</i>	Karasushikimi	S	0.00	0.00	0.00	1.00	1
Violaceae	<i>Viola grypceras</i>	Tachitsubosumire	P	0.00	0.00	0.00	1.00	2
	<i>Viola vaginata</i>	Sumiresaishin	P	0.00	0.03	0.67	0.30	63
Stachyuraceae	<i>Stachyurus praecox</i>	Kibushi	S	0.00	0.00	0.56	0.44	4
Onagraceae	<i>Circaea erubescens</i>	Tanitate	P	0.00	0.00	0.46	0.54	45
Alangiaceae	<i>Alangium platanifolium</i> var. <i>trilobum</i>	Urinoki	S	0.00	0.00	0.00	1.00	1
Cornaceae	<i>Aucuba japonica</i> var. <i>borealis</i>	Himeaoki	S	0.22	0.52	0.21	0.05	15
	<i>Benthamidia japonica</i>	Yamaboshi	T	0.02	0.04	0.73	0.20	45
	<i>Helwingia japonica</i>	Hanaikada	S	0.00	0.00	1.00	0.00	1
	<i>Swida controversa</i>	Mizuki	T	0.04	0.21	0.34	0.42	66
	<i>Swida macrophylla</i>	Kumanomizuki	T	0.00	0.00	1.00	0.00	1
Araliaceae	<i>Eleutherococcus sciadophylloides</i>	Koshiabura	T	0.58	0.21	0.08	0.13	106
	<i>Aralia elata</i>	Taranoki	S	0.06	0.24	0.38	0.32	59
	<i>Evodiopanax innovans</i>	Takanotsune	T	0.39	0.42	0.10	0.08	41
	<i>Kalopanax septemlobus</i>	Harigiri	T	0.00	0.00	0.56	0.44	2
	<i>Panax japonicus</i> f. <i>japonicus</i>	Tochibaninjin	P	0.00	0.00	1.00	0.00	7
Umbelliferae	<i>Angelica polymorpha</i>	Shiranesenkyuu	P	0.00	0.00	0.39	0.61	3
	<i>Hydrocotyle maritima</i>	Nochidome	P	0.00	0.00	0.33	0.67	32
	<i>Spuriopimpinella nikoensis</i>	Hikagemitsuba	P	0.00	0.00	0.15	0.85	34
Diapensiaceae	<i>Schizocodon soldanelloides</i> var. <i>magnus</i>	Ooiwakagami	P	0.81	0.19	0.00	0.00	29
	<i>Shortia uniflora</i> var. <i>kantoensis</i>	Iwauchiwa	P	0.65	0.12	0.19	0.04	38
Clethraceae	<i>Clethra barvinervis</i>	Rhobu	T	0.37	0.25	0.20	0.18	226

Family	Scientific name ¹⁾	Japanese name	Life form ²⁾	Relative abundance ³⁾				Frequency of occurrence
				UR	LR	US	LS	
Ericaceae	<i>Elliottia paniculata</i>	Hotsutsuji	S	0.90	0.03	0.07	0.00	30
	<i>Lyonia ovalifolia</i> var. <i>elliptica</i>	Nejiki	T	0.98	0.02	0.00	0.00	39
	<i>Menziesia ciliateryx</i>	Usugiyoraku	S	0.62	0.28	0.08	0.03	125
	<i>Pieris japonica</i>	Asebi	S	1.00	0.00	0.00	0.00	9
	<i>Rhododendron lagopus</i> var. <i>niphophilum</i>	Yukigunimitsubatsutsuji	S	0.00	0.00	1.00	0.00	1
	<i>Vaccinium hirtum</i>	Usunoki	S	0.53	0.43	0.05	0.00	22
	<i>Vaccinium japonicum</i>	Akushiba	S	0.80	0.19	0.00	0.01	68
	<i>Vaccinium oldhamii</i>	Natsuhaze	S	0.00	1.00	0.00	0.00	1
Myrsinaceae	<i>Ardicia japonica</i>	Yabukoji	S	0.74	0.26	0.00	0.00	7
Primuraceae	<i>Lysimachia japonica</i>	Konasubi	P	0.00	0.00	0.00	1.00	2
Styracaceae	<i>Pterostyrax hispida</i>	Oobaasagara	T	0.00	0.00	0.08	0.92	30
	<i>Styrax japonica</i>	Egonoki	T	0.31	0.32	0.21	0.15	109
	<i>Styrax obassia</i>	Hakuunboku	T	0.00	0.35	0.52	0.13	39
Symplocaceae	<i>Symplocos chinensis</i> var. <i>leucocarpa</i> f. <i>pilosa</i>	Sawafutagi	S	0.00	0.15	0.83	0.02	43
	<i>Symplocos coreana</i>	Tannasawafutagi	S	0.38	0.31	0.11	0.20	193
Oleaceae	<i>Fraxinus lanuginosa</i> f. <i>serrata</i>	Aodamo	T	0.51	0.00	0.49	0.00	4
	<i>Fraxinus longicuspis</i> var. <i>latifolia</i>	Tsukushitonero	T	0.00	0.48	0.52	0.00	2
	<i>Fraxinus sieboldiana</i>	Marubaodamo	T	0.26	0.43	0.30	0.00	24
	<i>Ligustrum obtusifolium</i>	Ibotanoki	S	0.00	0.11	0.37	0.52	38
Gesneriaceae	<i>Conandron ramondiioides</i>	Iwatabako	E	0.00	0.00	0.00	1.00	1
Gentianaceae	<i>Gentiana zollingeri</i>	Fuderindo	B	1.00	0.00	0.00	0.00	2
	<i>Swertia bimaculata</i>	Akebonoso	B	0.00	0.00	0.00	1.00	3
	<i>Tripterospermum japonicum</i>	Tsururindo	L	0.48	0.39	0.10	0.04	64
Asclepiadaceae	<i>Tylophora aristolochioides</i>	Okamomeduru	L	0.00	0.23	0.77	0.00	4
Rubiaceae	<i>Galium trifloriforme</i> var. <i>nipponicum</i>	Kurumamugura	P	0.00	0.00	0.41	0.59	20
	<i>Hedyotis lindleyana</i> var. <i>hirsuta</i>	Hashikagusa	A	0.00	0.00	0.12	0.88	21
	<i>Mitchella undulata</i>	Tsuruaridooshi	P	0.83	0.07	0.04	0.06	26
Boraginaceae	<i>Trigonotis brevipes</i>	Mizutabirako	P	0.00	0.01	0.40	0.58	95
Labiales	<i>Ajuga yezoensis</i>	Nishikigoromo	P	0.00	0.00	0.72	0.28	6
	<i>Chelonopsis moschata</i>	Jakoso	P	0.00	0.00	0.00	1.00	2
	<i>Clinopodium micranthum</i>	Inutobana	P	0.00	0.28	0.60	0.12	7
	<i>Rabdosia longituba</i>	Akichoji	P	0.00	0.00	0.96	0.04	38
	<i>Salvia glabrescens</i>	Akigiri	P	0.00	0.00	0.00	1.00	1
	<i>Scutellaria muramatsui</i>	Dewanotatsunami	P	0.03	0.04	0.57	0.36	78
	<i>Callicarpa japonica</i>	Murasakishikibu	S	0.12	0.43	0.30	0.15	46
Verbenaceae	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	Kusagi	S	0.00	0.25	0.52	0.23	40
Solanaceae	<i>Physalisstrum japonicum</i>	Igahoozuki	P	0.00	0.00	0.48	0.52	29
Scrophulariaceae	<i>Mimulus nepalensis</i> var. <i>japonicus</i>	Mizohoozuki	P	0.00	0.00	0.00	1.00	4
	<i>Paulownia tomentosa</i>	Kiri	T	0.00	0.00	0.56	0.44	2
	<i>Veronica muratae</i>	San'in kuwagata	P	0.00	0.00	0.21	0.79	29
Plantaginaceae	<i>Plantago asiatica</i>	Oobako	P	0.00	0.00	0.00	1.00	2
Caprifoliaceae	<i>Sambucus racemosa</i> ssp. <i>sieboldiana</i>	Niwatoko	S	0.08	0.07	0.55	0.30	14
	<i>Viburnum furcatum</i>	Ookamenoki	T	0.16	0.52	0.20	0.12	23
	<i>Viburnum plicatum</i> var. <i>tomentosum</i>	Yabudemari	S	0.10	0.00	0.30	0.60	35
	<i>Viburnum urceolatum</i> f. <i>procumbens</i>	Miyamashigure	S	0.67	0.27	0.06	0.00	17
	<i>Viburnum wrightii</i>	Miyamagamazumi	S	0.89	0.11	0.00	0.00	8
	<i>Weigela hortensis</i>	Taniutsugi	S	0.02	0.04	0.70	0.23	44
Campanulaceae	<i>Codonopsis lanceolata</i>	Tsuruninjin	L	0.25	0.00	0.75	0.00	4
Compositae	<i>Peracarpa carnosus</i> var. <i>circaeoides</i>	Tanigikyo	P	0.00	0.00	0.22	0.78	66
	<i>Ainsliaea acerifolia</i> var. <i>subapoda</i>	Okumomijihaguma	P	0.00	0.25	0.68	0.07	23
	<i>Artemisia princeps</i>	Yomogi	P	0.00	0.00	0.00	1.00	1
	<i>Cacalia delphiniifolia</i>	Momijigasa	P	0.00	0.00	1.00	0.00	11
	<i>Cacalia nikomontana</i>	Ookanikomori	P	0.00	0.23	0.77	0.00	4
	<i>Circium ashiuense</i>	Ashiuazami	P	0.00	0.00	0.30	0.70	4
	<i>Conyza sumatrensis</i>	Ooarechinogiku	P	0.00	0.00	0.30	0.70	4

Family	Scientific name ¹⁾	Japanese name	Life form ²⁾	Relative abundance ³⁾				Frequency of occurrence
				UR	LR	US	LS	
	<i>Crassocephalum crepidoides</i>	Benibanaborogiku	A	0.00	0.08	0.78	0.14	24
	<i>Erechtites hieracifolia</i>	Dandoborogiku	A	0.00	0.07	0.13	0.80	47
	<i>Lactuca sororia</i>	Murasakinigana	P	0.00	0.00	0.72	0.28	3
	<i>Lapsana apogonoides</i>	Koonitabirako	A	0.00	0.00	0.00	1.00	1
	<i>Petasites japonicus</i>	Fuki	P	0.00	0.20	0.45	0.35	5
	<i>Solidago altissima</i>	Seitakaawadachiso	P	0.25	0.00	0.75	0.00	4
	<i>Synurus palmatopinnatifidus</i> var. <i>indivisus</i>	Kikubayamabokuchi	P	0.00	0.00	0.00	1.00	1
	<i>Yongia japonica</i>	Onitabirako	A	0.00	0.00	1.00	0.00	1