

ブナ林域における森林景観の構造と 植物種の多様性に及ぼす人為攪乱の影響

長池卓男

The effects of human disturbance on forested landscape structure
and plant species diversity in *Fagus crenata* forest region

Takuo NAGAIKE

目 次

要 約	31
第1章 序 論	33
1.1 研究の意義	33
1.2 研究の目的	33
1.3 従来の研究	33
1.4 研究の方向	34
第2章 調査地の概要	35
第3章 森林景観を構成する景観要素の時空間的变化	35
3.1 ブナ林域の原生林と二次林が優占する景観構造の時空間的变化	35
3.2 ブナ林域の景観多様度の変化に及ぼす景観動態の影響	41
第4章 景観要素に出現した植物種のハビタット選好性	45
第5章 森林景観を構成する景観要素の植物種多様性	46
5.1 原生林および天然更新施業林の植物種多様性と構成種	46
5.2 二次林の植物種多様性と構成種	52
— 景観構造の変化および木本層のブナの出現に関連づけて —	
5.3 人工林の植物種多様性と構成種	56
— スギ人工林の混交林化が林分構造と植物種多様性に及ぼす影響 —	
第6章 森林景観を構成する景観要素間の植物種多様性の比較および出現し た植物種の地域的な評価	60
第7章 結 論	65
7.1 森林景観を構成する景観要素の時空間的变化	65
7.2 森林景観を構成する景観要素の植物種多様性	66
7.3 景観要素間の植物種多様性の比較および出現した植物種 の地域的な評価	68
7.4 生物多様性の保全を考慮した地域的な森林管理への提言	68
7.5 おわりに	69
引用文献	69
付 表	78

The effects of human disturbance on forested landscape structure and plant species diversity in *Fagus crenata* forest region

Takuo NAGAIKE

The purpose of this research is to clarify the effects of human disturbance on biodiversity from species to landscape level using with comprehensive approach. Specific goals of this study were 1) to clarify the spatio-temporal changes in landscape element, 2) to show the habitat preference of the species occurred in each landscape element, 3) to demonstrate the effects of human disturbance on plant species diversity in each landscape element, and 4) to evaluate the plant species diversity in a whole landscape comparing with it among landscape elements. This research was mainly studied at Kamikawa village, Niigata prefecture. This village was composed with much forested landscape element which was managed by various gradient of human disturbance (i.e., shelterwood logged forest, secondary forest, and plantation) and little primary forest, and is typical rural area of *Fagus crenata* forest region. The spatio-temporal changes in landscape element was affected by both natural and social environment. The stronger intensity of human activity is, the higher the landscape diversity is. I was able to identify two patterns that led to increased landscape diversity in the study sites. In the first, which was most apparent in the primary forest site, increased diversity resulted primarily from an increase in the number of landscape elements. In the other, which was seen in the coppice forest site, increased diversity resulted from a decrease in the difference between the numbers of grid squares dominated by each landscape element while the number of landscape elements remained unchanged. The habitat preference of the species occurred in each landscape element was tested statistically. I surveyed 95 (4477 quadrats) and 87 (4157 quadrats) plots for forest floor plants and trees, respectively. According to habitat preference, the species was classified into 7 types.

Plant species diversity in shelterwood logged forest was not significant difference with that in primary forest. However, the proportion of Primary Stand Species in shelterwood logged forest was lower. In secondary forests, I showed that the relative dominance of beech reflected with the gradient of human disturbance (i.e., the more the intensity of disturbance is, the lower relative dominance of beech is). Also, a stand which had been used intensively was lower relative dominance of beech. Plant species diversity seemed to be affected by management history than present stand structure. In case of *Cryptomeria japonica* plantation, the smaller canopy trees were, the more neglectful the stand managed, indicating that the relative dominance of *C. japonica* is lower. Plant species diversity for forest floor plants in the stand which was managed intensively was higher. However, the proportion of Primary Stand Species was decreased with higher relative dominance of *C. japonica*.

Finally, the ratios of number of species and the occurrence frequency of each species group were compared among primary forest and the other landscape elements. The results showed that the occurrence frequency of Primary Stand Species was the lowest in secondary forest, suggesting higher impact of the conversion. The method using with this study could identify to comprehensively understand of biodiversity from species to landscape.

要 約

第1章 序 論

本研究は、単一のレベルでのみ解析されることが多かった生物多様性の階層性を、包括的に把握することを試みた。そして、景観から種までを対象に、森林景観の構造と植物種多様性に及ぼす人為攪乱の影響を明らかにすることを目的とし、以下の各項目について研究をすすめた。

① 森林景観を構成する景観要素の時空間的变化：

景観を構成する景観要素と、それらの時空間的变化を明らかにする。

② 森林景観を構成する景観要素に出現した植物種のハビタット選好性：

各景観要素に出現した種がどのようなハビタットに偏って出現したかを統計的に明らかにする。

③ 森林景観を構成する景観要素の植物種多様性：

各景観要素には、どのような種が出現し、景観要素の種多様性に及ぼす人為攪乱の影響を明らかにする。

④ 森林景観を構成する景観要素間の植物種多様性の比較および出現した植物種の地域的な評価：

各景観要素に出現した種を総合的に評価することによって、各景観要素がもつ潜在的な種多様性を明らかにする。

これらのことから、ブナ林域の生物多様性の異なったレベルを考慮した森林管理について検討する。

第2章 調査地の概要

調査は、主に新潟県東蒲原郡上川村で行った。原生林から二次林、人工林まで含む、典型的なブナ林域の中山間地域である。日本海型気候の豪雪地帯であり、社会的側面としては過疎化が進行している。

第3章 森林景観を構成する

景観要素の時空間的变化

3.1 景観要素の構成および多様度の把握

景観構造の時空間的变化に及ぼす社会環境と自然環境の影響を把握した。人間活動の強度が強いほど景観多様度は高いことが示された。また、土地所有形態の違いが景観構造の変化に大きく影響していた。地形的要因も景観構造の変化に影響しており、自然環境(地形)と社会環境(人間活動や土地所有形態)の両者が景観構造の変化に強く影響していた。

3.2 景観多様度の変化に及ぼす景観動態の影響

景観多様度の変化に及ぼす要因を明らかにするために、景観要素の空間分布パターンに着目して解析を行った。調査地での景観多様度の増加には、景観要素数の増加によるもの、または景観要素数の変化ではなく、景観要素を優占しているグリッド数の差の減少によるもの、という2つのパターンがあることを明らかにした。土地所有形態に関しては、私有地は多数の小さいパッチで構成されているのに対し、国有林は少数の連続したパッチで構成されていることが示された。

第4章 景観要素に出現した

植物種のハビタット選好性

各景観要素において出現した種が、どのようなハビタットを本来の生育地に行っているかを明らかにするために、多数の調査地で植生調査を行い、出現した種のハビタット選好性を統計的に判定することを試みた。この結果を、各景観要素に出現した植物種に関する解析に用いた。

第5章 森林景観を構成する

景観要素の植物種多様性

5.1 原生林および天然更新施業地の

植物種多様性と構成種

原生林と天然更新施業林(皆伐母樹保残施業林)の種多様度は、草本層、木本層とも有意な違いはみられなかった。草本層の種多様度は、伐採後に増加する林分構造のパラメータ(幹数、個体あたりの萌芽数)と有意な正の相関があった。しかしながら、原生林に偏って出現した種の種数と出現頻度は、それらのパラメータと有意な負の相関を示した。皆伐母樹保残施業は、植物種多様性に関しては重大な影響を与えてはいないようであった。

5.2 二次林の植物種多様性と構成種

ブナが出現しない林分ほど、樹木サイズやバイオマスが小さく、かつ萌芽数が多かった。したがって、ブナの相対優占度は過去の攪乱傾度を示すパラメータであると判断された。過去において、景観レベルで土地利用が集約的であるところほど、林分レベルで強度の管理がおこなわれており、これは現在の草本層の種多様度には大きな影響を及ぼしてはいないが、木本層には影響を及ぼしていた。しかしながら、攪乱が強度であった林分の種多様度は主に攪乱耐性種により構成されていた。そして、

種多様度は現在の林分構造よりも過去の管理履歴による影響の方が大きいことが示唆された。

5.3 人工林の植物種多様性と構成種

立木サイズが大きい林分ほど集約的な管理が行われており、立木サイズが小さい林分ほど管理が放棄または粗放化されてスギの相対優占度が低いことが示された。木本層と草本層の種多様度間には負の相関がみられ、集約的な管理が行われている林分は、主に草本層の種多様度が高いことが示された。種多様度の高い林分ほど攪乱耐性種によってその多様性が維持されていた。原生林種の種数は、草本層で広葉樹の幹密度が高いほど、木本層では大径木密度が高いほど、減少していた。

第6章 森林景観を構成する景観要素間の植物種多様性 および出現した植物種の地域的な評価

種多様度をもっとも多かったのは草本層で路傍植生、木本層では二次林であった。原生林種は、草本層の種数において人為攪乱が強くなるにつれて減少していた。ハビタットの攪乱傾度とともに、種の出現傾向が異なり、各景観要素ごとに出現する種の特徴を明らかにすることができた。今回用いた方法は景観レベルで種多様性を論じる際の一方法としてモデルとなるであろう。

第7章 結 論

景観レベルの種多様性評価法としての景観要素ごとに種多様性を把握し、景観要素間で比較するという本研究で用いた方法の評価に関して総括した。そして、生物多様性を考慮した森林管理について考察した。

第1章 序 論

1.1 研究の意義

生物多様性の保全は地球規模で緊急な課題である。「生物多様性の保全とは、遺伝子、種、生態系の3つのレベルでの保全が含まれ、世界中の様々な遺伝子や種を減少させることなく、また重要な生息地や生態系を破壊することなく、生物資源を保護し利用しつつ持続可能な社会を実現することである」(WRI・IUCN・UNEP, 1992)。この文章は、1992年にブラジルのリオデジャネイロで開催された国連環境開発会議(地球サミット)において、「生物の多様性に関する条約(生物多様性条約)」が討議された際の生物多様性の保全に関する定義である。この条約は1993年に発効され、わが国も加盟国の一員である。したがって、生物多様性の保全を目指した研究を遂行することは加盟国の一員としての責務である。

同じく国連環境開発会議では、「森林原則声明」が採択され、持続可能な森林管理という理念を実現させていくことが求められた。その後、世界の森林タイプに応じた持続可能な森林管理のための基準・指標づくりのために、わが国を含んだヨーロッパ以外の温帯林諸国では「モンテリオール・プロセス」という基準・指標が定められた。これは、持続可能な森林管理を達成するためのガイドラインともいうべきものであり、木材生産や水土保持等に加え、森林生態系の健全性や活力、生物多様性の保全、地球温暖化防止に配慮することが必要であることを示している(林野庁, 1998)。

また、近年、アメリカ合衆国においては、森林局を含んだ土地管理官庁ではその管理政策にEcosystem managementという概念を導入しはじめた。Ecosystem managementとは、生態系保全を最重要視し、それを目的とした資源管理を社会のあり方と結びつけて考えるという点で新たな資源管理のパラダイムを開こうとする射程をもった思想である(柿澤, 1997)。

以上のように、世界的にみて生物多様性の保全、および持続可能な森林管理への潮流があり、これらの発展に貢献する研究は必要不可欠である。

1.2 研究の目的

生物多様性のもつ階層性は、遺伝子から生態系、ひいては景観(landscape)まで拡張されているのが一般的である(Noss, 1990)。景観とは、ローカルな生態系または土地利用が数kmに及び類似した形態で繰り返されている

モザイク(Forman, 1995)と定義されている。

遺伝子から景観までの各レベルでの保全を達成するためには、そのレベルに対応した空間スケールを考慮する必要がある。本研究では、生物多様性の階層性の中で、野外で認識できる種レベルから景観レベルを対象とした。そして、これまでは、単一のレベルでのみ解析されることが多かった生物多様性の階層性を、包括的に把握することを試みた。

わが国の自然環境は、人間活動の影響が及んでいない原生的環境は残りわずかとなり、人間により様々な形態によって利用されてきた二次的環境がその多くを占めているのが現状である。したがって、原生的環境のみならず二次的環境も対象とすることによって、包括的な空間スケールでの生物多様性を把握することが初めて可能になる。

本研究は、生物多様性の景観から種までのレベルで、人為攪乱が及ぼす影響について明らかにすることを目的とする。

1.3 従来の研究

Ecosystem management に焦点をあてた研究を行う場合に、単一種に焦点を当てたアプローチ(単一種アプローチ)と生態系レベルのアプローチ(生態系アプローチ)の重要性について論争がおきている(例えば、Tracy and Brussard, 1994)。それは、単一種に焦点をあてたプログラム(単一種アプローチ、bottom-up アプローチ)ではEcosystem management レベルでの研究を構築することは不可能であり、生態系全体の包括的研究(生態系アプローチ、top-down アプローチ)が必要であるというものである(例えば、Franklin, 1993, 1994; Orians, 1993)。一方で、Soulé (1994) は、Ecosystem management の導入により、科学的に有効で検証された管理手順さえも単一種管理という時代遅れのパラダイムとしてみられるが故に、“species-bashing” が生じるであろうと危惧した。また、様々な生態系プロセスは種が消失したことによってもある程度維持されるという事実は、生態系の保全と種の保全の違いを示す重要な側面として指摘されている(Simberloff, 1998)。

しかしながら、単一種アプローチと生態系アプローチは、生態系プロセスを理解するためのスケールの連続したアプローチの中での両極端を意味するだけであり(Wilcove, 1994; Jones and Lawton, 1995)、両アプローチともに長所、短所はあるが、ともに有効なアプローチで

ある (Loeb et al., 1998)。生態系レベルの研究は、対象とする空間スケールが広く包括的であるが、多くの研究者、時間、費用を必要とする。一方、単一種の生態的研究も、特に対象種が“キーストーン種” (他の多くの種が相互作用し依存している種) または上位捕食者であるときは、生態プロセスや生態系機能を理解する上で大きな寄与があるだろう。

また、Knight (1998) は、生物多様性保全のためのアプローチとして、(1) 単一種アプローチ、(2) 生態プロセスアプローチ、(3) 景観アプローチを示した。(1) 単一種アプローチは、生物群集に対して大きなインパクトがある単一種の出生・死亡率のような、デモグラフィックな変数に焦点をあてる。単一種アプローチがもつ困難性は、数種にのみ焦点をあてていることと、景観レベルで管理が行われないならば実効性をもたないことである。(2) 生態プロセスアプローチは、もし生態プロセスが相応に機能しているならば、その対象地域の生物多様性は健全であるという前提にたつ。このアプローチの欠点は、生態系機能が種組成よりも重視されるという点である。移入種や外来種が自生種と同じ機能をその生態系内で果たすならば、同程度の価値であると判断してよいかという是非が問われている (Lugo, 1992a)。(3) 景観アプローチは、プロセスよりもパターンに焦点をあてており、種のグループを統合的に希望する方向へ導くように景観を管理することを主眼とする。景観の管理には、景観を構成するパッチ自身と、パッチの外部要因に焦点をあてた管理という異なった時空間スケールでの管理が必要である (Saunders et al., 1991)。

以上のように、現段階では、様々なアプローチの長所を生かした形での新たなアプローチが模索されている状況といえる。

景観を構成する景観要素の時空間的変化を明らかにした研究は、ランドスケープエコロジーへの関心の増加とともに、急激に増加している。この研究の手段としては、主に衛星画像や空中写真を用いて解析されてきた (例えば、Turner and Gardner, 1991; 原, 1996)。また、景観を構成するパッチにどのような種が生育しているかを、パッチの景観内の空間配置から論じた研究は、景観レベルの解析を通じて種レベルの現象を明らかにする優れたアプローチであり、このアプローチを用いた研究は1990年代に入り爆発的なペースで発表されている (例えば、Primack, 1993; Meffe and Carroll, 1994; Hansson et al., 1995; Bolger et al., 1997; Didham et al., 1998; Jules, 1998;

Keyser et al., 1998; Rothman and Roland, 1998; Suarez et al., 1998)。その一方で、景観を構成する景観要素に着目して、それらに生育する種を把握することから景観全体を評価するという研究は、景観内の人為攪乱傾度とそれに対する種の応答を把握する上で重要であるにもかかわらず、全くみられない。

1.4 研究の方向

研究の対象は、ブナ林域の中山間地域で行った。その理由として、ブナ林はわが国の冷温帯でもっとも優占していること、中山間地域は二次的環境から原生的環境までを含んでいることによる。わが国の中山間地域は、資源等を利用するために長らく管理されてきたという歴史的背景をもつ二次的環境が多く残されていることが大きな特徴である。これらの二次的環境は現在の絶滅危惧種の多くのハビタットとなっているという議論があるものの、各景観要素やその配置が群集構造や地域フロラに与える影響の評価は不十分である。この研究では、維管束植物種の種多様性を主な評価関数とする。シダから高木種までを含む維管束植物は、動物の餌資源として、また、ハビタットとしても重要であり、生物多様性に重要な役割をもつ (Schoonmaker and McKee, 1988; Qian et al., 1997; Roberts and Gilliam, 1995)。

本研究は景観の構造と植物種多様性に及ぼす人為攪乱の影響を明らかにすることを目的とし、以下の各章によりすすめた。

- ① 森林景観を構成する景観要素の時空間的変化 (第3章) 景観を構成する景観要素と、それらの時空間的変化を明らかにする。
- ② 森林景観を構成する景観要素に出現した植物種のハビタット選好性 (第4章)

各景観要素に出現した種がどのようなハビタットに偏って出現したかを統計的に明らかにする。

- ③ 森林景観を構成する景観要素の植物種多様性 (第5章)

各景観要素には、どのような種が出現し、景観要素の種多様性に及ぼす人為攪乱の影響を明らかにする。

- ④ 森林景観を構成する景観要素間の植物種多様性の比較および出現した植物種の地域的な評価 (第6章)

各景観要素に出現した種を総合的に評価することによって、各景観要素がもつ潜在的な種多様性を明らかにする。

これらのことから、ブナ林域の生物多様性の異なったレベルを考慮した森林管理について検討する。

第2章 調査地の概要

調査は、新潟県東蒲原郡上川村 (37°N, 139°E) を主とし、隣接する三川村と福島県金山町で行った。この地域の年平均降水量は約 2,200mm、年平均気温は 11.7°C であり、冷温帯気候に属する。林床の積雪は、山間部では 11 月遅くから 5 月中旬まで、平野部では 12 月遅くから 4 月中旬までであり、最大積雪深は山間部で 4–5 m、平野部では 1–2 m と、典型的な日本海型の豪雪地帯である。この村の面積は 361km² で、村の面積に対する森林面積の割合は 80% を占める。

現在の村の産業は主に農業である。林業に関しては、薪炭生産が 1970 年代頃まで重要な位置を占めていたが近年では観光用に炭焼きが行われる程度である。また、良質のスギ材を産することから人工林経営が比較的活発に行われている林分もみられるものの、林業従事者の高齢化等の背景により、林業経営を取りまく社会環境はわが国の他の地域と同様に厳しい。人口は 1967 年の 5,879 人から 1995 年の 3,706 人に急激に減少しており、過疎化が進行している。

第3章 森林景観を構成する

景観要素の時空間的变化

3.1 ブナ林域の原生林と二次林が優占する

景観構造の時空間的变化

3.1.1 はじめに

景観構造は、自然環境のみならず社会環境にも影響されている (Turner and Ruscher, 1988; Simpson et al., 1994; Forman, 1995; Kamada and Nakagoshi, 1996)。例えば、わが国の山地の景観を特徴づけている二次林は、薪や炭のような木質燃料資源を採取するために集約的に利用されてきた (紙谷, 1993)。1950 年代以降の木質燃料から化石燃料への転換は、薪炭林としての管理放棄をもたらした。その結果、薪炭林は利用されないまま成長し、それらの多くは針葉樹人工林に転換された。このような土地利用パターンの変化は景観構造の変化につながるために、地域の生物多様性に大きく影響する (例えば, Soulé et al., 1992; Noss and Csuti, 1994)。

そのような景観構造の変化のメカニズムを明らかにすることは、(1) 景観レベルでの生物多様性保全や資源管理のため (Franklin, 1993; Luque et al., 1994)、(2) 生態系の持続的な利用可能性や管理のパラダイムを発展させるため (Lubchenko et al., 1991; Christensen et al., 1996;

Turner et al., 1996)、(3) 景観構造の変化を予測するため (Muller and Middleton, 1994; 鎌田・曾宮, 1995) に重要である。また、景観レベルでの視点は、景観内に存在するパッチが形成する複雑なモザイクを通じて、種がどのように分布しているかを理解する上でも必要である (Dunning et al., 1992)。さらに、景観構造が繁殖などの生態的プロセスに及ぼす影響を明らかにすることも重要である (Turner, 1989; Wiens, 1989; Wiens et al., 1993; Hansson et al., 1995)。したがって、景観構造の変化のメカニズムを明らかにすることは、景観レベルでの生物多様性保全のために基礎的な情報を蓄積することでもある。

ブナ林は日本の冷温帯の代表的な植生である (福島ほか, 1995)。この植生の景観構造は人間活動によって広範囲にわたり改変されてきた。原生林の優占する地域では、異なった強度の人間活動の結果として、景観構造は均質な基質 (matrix) として広がっている原生林から、択伐林、二次林、人工林のような様々な景観要素のパッチの組み合わせに変化してきた (Fukamachi et al., 1996)。また、二次林の優占する地域の景観の変化は、社会環境と自然環境の両方によってより複雑に影響されている (紙谷, 1993)。

Wear and Flamm (1993)、Spies et al. (1994)、Turner et al. (1996) は、景観構造の変化に及ぼす社会環境の中で、土地所有形態が最も重要な要因のひとつであることを指摘した。しかしながらこのことを考慮した研究は多くない。そこで、本節では社会環境と自然環境の両方が原生林と二次林の優占する地域の景観構造の変化に及ぼす影響を明らかにする。特に、(1) 人間活動の強度、(2) 土地所有形態、(3) 地形要因が、景観多様度の変化に及ぼす影響を定量的に解析し評価することを目的とする。

3.1.2 調査地と調査方法

この研究は、上川村の集落の存否による 2 地域を対象として行った。集落がない地域は、林道が開設された約 20 年前まで人為攪乱はほとんど受けておらず、原生林が優占していた (以下、原生林優占域)。これとは対照的に、集落がある地域では、継続的に農林業が行われ、二次林が優占していた (以下、二次林優占域)。

両地域を 25,000 分の 1 地形図上で 100m × 100m のグリッドに区切った (原生林優占域; 2,171 グリッド、二次林優占域; 2,709 グリッド)。1967 年と 1995 年に撮影された空中写真からそれぞれ相観植生図を作成し、両年に

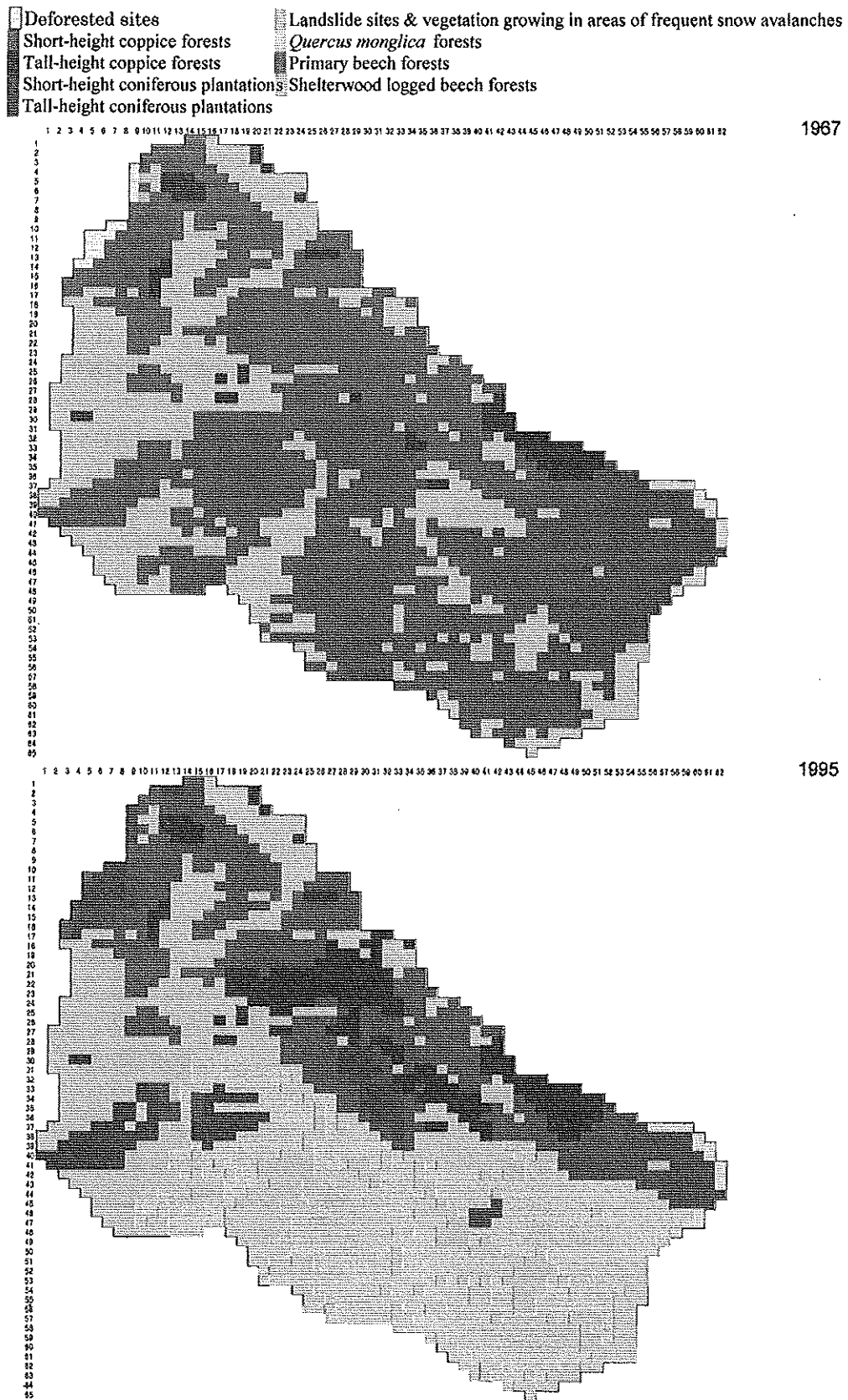


図3. 1. 1 (a). 1967年と1995年の景観構造(原生林優占域).
 Fig. 3. 1. 1 (a). Landscape structure in 1967 and 1996 (Primary forest site).

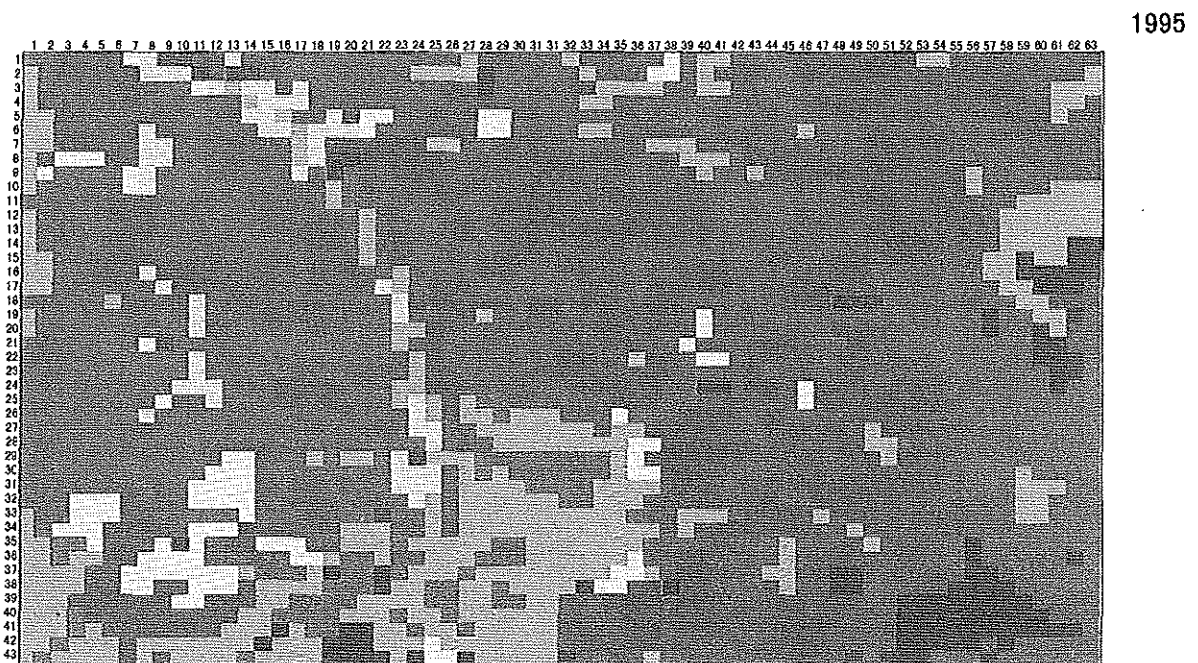
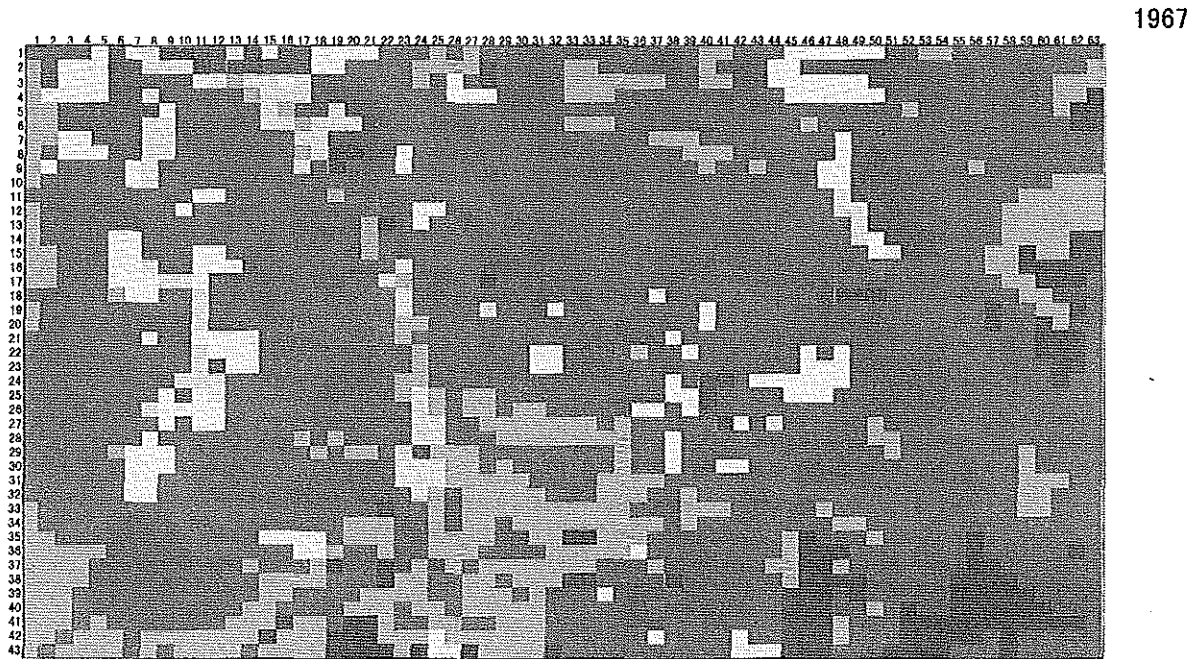
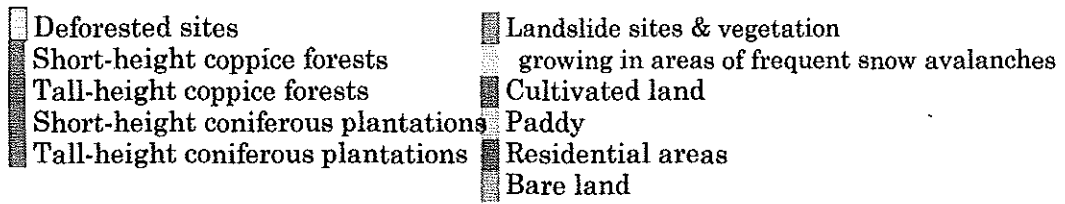


図3. 1. 1 (b). 1967年と1995年の景観構造（二次林優占域）.
 Fig. 3. 1. 1 (b). Landscape structure in 1967 and 1996 (Secondary forest site).

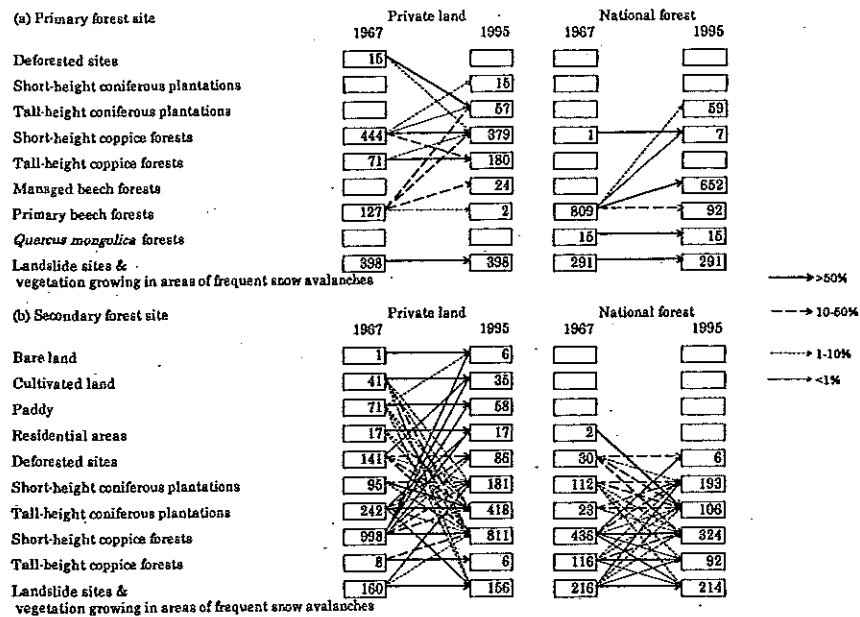


図3.1.2 1967年から1995年の景観構造の変化。数字は景観要素のグリッド数を、矢印の太さは景観要素の変化の割合を、それぞれ示す。
 Fig. 3.1.2 Changes in landscape structure between 1967 and 1995. Numeral in a box represents the number of grids of each landscape element. Each arrow shows the percentage of the number of grids in changed and/or same landscape elements in 1995 to that in a landscape element in 1965.

表3.1.1 景観多様度とその変化。

Table 3.1.1 Landscape diversity and their changes in study sites.

		1967		1995	
Primary forest site					
Private land	<i>H'</i>	1.77		1.95	
National forest	<i>NCH</i>		2.60		1.61
	<i>H'</i>	0.93			
	<i>NCH</i>		1.75		
Secondary forest site					
Private land	<i>H'</i>	2.11		2.26	
National forest	<i>NCH</i>		4.10		2.22
	<i>H'</i>	2.05			
	<i>NCH</i>		4.14		

H': Shannon's diversity index.

NCH (Number of changes in the landscape element from 1967 to 1995): The value is calculated by dividing the number of landscape elements changed between 1967 and 1995 per a landscape element in 1967.

表3.1.2 景観要素が変化したグリッドを景観構造の3つの変化パターン*に分類した場合の頻度。

Table 3.1.2 Frequency of grid classified with categories* in changes of landscape structure.

	Private land		National forest		Total	
	Frequency	%	Frequency	%	Frequency	%
Primary forest site						
Disturbance	87	32.2	658	91.6	745	75.4
Plantation	72	26.7	59	8.2	131	13.3
Succession	111	41.1	1	0.1	112	11.3
Total	270	100.0	718	99.9	988	100.0
Chi-square test	<i>p</i> <0.001					
Secondary forest site						
Disturbance	93	16.8	28	10.2	121	14.6
Plantation	320	57.9	177	64.6	497	60.1
Succession	140	25.3	69	25.2	209	25.3
Total	553	100.0	274	100.0	827	100.0
Chi-square test	<i>p</i> >0.05					

*: Cited in Kamada and Somiya (1995).

における景観要素を調べた。その結果、14の景観要素(裸地、畑、水田、集落、伐採地、低木スギ人工林、高木スギ人工林、低木二次林、高木二次林、ブナ天然更新施業林、ブナ原生林、ミヤマナラ林、崩壊地、雪崩植生)が認められ、それぞれのグリッドで最大面積を占める景観要素をそのグリッドの景観要素とした。ブナ天然更新施業林は、皆伐母樹保残施業が行われた林分である。この方法で残された保残木は現在までほとんど伐採されていないので、傘伐と択伐を組み合わせた方法といえる。これらの両地域で年代の異なる2つの相観植生図から得られた景観要素の変化を各グリッド単位で調べた。また、それぞれのグリッドの平均標高と平均傾斜を記録するとともに、各グリッドの土地所有形態(民有地、国有林)も調べた。景観多様度を評価するために、Shannonの多様度指数(H')を算出した。

3.1.3 結果

3.1.3.1 景観構造の変化の

土地所有形態間での比較

1) 原生林優占域(図3.1.1a、図3.1.2a)

28年間で、民有地の景観要素数は5から7に、国有林は4から6にそれぞれ増加していた。民有地において、低木二次林とブナ原生林の面積が減少していた。さらに、1967年には存在しなかったスギ人工林が1995年には確認された。国有林では、ブナ原生林の面積は1967年に70%を占めていたが、1995年には8%と急激に減少していた。ブナ原生林においては、国有林ではその多くが皆伐母樹保残法によって施行されたのに対し、民有地では人工林や低木二次林への転換が多かった。

2) 二次林優占域(図3.1.1b、図3.1.2b)

民有地では、低木二次林が1967年に全体の約60%を占めていたが、1995年には50%に減少していた。スギ人工林の面積は1967年から1995年に約2倍になった。民有地の景観要素は1967年と1995年で同数だった。国有林の景観構造の変化は、民有地の傾向と類似していた。原生林優占域よりも低標高に位置する二次林優占域においては、原生林は確認されなかった。

3) 景観多様度と景観構造の変化の複雑性

景観多様度(H')は、調査域または土地所有形態に関わらず、1967年よりも1995年で高かった(表3.1.1)。民有地の H' は、両調査域で国有林よりも高かった。原生林優占域の国有林の H' は、28年間で顕著に増加していた。さらに、二次林優占域の H' は両土地所有形態と

も原生林優占域よりも高かった。

景観構造の変化パターンの複雑性を評価するために、1967年から1995年の景観構造の変化を示すNCH(Number of changes in the landscape element from 1967 to 1995)を算出した。NCHは、1967年の景観要素あたりの1967年と1995年の間にグリッドで変化がみられた景観要素数である。すなわち、この値の高いほど景観構造の変化が複雑であったことを示す。NCHは、原生林優占域の民有地で2.6、国有林で1.8、二次林優占域ではそれぞれ4.1と4.1であった(表3.1.1)。

鎌田・曾宮(1995)の基準を用いて、景観構造の変化パターンを、「攪乱」、「植林」、「遷移」の3つのカテゴリーに分類した。彼らの定義によると、「攪乱」は景観要素間の高さの減少(例えば、高木二次林から低木二次林)、森林から農耕地などの人工的な景観要素への変化、「植林」は広葉樹林(ブナ林または二次林)または農耕地から針葉樹植林への変化、「遷移」は「攪乱」の逆の変化である。これらのカテゴリー間のグリッド数を土地所有形態間で比較すると、原生林優占域で有意に異なっており、国有林では「攪乱」が、民有地では「遷移」が多かった($p < 0.001$, カイ二乗検定、表3.1.2)。それに対し、二次林優占域では有意な違いはみられなかった($p > 0.05$, カイ二乗検定、表3.1.2)。

3.1.3.2 景観構造の変化と地形要因の比較

1995年の原生林優占域のブナ原生林、および二次林優占域の伐採地の標高は、1967年よりも有意に高かった($p < 0.01$, U-test、表3.1.3)。原生林優占域の高木二次林の標高は、1967年よりも1995年で有意に低かった($p < 0.01$, U-test)。また、原生林優占域の低木二次林($p < 0.05$, U-test)、二次林優占域の伐採地と低木二次林($p < 0.01$, U-test)は、1967年と比較して1995年で有意に急傾斜になっていた。

両調査域における景観構造の変化パターンのカテゴリー間で標高と傾斜を比較すると、それらはそれぞれ有意に異なっていた($p < 0.05$, 二次林優占域の標高、 $p < 0.001$, その他、Kruskal-Wallis test、表3.1.4)。

3.1.4 考察

景観多様度は両調査域とも、1967年と1995年の28年間で増加していた。特に、人間活動の強度を示している集落の存否が、景観多様度の変化に大きく影響していた。集落のない調査域は、集落のある調査域よりも景観多様

度が低かった(表3.1.1)。さらに、景観構造の変化は、集落のある調査域の方が、集落のない調査域よりも複雑であった(表3.1.1、図3.1.2)。景観多様度の変化は、人間の関与の時間(Mladenoff et al., 1993; White and Mladenoff, 1994)と人間活動の強度(Hoover and Parker, 1991)の両方に依存している。したがって、これらの結果は、人間活動の時間と強度が景観変化に大きく影響していることを示唆している。

四国山地において景観構造の時空間的変化を比較した、鎌田・曾宮(1995)の結果は、1954年には集落を含む地域の景観多様度は含まない地域よりも高かったが、1989年には逆の関係になったことを示している。本節では、集落を含む二次林優占域の景観多様度は、1967年にすでに高く、1995年までの増加は緩やかであった。それに対し、集落を含まない原生林優占域の景観多様度は、28年間で顕著に増加していた。わが国において、農村地域の景観構造は数世紀にも及ぶ期間、主として第一次産業を中心とする土地利用によって維持されてきた。しかしながら、原生林が優占している地域の景観多様度の上昇は、過去数十年の森林施業による急速なハビタット改変または分断化によるものが多い(Franklin and Forman, 1987; Ripple et al, 1991; Reed et al., 1996)。したがって、ある地域の景観多様度を評価するためには、人間活動の強度や期間の違いを考慮する必要がある。本節で、1995年の景観多様度が1967年よりも高かったことは、国有林では原生林から天然更新施業林への変化によって、私有地では低木二次林や伐採地から針葉樹人工林などの他の景観要素への転換によって、主にもたらされたことを示している(図3.1.2)。

鎌田・曾宮(1995)は、景観構造の変化は、集落のない地域では「攪乱」と「植林」によって、集落のある地域では「遷移」によって主に引き起こされていることを示した。さらに、彼らは集落のない地域の林業活動などによりもたらされる景観構造の変化は、より顕著であることを示唆した。本節では、景観構造の変化は、集落のない調査域では「攪乱」によって、集落のある調査域では「植林」によって主に引き起こされていた(表3.1.2)。これらと鎌田・曾宮(1995)の結果との違いは、集落のない地域で用いられる森林施業法の違い(鎌田・曾宮(1995)の調査地では皆伐とその後の植林、本節では天然更新施業)と、集落のある地域における林業活動を行う範囲が異なることの両方によってもたらされているようである。本調査域の景観構造の将来的な変化を予測す

る上で、「攪乱」と「植林」が重要な要因となるかは不明である。なぜならば、人口減少のような、将来にわたる社会環境の変動を考慮する必要があるからである(Hong et al., 1995)。

本節の結果は、土地所有形態の違いが景観構造の変化に異なった影響を与えていることを示している。例えば、私有地の景観多様度は国有林よりも高く(表3.1.1)、私有地の景観構造の変化に影響する要因は国有林とは異なる(図3.1.2、表3.1.1)。これらの結果は、森林施業法が土地所有形態によって異なる(Hansen et al., 1991)ことを反映している。Spies et al. (1994)は、森林面積の減少率とそのパターン、パッチサイズ、エッジ環境の範囲の変動は土地所有形態の違いによって引き起こされることを報告している。したがって、景観構造の変化を理解するためには、土地所有形態の違いが景観構造の変化にどのように作用するかを考慮することが重要である。

地形要因も景観構造の変化に影響していた(表3.1.3、3.1.4)。1995年のブナ原生林と伐採地の標高と傾斜は、1967年よりも有意に高く、そして急になっていた。これらの結果は、林業活動が高標高、急傾斜の林分にまで及んでいることを示している。四国山地においても同様の結果が鎌田・曾宮(1995)によって報告されている。この傾向はわが国の様々な場所でみられる一般的な特徴であるかもしれない。景観構造の変化パターンのカテゴリー間で標高と傾斜は、有意に異なっていた(表3.1.4)。この代表的な例の1つは、原生林優占域では「攪乱」の標高がもっとも高いのに対し、二次林優占域では「遷移」がもっとも高いことだ。それゆえに、地形要因の影響の程度は両調査域で異なっているようだ。

本節では、土地所有形態の違いと地形要因が景観構造の変化に影響していることを明らかにした。Mladenoff et al. (1994)やTurner et al. (1996)が指摘しているように、景観構造の変化を予測することや、景観や地域レベルでの生物多様性に影響する景観構造の変化を明らかにする上で、人間活動の強度、土地所有形態、地形要因を考慮することがさらに必要である。

表3. 1. 3 各景観要素における1967年と1995年間の標高と傾斜の比較。
Table 3. 1. 3 Compared mean elevation and inclination of each landscape element between 1967 and 1995.

	Elevation (m)					Inclination (degree)				
	1967		1995		Test	1967		1995		Test
	Mean	S.D.	Mean	S.D.		Mean	S.D.	Mean	S.D.	
Primary forest site										
Deforested sites	120.0	40.0	-	-		10.2	4.5	-	-	
Short-height coniferous plantations	-	-	213.3	34.0		-	-	26.1	3.5	
Tall-height coniferous plantations	-	-	444.8	143.4		-	-	19.3	6.8	
Short-height coppice forests	431.0	142.2	422.8	142.0		25.6	9.1	26.9	9.0	*
Tall-height coppice forests	621.1	203.4	564.4	144.0	**	25.1	9.3	23.5	8.3	
Managed beech forests	-	-	745.6	180.0		-	-	22.3	8.0	
Primary beech forests	718.1	195.1	868.1	180.6	**	22.3	7.9	23.0	6.8	
<i>Quercus mongolica</i> forests	1053.3	49.9	1053.3	49.9		18.7	8.2	18.7	8.2	
Landslide sites and vegetation where avalanches frequently occurred	569.5	223.6	569.5	223.8		30.7	8.0	30.7	8.0	
Secondary forest site										
Bare land	382.5	0.0	363.8	65.7		11.3	0.0	16.5	6.7	
Cultivated land	298.0	66.4	306.2	67.7		17.3	6.6	16.6	6.8	
Paddy	281.3	66.9	250.7	83.3		13.3	6.2	13.5	6.0	
Residential areas	298.6	99.8	305.4	108.9		13.9	4.8	14.3	5.4	
Deforested sites	374.5	74.8	406.0	77.7	**	18.9	7.6	21.8	7.8	**
Short-height coniferous plantations	486.6	120.3	459.2	99.4		21.1	7.7	20.9	7.3	
Tall-height coniferous plantations	394.9	101.8	391.2	110.8		20.9	7.1	20.1	7.2	
Short-height coppice forests	414.4	105.8	412.7	108.2		23.3	7.9	24.1	8.0	**
Tall-height coppice forests	590.2	144.7	601.7	161.2		26.2	7.7	26.9	7.8	
Landslide sites and vegetation where avalanches frequently occurred	411.2	120.0	406.0	118.1		29.8	8.9	29.6	9.0	

Test: Significance level of difference in elevation and inclination between 1967 and 1995 by the Mann-Whitney U-test. *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$.

表3. 1. 4 景観構造の変化パターンを示すカテゴリ間での標高と傾斜の比較。

Table 3. 1. 4 Elevation and inclination of each category of changes in landscape structure. We tested that whether or not elevation and inclination among category were different using by Kruskal-Wallis test.

Categories	Primary forest site		Secondary forest site	
	Mean	S.D.	Mean	S.D.
Elevation (m)				
Disturbance	721.3	190.3	408.1	78.8
Plantation	418.3	154.2	487.8	124.9
Succession	525.0	73.8	510.3	142.3
No change	569.9	235.2	407.0	116.6
Kruskal-Wallis test	$p < 0.001$		$p < 0.05$	
Inclination (degree)				
Disturbance	22.9	8.0	21.2	6.9
Plantation	20.1	6.9	22.3	8.0
Succession	22.3	8.0	21.2	7.4
No change	28.6	8.6	23.5	8.6
Kruskal-Wallis test	$p < 0.001$		$p < 0.001$	

3. 2 ブナ林域の景観多様度の

変化に及ぼす景観動態の影響

3. 2. 1 はじめに

生物多様性の概念は、遺伝子から景観までの階層的構造を持つ (Noss, 1990)。最も広い空間スケールで定義される景観の変化は、それ以下の階層に密接に影響する。Turner (1989) や Forman (1995) が指摘しているように、景観より下位のレベルの生物多様性を考慮する上で、景観の構造、機能、時空間変化の役割を明らかにすることは重要である。

景観のモザイクパターンを定量化するために多くの方

法が提案されてきた (O'Neill et al., 1988; Turner, 1989; Forman, 1995)。O'Neill et al. (1988) は、景観多様度を評価するために Shannon の情報理論に基づいた景観多様度指数を提案した。この指数は現在まで多くの研究で用いられ (例えば、Simpson et al., 1994; Miller et al., 1995; Ritters et al., 1995; Mladenoff et al., 1997)、景観多様度と種または群集の多様度の関係に関する研究に使用されてきた (Freemark and Merriam, 1986; Pearson, 1993; Rescia et al., 1994, 1995, 1997; Miller et al., 1997)。特に、Rescia et al. (1994, 1995, 1997) は、過去から現在までの景観多様度の変化が、木本種の現在の多様度に影響し

ていることを明らかにした。このことは、将来の景観計画や管理において種多様性の保全を考慮する上で、現在の景観多様度を明らかにすることが重要であることを示している。しかしながら、景観多様度の変化に及ぼす要因や景観多様度の増加が意味するところについての見解は限られている。

土地所有形態の違いは景観の変化に強く影響していることが指摘されている (Wear and Flamm, 1993; Spies et al., 1994; Rudis, 1995; Turner et al., 1996; Wear et al., 1996; 3.1 節)。この理由の 1 つは、景観の変化に及ぼす人間活動の強度が土地所有形態によって異なることによる。例えば、森林に適用される管理技術は土地所有形態の違いによって異なることが知られている (Hansen et al., 1991; Spies et al., 1994; 3.1 節)。したがって、複数の土地所有形態からなる地域において景観変化に関する研究を行う場合には、土地所有形態の違いが考慮される必要がある。

日本の冷温帯に広く優占しているブナ林は、過去に行われた強度の人間活動の結果、ブナ原生林の面積と分布は急激に減少し、現在の分布は奥山地域にのみ限定される。薪や炭を得るために 20-40 年間隔で繰り返し伐採された二次林 (紙谷, 1993) は、主に集落周辺で見られる。3.1 節では、景観構造の変化は、優占する景観要素の違い (ブナ原生林または二次林) と土地所有形態によって強く影響されていることを示した。本節では、景観多様度の変化に影響する要因を、土地所有形態の違い、および景観要素の空間分布パターンを考慮して明らかにすることを目的とした。

3.2.1 調査地

解析は 3.1 節と同じ調査地で行った。両調査域は約 10km 離れており、それぞれの調査域は様々な特徴の地質と、緩傾斜から急傾斜を含む地形で構成されている (3.1 節参照)。

3.2.2 方法

3.2.2.1 地図化

3.1 節と同じ方法を用いて景観要素を調べた。ただし、本節の解析においては、隣接するすべてのグリッドが同じ土地所有形態であるグリッドのみを用いたため、対象地としたグリッド数は原生林優占域 1,741、二次林優占域 1,933 となった。それぞれの調査域の民有地・国有林は、調査域内で明確に分離して分布しており、飛び地状

に異なった土地所有形態が存在することはなかった。原生林優占域、二次林優占域の民有地の割合は 48% と 69% で、調査期間中変化していなかった。

3.2.2.2 データ解析

景観要素の空間パターンは、以下の指数を用いて評価した：

- (1) 多様度 (Diversity); H (O'Neill et al., 1988) :

$$H = - \sum_{k=1}^m (P_k) \ln(P_k),$$

P_k は、あるサイトでの景観要素 k の割合、 m は確認された景観要素数である。 H の値が大きいとより多様な景観要素で構成されている景観であることを示す。

- (2) 優占度 (Dominance); D (O'Neill et al., 1988) :

$$D = H_{\max} + \sum_{k=1}^m (P_k) \ln(P_k),$$

H_{\max} は $H_{\max} = \ln(m)$ で示され、すべての土地利用タイプが等しい割合で存在する最大多様度を意味する。 D が大きな値をとる景観は、出現した景観要素のうちの一部が大きな面積を優占していることを示し、 D の値が小さい景観は、出現したそれぞれの景観要素の占める面積に大きな違いがないことを示す。

- (3) Nearest Neighbor Probability (NNP); q_{ij} (Turner, 1989) :

$$q_{ij} = n_{ij}/n_i,$$

n_{ij} は景観要素 i に隣接する景観要素 j のグリッド数である。NNP はより細密なスケールでみた景観の分断化の度合いを反映する。本節では、それぞれの景観要素での分断化を評価するために、対象とするグリッドの景観要素と隣接する景観要素が同じ場合 (すなわち、 $i = j$ の場合) の NNP を算出した。

- (4) 集中度 (Contagion); C (Li and Reynolds, 1993) :

$$C = 1 + \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n q_{ij} \ln(q_{ij}) / n \ln(n),$$

q_{ij} は上記と同じである。集中度の高い値は、大きな連続したパッチで景観が構成されていることを示し、低い値は多くの小さいパッチで構成されている景観を特徴づけている。

- (5) 類似度 (Similarity); PS_2 (modified from Whittaker (1952)) :

$$PS_2 = 1 - 0.5 \sum_{k=1}^m P_{ka} - P_{kb},$$

P_{ka} と P_{kb} は、それぞれ調査域 a と調査域 b での景

観要素 k の割合である。PS₂ の大きな値は調査域間で類似性が高いことを示す。

3.2.3 結果

景観多様度は、1967年から1995年の間に、民有地と国有林の両方で増加していた(表3.2.1)。優占度は両土地所有形態とも、原生林優占域で増加し、二次林優占域で減少した。両調査域の集中度は、国有林で増加し、民有地では減少していた。二次林優占域の景観要素数は変わらなかったのに対し、原生林優占域では高木スギ人工林、低木二次林、天然更新施業地が加わり増加していた(表3.2.2)。さらに、土地所有形態間の類似度は、原生林優占域で1967年の0.340から1995年の0.298に、二次林優占域で1967年の0.622から1995年の0.558にと、両調査域で減少していた(表3.2.3)。国有林の1967年と1995年の類似度(原生林優占域で0.317、二次林優占域で0.806)は、両調査域で民有地(原生林優占域で0.805、二次林優占域で0.837)よりも低く、原生林優占域の国有林の値は顕著に低かった(0.317)。表3.2.2は、両調査域における各景観要素の割合の変化を示している。原生林優占域において、民有地の低木二次林は減少、高木二次林は増加し、国有林では、ブナ原生林が急激に減少していた。一方、二次林優占域では、国有林、民有地ともに低木二次林が減少していた。民有地では、低木・高木スギ人工林が増加していた。

原生林優占域で、NNPは民有地の高木二次林で増加し、民有地の低木二次林、国有林のブナ原生林で減少していた(図3.2.1)。二次林優占域では、民有地同様国有林で、低木・高木スギ人工林が増加し、低木二次林が減少していた。

3.2.4 考察

本節の結果は、1967年から1995年の間に、両土地所有形態で景観多様度が増加していたことを示している(表3.2.1)。景観多様度の変化は、人間活動の強度とその経過時間に左右される(Hoover and Parker, 1991; Ripple et al., 1991; Mladenoff et al., 1993; White and Mladenoff, 1994)。本節で見られた景観多様度の増加もこれらの要因によるようだ。他の指数の経時的変化は、調査域または土地所有形態によって大きく異なっていた(表3.2.1)。両土地所有形態における二次林優占域の優占度の減少は、この調査域を構成している景観要素がより均等な割合へと向かっている変化を意味している。

Mladenoff et al. (1993) と Reed et al. (1996) は、森林景観における優占度の低下は顕著な分断化を示すことを明らかにした。本節の場合は、原生林優占域の優占度の増加は、小面積の景観要素が加わったことを反映しているようだ。

以上の結果から、景観多様度の増加する2つの要因を明らかにすることができた。1点目は、原生林優占域で明らかになったことで、多様度の増加は景観要素数の増加によって主にもたらされていた。2点目は、二次林優占域で見られたことで、多様度の増加は、景観要素数の変化によらず、異なる景観要素間でグリッド数の差が小さくなったことによってもたらされていた。後者の結果は、景観要素数が変化しないときの多様度の増加パターンとして説明されている(Reed et al., 1996)。

各指数の変化は、土地所有形態により違いがみられた。原生林優占域の国有林における1967年と1995年の類似度が著しく低いことは、激的な変化がその景観で生じたことを示唆している(表3.2.3)。そして、2つの調査域の異なる土地所有形態、すなわち民有地と国有林における景観要素の類似度には、大きな違いが生じることを示した。Hansen et al. (1991) と Spies et al. (1994) は、土地所有形態の違いによって適用される森林施業が異なることを報告したが、本節での違いもまた、施業方法の違いを反映していた。景観レベルでの多様度の解析に関するこれまでの研究では、類似度は用いられてこなかったが、景観の組成を比較するには有用な指数であることが示された。

景観要素の空間パターンの変化を明らかにする上で、各グリッドに隣接する景観要素の重要性を集中度とNNPによって定量化した。集中度は景観全体での評価、NNPは景観を構成している景観要素の構造を示している。集中度が、民有地で減少し国有林で増加したことは、民有地は多くの小さいパッチで構成され、国有林は連続した大きなパッチで構成されていることを示唆している(表3.2.1)。これらの結果は、合衆国において、国有林は民有林よりも土地利用の空間パターンが群状になっているという結果と同様である(Turner et al., 1996)。合衆国中南部における小さな広葉樹林分断地は主に私有地であること(Rudis, 1995)と同様に、本節の民有地でも分断化が生じていた。一方、国有林は民有地ほど分断化されてはいなかった。しかしながら、1つの指数では景観変化を的確に評価できるとは限らない。分断化以外の指数も用いられる必要があるだろう。両調査域の国有林にお

表3. 2. 1 景観動態の空間パターン解析の結果.
Table3. 2. 1 Results of a spatial pattern analysis of landscape dynamics in the two study sites.

	Private land		National forest	
	1967	1995	1967	1995
Primary forest site				
No. of element	5	7	2	5
Diversity	1.136	1.308	0.549	1.010
Dominance	0.474	0.638	0.144	0.599
Contagion	0.582	0.280	0.239	0.519
Coppice forest site				
No. of element	10	10	6	6
Diversity	1.412	1.555	1.372	1.510
Dominance	0.891	0.748	0.420	0.282
Contagion	0.490	0.478	0.381	0.526

表3. 2. 2 調査域の景観要素の組成 (%).
Table3. 2. 2 Composition of landscape element in study sites (%).

	Private land		National forest	
	1967	1995	1967	1995
Primary forest site				
Deforested sites	0.2	-	-	-
Short-height coniferous plantations	-	1.7	-	-
Tall-height coniferous plantations	-	3.8	-	4.7
Short-height coppice forests	47.0	37.9	-	0.7
Tall-height coppice forests	5.8	18.4	-	-
Managed beech forests	-	1.4	-	63.0
Primary beech forests	10.2	0.1	76.2	7.9
Landslide sites and vegetation growing in areas of frequent snow avalanches	36.7	36.7	23.8	23.8
Total	100.0	100.0	100.0	100.0
Coppice forest site				
Bare land	0.1	0.4	-	-
Cultivated land	2.8	2.1	-	-
Paddy	4.7	4.0	-	-
Residential areas	0.9	1.0	-	-
Deforested sites	7.4	5.4	1.5	0.2
Short-height coniferous plantations	4.7	10.5	12.4	26.6
Tall-height coniferous plantations	14.4	24.6	2.2	7.4
Short-height coppice forests	58.5	46.0	47.4	31.7
Tall-height coppice forests	0.4	0.2	14.4	12.4
Landslide sites and vegetation growing in areas of frequent snow avalanches	6.1	5.9	22.1	21.8
Total	100.0	100.0	100.0	100.0

表3. 2. 3 土地所有形態間および調査年間における景観構造の類似度.
Table3. 2. 3 Similarity Index between types of land ownership and between the two study periods.

	Primary forest site		Coppice forest site	
	1967	1995	1967	1995
Private land - National forest	0.340	0.298	0.622	0.558
1967-1995	0.805	0.317	0.837	0.806

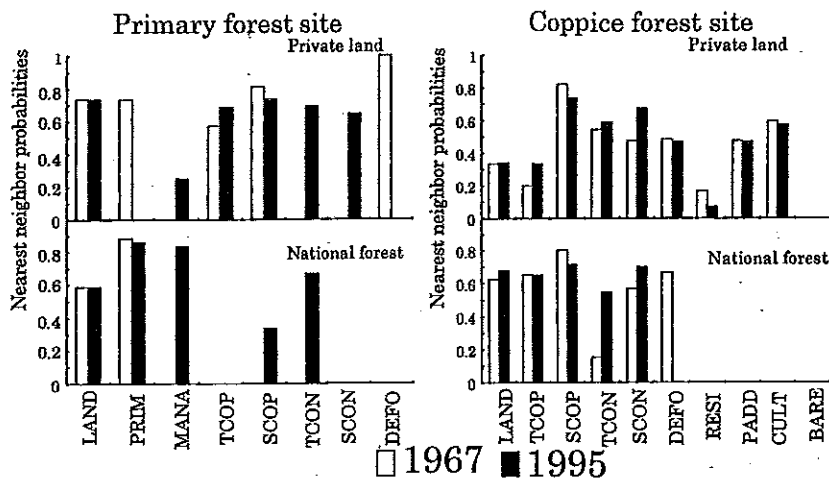


図3. 2. 1 各景観要素における Nearest Neighbor Probabilities.
Fig.3. 2. 1 Nearest Neighbor Probabilities for each landscape element in the two study sites.

いては、類似度の比較の結果からも明らかのように、原生林が人工林などの施業林に大面積に転換するプロセスが進行中であった（表3.2.2、3.1節）。その変化は民有地で見られた分断化のプロセスよりも劇的であることから、複数の指数による多面的な評価が求められる。

NNPの変化は、低木二次林が両調査地でともに減少し、高木二次林や高木・低木スギ人工林に転換されたことを示している（図3.2.1）。これらの結果は、低木二次林がスギ人工林への転換、または高木二次林へ成長したという直接観察と一致する（3.1節）。この地域の二次林の管理は20-40年間隔で、薪や炭の生産のために伐採されてきた。この管理は1960年代にほぼ終了し、これらの森林の多くは現在放棄され成長し続けている（Yoshida and Kamitani, 1997）。伝統的産業が放棄される結果、数百年間の継続的な人間活動によって維持されてきた特徴的な多様性は、変化するだろう。農村地域における分断化や改変の影響はさらに研究される必要がある（Iida and Nakashizuka, 1995; 鎌田・曾宮, 1995; Kamada and Nakagoshi, 1997; Preiss et al., 1997）。

結論として、景観多様度の増加は、優占する景観要素と土地所有形態の違いの両方によりもたらされ、これらのプロセスは異なっていた。原生林優占域で、景観多様度の増加は、主に景観要素数の増加による結果であった。これは、大面積を占めていたブナ原生林の面積が急激に減少し、人工林などの新たな景観要素が出現したことによる。対照的に、二次林優占域で見られた景観多様度の増加は、景観要素数の変化によらず、主に優占度の減少によるものであった。これらの変化は集中度とNNPによって示される景観動態に密接に関連しており、土地所有形態のタイプにより景観多様度の増加に異なった意味があった。民有地で減少し国有林で増加した集中度の変化は、小さなパッチが民有地を特徴づけ、国有林は大きく連続したパッチで構成されていることを示した。しかしながら、国有林のパッチは分断化されてはいないものの、施業された景観要素に大面積にわたり変化していた。

第4章 景観要素に出現した

植物種のハビタット選好性

4.1 はじめに

生物群集における種の分布、それぞれの種の豊富さ、多様性を支配する要因を明らかにすることは、群集生態学の中心的な課題である（Ohmann and Spies, 1998）。

一般に、ある群集における種多様度は、様々な指数を

用いて定量的に評価されるが、その群集の種多様度がどのような生態的な特徴を持つ種によって産み出されているかは多様度指数のみでは判断できない。したがって、種多様性をつくりだしている機構を明らかにするためには、出現した種がどのようなハビタットに選好性があるかを客観的に判断することが必要である。

中央ヨーロッパのフロラにおいて、種ごとの生態的特徴に関する情報は、Ellenberg et al. (1991) によって明らかにされており、これを基準として様々な研究で用いられている（Pärtel et al., 1996; Hill and Carey, 1997）。これは、光、土壌水分、土壌窒素量、pHの各環境要因に対するそれぞれの種の要求性を数値化しているものである。ヨーロッパでは、これらの値を用いて、各ハビタットに出現した種の要求性の平均値からそのハビタットの評価を行う（Hill and Carey, 1997）、島状林分において出現した種の要求性の平均値からその林分の環境状況の特徴づける（Dzwonko, 1993; Dzwonko and Gawronski, 1994）、絶滅危惧種と非絶滅危惧種のこれらの値を比較する（Falkengren-Grerup, 1995; Wulf, 1997）、森林管理の違いがもたらす種組成の変化を定量化する（Dzwonko and Loster, 1990, 1997, 1998; Falkengren-Grerup and Tyler, 1991; Brunet et al., 1997）、などの研究が行われている。また、Lawesson et al. (1998) は、デンマークの孤立した森林の種多様性を評価するために、Ellenbergによる指数を用いることなく、すでに他の研究者によって分類されているハビタット選好性を出現種に当てはめて解析している。わが国においては、このような植物種のハビタット選好性の客観的な判定方法は今のところ存在しない。

そこで本研究では、各景観要素において出現した種が、どのようなハビタットを本来の生育地に行っているのかを明らかにするために、多数の調査地で植生調査を行い、出現した種のハビタット選好性を統計的に判定することを試みた。

4.2 方法

第3章で明らかにしたように、調査地の景観を構成する主要な景観要素（原生林、天然更新施業林、二次林、スギ人工林）に調査区を設定した（表4.1）。また、路傍植生にも調査区を設け、より強度に攪乱されたハビタットに生育する種を把握した。森林の景観要素は、最後の施業から少なくとも約10年は経過していると思われる林分を対象とした。人工林においても、林冠が閉鎖して

いるか、間伐後10年程度経過していると思われる林分で調査を行った。調査は、幅10m、長さ100~150mのベルトで行った。ベルトで調査を行った理由としては、林分内における微地形や林冠の状況をなるべくランダムに扱うことによって、林分単位としての植物種の出現傾向を把握するためである。森林の調査区では、異なったタイプの隣接林分による edge effects (例えば、Brothers and Spingarn, 1992; Chen et al., 1992) を避けるために、調査区は各林分のほぼ中央に設置した。調査区を5m×5mのコドラートに分割し、その中央に1m×1mのコドラートを設置した。5m×5mコドラートにおいては、高さ2m以上(以下、木本層)のつる植物を含んだ木本植物種名を記録した。1m×1mコドラートでは、高さ2m未満(以下、草本層)の維管束植物種名を記録した。5m×5mおよび1m×1mコドラート数は、それぞれ4,157個、4,477個である(表4.1)。調査は6月から10月までに行なった。出現種の量的把握には、優占度ではなく出現頻度を用いたが、この理由としては、優占度判定には、個人差が大きいこと、同一調査員においても異なった林分または時期によって差異が生じることによる。

各景観要素に出現した種がどのようなハビタットに偏って出現したかを明らかにするため、カイ二乗検定と正確確率検定を用いて統計的に分類した(図4.1)。正確確率検定は、期待値が5以下になった場合に行なった。統計解析にはSPSS for windows, 7.5.1J. (SPSS, 1997)を用いたが、期待値が0となる場合に正確確率検定は実行不可能である。

以下に分類の手順を記す。最初に、ブナ林(原生林、天然更新施業林)、とそれ以外のハビタット(二次林、人工林、路傍)のどちらに偏って出現したかを検定した。期待値が0を含む場合は、便宜的に0を含まない方のハビタットに分類した。また、合計の出現頻度が5以下である場合は、低頻度種として分類した。カイ二乗検定または正確確率検定で有意差がみられなかった種はジェネラリストとして分類した。次に、ブナ林に偏って出現した種は、同様の手順で、原生林に偏って出現した種(原生林種)、天然更新施業林に偏って出現した種(天然更新施業林種)、偏りに有意差がみられない種(ブナ林ジェネラリスト)に分類した。ブナ林以外のハビタットに偏って出現した種も、まず二次林・人工林と路傍植生に偏って出現する種に上記の手順で分類した後、二次林に偏って出現した種(二次林種)、人工林に偏って出現した種(人工林種)、偏りがみられない種(ジェネラ

リスト)、低頻度種に分類した。

4.3 結果

図4.1の手順により、本調査で出現した種のハビタット選好性を統計的に検定した結果、7タイプの種群に分類した(表4.2)。草本層に出現した種は522種で、ジェネラリストが201種(38.5%)、低頻度種が189種(36.2%)、人工林種が57種(10.9%)を占めていた。木本層では133種が出現し、低頻度種が46種(34.6%)、ジェネラリストが25種(18.8%)、二次林種が23種(17.3%)を占めていた。原生林種は、草本層で6種(1.1%)、木本層で3種(2.3%)であった。

4.4 考察

Grime (1979) は、植物種の競争、ストレス、攪乱の3つの要因に対する生活史戦略を評価することによって、種に適した生活環境を位置づけた。この方法は、種に適した生活環境を正確に判定できるが、対象とする種に関する詳細な生活史戦略の把握が必要である。したがって、生活史戦略の解明がすすんでいない種のハビタット選好性を明らかにすることは、この方法では困難である。また、光、土壌水分、土壌窒素量、pHの各環境要因に対する要求性を種ごとに明らかにした Ellenberg et al. (1991) による方法も、種の生態に関する詳細な情報の蓄積が必要である。

本章で用いた種の分類法は、ある地域内の景観要素ごとに出現した種を把握し、各景観要素への出現傾向を統計的に判定することによってハビタット選好性を明らかにした。出現種の生態的特性が不明である多数の種のハビタット選好性を明らかにするために、この方法は有効であると判断される。

第5章 森林景観を構成する

景観要素の植物種多様性

5.1 原生林および天然更新施業林の

植物多様性と構成種

5.1.1 はじめに

森林施業は、遺伝子から景観までの様々なレベルの多様性に影響する(例えば、Franklin and Forman, 1987; Franklin, 1993; Christensen et al., 1996)。皆伐は、森林生態系の生物や非生物要因に強力な影響を及ぼす方法である(例えば、Bormann and Likens, 1979; Chen et al., 1992; Spies et al., 1994)。そのために、森林生態系の生

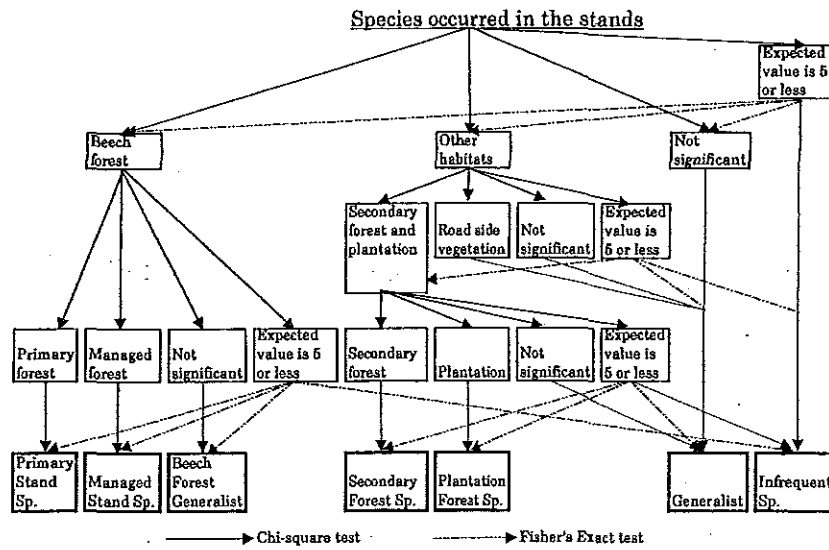


図4.1 出現種の種類.

Fig. 4.1 Classification of species occurred in the study stands.

表4.1 調査区数と調査コードラット数.

Table 4.1 Numbers of study stand and quadrat.

	Primary forest	Managed forest	Secondary forest	Plantation	Road side vegetation	Total
Study stand						
Forest floor plants	5	20	30	32	8	95
Trees	5	20	30	32		87
Quadrat						
Forest floor plants	296	1140	1292	1429	320	4477
Trees	296	1140	1292	1429		4157

表4.2 出現種の種類結果.

Table 4.2 The results of classification of species occurred.

	Primary Stand Species (PSS)	Managed Stand Species (MSS)	Beech Forest Generalist (BFG)	Secondary Forest Species (SFS)	Plantation Forest Species (PLA)	Generalist (GEN)	Infrequent Species (INF)	Total
Forest floor plants								
NS	6	18	20	31	57	201	189	522
(%)	1.1	3.4	3.8	5.9	10.9	38.5	36.2	100.0
Trees								
NS	3	10	9	23	17	25	46	133
(%)	2.3	7.5	6.8	17.3	12.8	18.8	34.6	100.1

NS: Number of species.

表5.1.1 原生林と天然更新施業林の林分構造の比較.

Table 5.1.1 Stand structure parameters for primary and managed stands.

	Primary stands		Managed stands		Test
	Mean	S.D.	Mean	S.D.	
DS (No./ha)	412.7	125.3	685.9	67.5	*
ID (No./ha)	302.6	73.6	500.0	40.1	ns
NSI	1.3	0.2	1.4	0.2	ns
RFDB (% of quadrats)	43.7	5.9	58.8	3.7	*
MD (cm)	29.5	13.9	15.7	5.2	*
BA (m ² /ha)	42.4	5.4	28.4	3.0	*
DS30 (No./ha)	105.3	6.1	86.7	12.1	ns

S.D.: standard deviation, DS: the density of stems, ID: the individual density of tree, NSI: the number of stems per individual, RFDB: the relative frequency of occurrence of dwarf bamboo, MD: the mean dbh (diameter at breast height), BA: the basal area, and DS30: the density of stems with DBH \geq 30cm.

Test: Significant level of difference in each parameter between primary and managed stands by the U-test.

*; $p < 0.05$.

ns: not significant.

表5.1.2 林分構造のパラメータ間の単回帰.

Table 5.1.2 Simple correlation coefficients between the stand structure parameters.

	ID	NSI	RFDB	MD	BA	DS30
DS	0.956 **	0.652 **	0.514 *	-0.688 **	-0.378	-0.248
ID		0.419	0.504 *	-0.636 **	-0.256	-0.097
NSI			0.336	-0.666 **	-0.615 **	-0.542 **
RFDB				-0.634 *	-0.368	-0.256
MD					0.803 **	0.568 **
BA						0.784 **

Significant levels: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

物多様性や他の特質に伐採が及ぼす重大な影響を軽減するために、傘伐や green tree retention のような自然攪乱を模倣した森林施業法が、針葉樹林 (North et al., 1996; Hannerz and Hånell, 1997; Rose and Muir, 1997) や広葉樹林 (Lorimer, 1989; Lorimer and Frelich, 1994) で、最近多く用いられるようになってきた。

新たな森林管理手法の試みとともに、自然攪乱または人為攪乱によって生じる林冠ギャップのような、林冠構造の変化に対する森林の下層植生の反応に、多くの研究が焦点を当ててきた (例えば、Thompson, 1980; Collins et al., 1985; Moore and Vankat, 1986; Collins and Pickett, 1987, 1988ab; Whigham et al., 1993; Kimball et al., 1995; Walters and Stiles, 1996)。皆伐後の植生の経時的な変化も多くの森林で報告されている (例えば、Duffy and Meier, 1992; Elliott and Swank, 1994; Gilliam et al., 1995; Halpern and Spies, 1995; Meier et al., 1995, Olsson and Staaf, 1995; Roberts and Gilliam, 1995; Elliott et al. 1997; Hannerz and Hånell, 1997; Malik et al., 1997; Archambault et al., 1998)。しかしながら、多くの造林学的研究は伐採後の更新の有効性や林分構造の変化に主に焦点をあててきたので、植物種多様性を保全するための管理技術に応用できる知識は、いまだに限られている (Reader, 1987; Taylor and Qin, 1989; Reader and Bricker, 1992ab, 1994; Hannerz and Hånell, 1997)。さらに、森林施業後の種多様度に関する議論には、論争が生じている (例えば、Duffy and Meier, 1992; Elliott and Loftis, 1993; Matlack, 1994)。それゆえに、様々な施業法が種多様度や種密度に及ぼす影響を明らかにする多くのデータが必要とされている。さらに、樹木個体群の更新やその持続性への影響や、種多様度への影響から施業法を評価することも必要である。

日本のブナ林の種多様度は、攪乱と林床植生タイプという2つの主要な要因によって影響されることが示されてきた。ブナ原生林においては、1～数本の林冠木の根返りによる倒伏や幹折れ、枝落ちによって形成される林冠ギャップが、主要な攪乱である (Nakashizuka, 1984ab, 1987; Hara, 1985; 丸山ほか, 1989; Yamamoto, 1989; Yamamoto et al., 1995)。ギャップ形成は、森林の種多様性に影響を及ぼし、ギャップ内に出現する植物種は、ギャップのサイズと質に応じて差異が見られる (Nakashizuka, 1989; Abe et al., 1995)。ブナ林の林床に優占しているササは、樹木の更新を著しく阻害し (Nakashizuka and Numata, 1982; Nakashizuka, 1988;

Peters et al., 1992; Yamamoto et al., 1995)、林床植物の種の豊富さ (richness) や出現頻度を減少させている (Iida and Nakashizuka, 1995; Fukamachi et al., 1996)。ササは、数十年に1度、大面積にわたり一斉に開花・枯死する一回結実性である (Numata, 1970; Makita et al., 1993) ので、樹木は阻害要因の一つと考えられるササが枯死している期間に更新している可能性が高い (Nakashizuka, 1988)。

1960年代以降、ブナの効果的な更新を促進することを主な目的に、皆伐母樹保残施業がブナ原生林で広く行われてきた (鈴木, 1986ab; 前田, 1988)。1960年代、70年代を通じて、わが国の経済成長期の木材需要を満たすために、国有林のブナ原生林は広範に伐採され、その結果、ブナ原生林の面積は急速に減少した (第3章)。皆伐母樹保残施業では、種子を供給し更新を促進させるために林分材積の30～70%にあたる保残木が残される。この方法によって形成される林冠ギャップの面積は、自然状態で形成されるものよりも通常大きい (Nakashizuka, 1984a; Yamamoto, 1989; 弘田・紙谷, 1993)。この方法で施業された林分の多くにおいて、保残木は現在まで伐採されていないが、更新が成功した後に最終的には伐採されることになっている。通常の傘伐において、予備伐 (成熟林分内で樹木の活力と種子生産を増加するために最初の処理) や下種伐 (母樹からの下種を促し林分全体に更新を定着させるための処理) が、主伐前に行われる (Nyland, 1996)。しかしながら、皆伐母樹保残法で施業されている多くの林分で、予備伐や下種伐が行われることは希である。それゆえに、この方法は不完全な傘伐といえる。この方法で伐採された林分は、ササや低木種が旺盛に成長するので、ブナの更新が阻害される場合が多いことが明らかになっている (鈴木, 1986ab; 前田, 1988)。

ブナ林域の植物種多様性を明らかにするためには、ブナ林で広範囲に行われてきたこの施業方法による影響を評価することが必要である。そこで、本節ではブナ林の植物種多様性におよぼす皆伐母樹保残施業の影響を明らかにすることを目的として、(1) 施業後の林分構造とササの優占度が植物種多様性に及ぼす影響と、(2) 種ごとの施業への反応を明らかにする。そして、この施業方法がブナ林の更新と植物種多様性に及ぼす影響について考察を加える。

5.1.2 調査地

調査は、新潟県上川村と福島県金山町のブナ林で行った。この地域の原生林の多くは、約20年前から皆伐母樹保残法によって天然更新施業が行われてきた（第3章）。そのために、現在、原生林は、高標高の分断地以外はほとんど残っていない（第3章）。

日本の冷温帯のブナ林は、林床植生の違いによってササ型と低木型の大きく2つのタイプに分類される（宮脇, 1985）。ササ型の林床はササ（チシマザサ、クマイザサ）が優占するのに対し、低木型はムシカリ、オオバクロモジ、エゾユズリハや他の低木種が林床を占める。調査地における原生林の多くは低木型で、攪乱を受けない状態ではササの優占度は低い。

5.1.3 方法

5.1.3.1 調査方法

1996年と1997年に、22調査区（原生林5林分、天然更新施業林17林分）を設定した。原生林の1林分以外は、調査区の大きさは10m×150mである。原生林のその1林分は、林道、人工林、皆伐母樹保残施業地で囲まれた小分断地であるので、周縁効果（edge effects: 例えば、Brothers and Spingarn, 1992; Chen et al., 1992）を避けるためにその長さは短い（10m×140m）。天然更新施業林は、約10年前に林分材積の30-70%が伐採された林分に限定した。植物種多様性は第4章と同様の方法で調査した。この解析に用いた調査コードラート数は、合計で1,316個である。

5.1.3.2 解析

調査林分の種多様度と種密度は、(1) Shannonの多様度指数 (H')、(2) 均等度 (J' , Pielou, 1969)、(3) 単位面積当たりの種数、を用いて定量化した。 H' と J' は、種の出現頻度を用いて算出した。種多様度には様々な指数が考案されているが、 H' と J' の有用性・有効性が高い（Pielou, 1969; 伊藤・宮田, 1977）ことから、これらを用いた。森林構造が種多様度に及ぼす影響は、林分構造に関連する以下のパラメータを用いて、単回帰、重回帰分析を行った：幹密度 (DS)、DBH30cm以上の幹密度（以後、大径木密度、DS30）、樹木の個体密度 (ID)、個体あたりの幹数 (NSI)、平均胸高直径 (MD)、胸高断面積 (BA)、ササの相対出現頻度 (RFDB)。

それぞれの調査林分に出現した種のハビタット選好性は、第4章で得られた結果をもとに分類した。

5.1.4 結果

5.1.4.1 施業後の林分構造の変化

林分構造のパラメータは、皆伐母樹保残施業後に増加・減少、変化なしの3タイプに分類された。原生林よりも施業林で、幹密度とササの相対出現頻度は有意に高く、平均胸高直径と胸高断面積合計は有意に低かった（表5.1.1）。幹密度、個体密度、個体あたりの萌芽数、ササの相対出現頻度は平均胸高直径、胸高断面積合計、大径木密度と負の相関があり、前者および後者のパラメータグループ内で、パラメータ間に有意な正の相関があった（表5.1.2）。これらの結果は、皆伐母樹保残施業により、胸高断面積、大径木の密度、平均胸高直径は減少し、幹や個体の密度、萌芽数、ササの頻度が増加することを示している。

5.1.4.2 伐採が植物種多様性に及ぼす影響

草本層や木本層の種多様度や種密度は、原生林と施業林に有意な差はなかった（表5.1.3, $p > 0.05$, U-test）。しかしながら、いくつかの林分構造のパラメータとは有意な相関がみられた（表5.1.4）。草本層の H' と種数は、伐採後に増加する林分構造パラメータである幹密度、個体あたりの萌芽数と有意な正の相関があった。木本層での H' は幹密度、個体あたりの萌芽数、ササの相対出現頻度と有意な正の相関があり、平均胸高直径、胸高断面積合計、大径木密度と有意な負の相関があった。前者のパラメータは、伐採後に増加するもの、後者は減少するものであった。有意性のレベルは異なるが、 J' も類似の傾向を示した。種数はササの相対出現頻度とのみ有意な相関があった。

重回帰分析では、草本層の種数のみが個体あたりの萌芽数、大径木密度と有意な正の相関があったのみで、他に複数の要因を独立変数とした有意なモデルは示されなかった。

5.1.4.3 ハビタットタイプと種の出現

天然更新施業林の草本層と木本層では原生林種 (PSS) の割合が低く、天然更新施業林種 (MSS) が多くみられた（表5.1.5）。この傾向は、相対出現種数よりも相対出現頻度で比較した場合がより顕著であった。

表5.1.6は、それぞれのハビタットタイプの出現種の種数と頻度に対する林分構造パラメータ間の単回帰の結果を示す。草本層と木本層の両方で、原生林種の出現頻度は、伐採後に減少するパラメータである平均胸高直

表5.1.3 原生林と天然更新施業林の種多様度の比較.

Table 5.1.3 Differences in species diversity between primary and managed stands.

	Primary stands		Managed stands		Test
	Mean	S.D.	Mean	S.D.	
Forest floor plants					
<i>H'</i>	4.587	0.518	4.519	0.317	ns
<i>J'</i>	0.840	0.035	0.846	0.023	ns
<i>NS</i>	45.2	13.3	41.8	10.2	ns
Trees					
<i>H'</i>	3.304	0.378	3.611	0.325	ns
<i>J'</i>	0.793	0.047	0.829	0.048	ns
<i>NS</i>	19.0	3.2	21.0	4.7	ns

NS: Number of species per 60 m² for forest floor plants and 1500 m² for trees.
 Test: Significant level of difference in each attributes between primary and managed stands by the U-test.
 ns; not significant.

表5.1.4 種多様度と林分構造のパラメータの単回帰.

Table 5.1.4 Simple correlation coefficients between the indices of species diversity and richness and the stand structure parameters.

	Forest floor plants			Trees		
	<i>H'</i>	<i>J'</i>	<i>NS</i>	<i>H'</i>	<i>J'</i>	<i>NS</i>
DS	0.541 **	0.453 *	0.432 *	0.442 *	0.331	0.324
ID	0.411	0.413	0.297	0.308	0.208	0.259
NSI	0.631 **	0.369	0.582 **	0.623 **	0.576 **	0.322
RFDB	0.269	0.065	0.237	0.590 **	0.347	0.574 **
MD	-0.357	-0.393	-0.245	-0.620 **	-0.577 **	-0.361
BA	-0.149	-0.241	-0.047	-0.549 **	-0.547 **	-0.274
DS30	-0.078	-0.233	0.044	-0.574 **	-0.517 *	-0.338

NS: Number of species per 60 m² for forest floor plants and 1500 m² for trees.
 Significant levels: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

表5.1.5 原生林と天然更新施業林に出現した種の種群別の種数と出現頻度.

Fig. 5.1.5 Proportion of species types occurring in primary and managed stands.

	<i>NS</i> (%)		<i>FR</i> (%)	
	Primary stands	Managed stands	Primary stands	Managed stands
Forest floor plants				
Primary Stand Species (PSS)	6.1	4.2	20.0	6.3
Managed Stand Species (MSS)	13.3	12.7	26.9	52.1
Beech Forest Generalist (BFG)	20.4	14.1	23.3	18.5
Secondary Forest Species (SFS)	7.1	10.6	4.4	6.5
Plantation Forest Species (PLA)	10.2	9.9	7.9	4.1
Generalist (GEN)	37.8	38.7	17.1	12.2
Infrequent Species (INF)	5.1	9.9	0.4	0.3
Total	100.0	100.1	100.0	100.0
Trees				
Primary Stand Species (PSS)	7.9	4.5	35.4	17.0
Managed Stand Species (MSS)	23.9	14.9	38.1	63.9
Beech Forest Generalist (BFG)	21.1	13.4	12.1	9.9
Secondary Forest Species (SFS)	2.6	9.0	4.3	2.3
Plantation Forest Species (PLA)	10.5	11.9	0.8	0.8
Generalist (GEN)	23.7	20.9	8.8	4.5
Infrequent Species (INF)	10.5	25.4	0.5	1.6
Total	100.2	100.0	100.0	100.0

NS: Number of species per 60 m² in forest floor plants and 1500 m² in trees, *FR*: Occurrence frequency.

表5.1.6 出現種の分類に基づいた種数と出現頻度と林分構造のパラメータの単回帰.

Table 5.1.6 Simple correlation coefficients between the number and frequency of occurrence of species in each classification and the stand structure parameters.

	PSS		MSS		BFG		SFS		PLA		GEN		INF	
	<i>NS</i>	<i>FR</i>	<i>NS</i>	<i>FR</i>	<i>NS</i>	<i>FR</i>	<i>NS</i>	<i>FR</i>	<i>NS</i>	<i>FR</i>	<i>NS</i>	<i>FR</i>	<i>NS</i>	<i>FR</i>
Forest floor plants														
DS	-0.081	-0.611 *	0.563 **	0.464 *	0.359	0.187	-0.017	0.283	-0.083	-0.308	0.320	-0.205	0.299	0.294
ID	-0.156	-0.503 *	0.489 *	0.462 *	0.203	0.019	0.039	0.348	-0.104	-0.300	0.212	-0.223	0.285	0.152
NSI	0.097	-0.368	0.533 *	0.282	0.678 **	0.538 **	-0.120	0.001	-0.030	-0.248	0.463 *	-0.095	0.327	0.447
RFDB	-0.233	-0.683 **	0.714 **	0.669 **	0.182	0.022	-0.004	0.100	-0.416	-0.433 *	0.066	-0.035	0.169	0.227
MD	0.242	0.627 **	-0.690 **	-0.687 **	-0.327	-0.260	0.158	-0.031	0.379	0.464 *	-0.129	0.224	-0.236 *	-0.239
BA	0.161	0.458 *	-0.547 **	-0.643 **	-0.248	-0.269	0.218	0.156	0.483 *	0.481 *	0.065	0.299	0.086	-0.041
DS30	-0.130	0.178	-0.378	-0.340	-0.294	-0.200	0.684 **	0.695 **	0.327	0.321	0.232	0.362	-0.134	-0.220
Trees														
DS	0.130	-0.602 **	0.654 **	0.639 **	0.404	0.302	0.128	-0.277	-0.108	-0.232	-0.390	-0.428 *	0.558 *	0.081
ID	0.078	-0.589 **	0.458 *	0.645 **	0.264	0.193	0.345	-0.278	-0.079	-0.213	-0.323	-0.470 *	0.611 *	0.182
NSI	0.156	-0.370	0.613 **	0.445 *	0.540 *	0.458 *	-0.284	-0.252	-0.187	-0.241	-0.278	-0.074	0.215	-0.169
RFDB	0.046	-0.531 *	0.718 **	0.731 **	0.393	-0.132	-0.270	-0.036	0.159	0.247	-0.191	-0.098	0.388	0.255
MD	-0.057	0.480 *	-0.691 **	-0.695 **	-0.425	-0.345	0.054	0.742 *	0.011	0.155	0.287	0.181	-0.650 *	-0.181
BA	-0.173	0.289	-0.621 **	-0.673 **	-0.359	-0.258	0.471	0.813 **	0.059	0.239	0.343	0.087	-0.637 *	-0.035
DS30	-0.238	0.184	-0.477 *	-0.407	-0.681 **	-0.538 *	0.731 *	0.611	-0.170	-0.096	0.206	-0.041	-0.616 *	0.145

NS: Number of species per 60 m² for forest floor plants and 1500 m² for trees. *FR*: Occurrence frequency.
 Significant levels: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

径、胸高断面積合計と有意な正の相関があり、伐採後に増加するパラメータである幹密度、個体密度、ササの相対出現頻度とは有意な負の相関があった。それに対し、天然更新施業林種の出現頻度は逆の傾向を示した。重回帰分析において、モデルの多くは単回帰よりもあてはまりはよくなかった。ブナ林ジェネラリスト (BFG) の頻度と天然更新施業林種の種数は、個体あたりの萌芽数とササの相対出現頻度が組み合わされたときにどちらもよく説明された。決定係数は、単回帰で 0.445 と 0.428 であったのに対し、重回帰で 0.613 と 0.599 であった。

5. 1. 5 考 察

5. 1. 5. 1 伐採後の林分構造が

植物種多様性に及ぼす影響

伐採は林分構造に様々な変化を引き起こしていた (表 5. 1. 1、5. 1. 2)。林床に生育するササの高さや量は、日本のブナ林や北方林 (鈴木, 1986ab; 前田, 1988; Watanabe and Sasaki, 1994)、中国の *Tsuga-Abies* 林 (Taylor and Qin, 1987, 1988a) で、施業後に増加する。一般的に、伐採後の初期において、幹密度は伐採前よりも高い (Bormann and Likens, 1979; Taylor and Qin, 1989; Elliott and Swank, 1994; Elliott et al., 1997; Leak and Smith, 1997)。また、伐採が強度であるほど、幹密度も増加する (Reader and Bricker, 1992b)。実際、ブナ林を構成する広葉樹の多くは伐採後に多くの萌芽を発生する (紙谷, 1993)。

林分単位での種多様度または種密度は、皆伐母樹保残施業法による影響が小さかった (表 5. 1. 3)。しかしながら、林分構造に関連するパラメータは、草本層と木本層の両方の種多様度に影響しているようである (表 5. 1. 4)。伐採後に増加するパラメータ (幹密度や萌芽数) は、草本層と木本層の両方の種多様度と正の相関がみられた。ササの高さ、出現頻度、密度の増加は林床植物の種数を減少させたという報告がある (Taylor and Qin, 1988b; Iida and Nakashizuka, 1995; Fukamachi et al., 1996; Taylor et al., 1996)。しかしながら、本節の結果では、ササの出現頻度は伐採後有意に増加したが (表 5. 1. 1)、草本層の種多様度や種密度と有意な相関はなかった (表 5. 1. 4)。この結果は、調査林分が低木型のブナ林であり、ササ型でないことを反映している可能性がある。

Gilliam and Turrill (1993) は、草本の被度は林分の胸高断面積や密度と負の相関があることを示した。しかしながら、本節では、草本層の多様度は、低木や高木の

密度、個体あたりの幹数と正の相関があり、それらが平行的に増加する変化をどのような要因が引き起こしているかは明らかにできなかった。伐採後に減少するパラメータ (バイオマスやサイズ) は、木本層と有意な負の相関があり、草本層では相関はなかった (表 5. 1. 4)。ブナ原生林の林分構造は、ギャップ相、建設相、成熟相の各パッチがモザイク状に分布することにより構成されているが (浅野, 1983)、皆伐母樹保残施業後の林分構造も原生林のこのような構造をもつ。原生林と天然更新施業林で大きな種組成の変化がなかったことは、施業後の林分構造も種多様度の大きな変動を引き起こすほどの変化ではなかったことを示唆する。

5. 1. 5. 2 伐採と出現種の特徴の関係

ハビタットタイプで種を分類したとき、伐採が種の出現に及ぼす影響はそのタイプによって異なっていた。これまでの研究においても、施業後の林分構造の変化に対する植物種の反応は、種がもつ性質によって様々であることが示されている。Reader (1987) は、普通種は希少種よりも伐採の影響を受けないことを明らかにした。Iida and Nakashizuka (1995) は、林床植物の森林内部種と希少種の種数はササの高さと有意な負の相関があることを示した。Fukamachi et al. (1996) も林床植物の中で希に出現する種はササの優占度の増加とともに減少することを報告した。本節では、草本層と木本層における原生林種の出現頻度は、ササの出現頻度と有意な負の相関があり、それに対し天然更新施業林種は正の相関があった (表 5. 1. 6)。原生林に本来出現する種は、伐採後のササの優占度の増加にもっとも敏感に影響されていた。

表 5. 1. 3 に示すように、原生林と施業林の草本層と木本層の種多様度と種数には、有意な差はみられないが、それぞれの出現種数と出現頻度間の関係は、2つの林分タイプ間で異なっていた (表 5. 1. 5)。施業林において、天然更新施業林種の出現頻度の相対割合は、種数のそれより高かった。これは天然更新施業林の種多様度が天然更新施業林種の出現頻度の顕著な増加によって主に維持されていることを示している。すなわち、本調査地における伐採後の種多様度は、新たに出現した種の種数の増加によるよりも、種の出現頻度の変化によって大きく影響されていることを意味する。

伐採後の種多様度や種密度は、伐採前よりも高くなり、この変化は主に攪乱立地を好む侵入種の増加によるもの

であるという多くの報告がある（例えば、Alaback and Herman, 1988; Halpern and Spies, 1995; North et al., 1996）。これらの研究とは対照的に、Duffy and Meier (1992) や Meier et al. (1995, 1996) は、皆伐後 45 - 87 年経過した二次林の種密度は原生林よりも低いことを報告した。Reader (1987) や Reader and Bricker (1992ab) も、草本種の種数と出現頻度は、部分的な林冠木伐採の強度による有意な違いはみられなかったことを示した。したがって、伐採に対するそれぞれの種の反応は、その種の本来のハビタットタイプによって変動するようである。

5.1.6 結論と管理への示唆

皆伐母樹保残施業が種多様度に及ぼす影響は、皆伐とその後の植林のような他の管理方法よりも比較的弱度であった。しかしながら、この伐採方法が意図するブナの天然更新が成功することは希である（例えば、鈴木, 1986ab; 前田, 1988）。その主な理由の1つは、林床に生育するササがブナ稚樹の定着を妨げることと考えられている（鈴木, 1986ab; 前田, 1988）。一般に、下層植生の除去は、実生の定着を促す（Drew, 1990; Lorimer et al., 1994）。ササが除去されるならば、ブナの更新の阻害要因は取り除かれる。実際、前田 (1988) は、効果的にブナを更新させるためには、皆伐母樹保残施業と地床処理が豊作年に行われるべきであると提案している。

皆伐母樹保残施業の種多様度への影響は、この節の結果でみる限り比較的小さいようであった。これは、原生林にもともと存在する、自然攪乱から生ずる林分構造の大きな変動と種多様度の変化とが適応していることによるのかもしれない。原生林に出現する種は、攪乱への適応の幅が広い種をも含むようである。結論として、皆伐母樹保残施業は、ブナの更新には寄与しなかったが、結果的には植物種多様度が維持された方法であった。更新阻害要因が存在する施業林において、種多様性を保全すると同時に目的樹種を定着させる施業法に関する研究が今後必要とされる。

5.2 二次林の植物種多様性と構成種

— 景観構造の変化および木本層の ブナの出現に関連づけて —

5.2.1 はじめに

森林群集の種多様性は、林分構造のみならず、景観構造にも強く影響を受けている（例えば、Soule et al., 1992;

Franklin, 1993; Luque et al., 1994; Noss and Csuti, 1994）。したがって、異なった空間スケールで定義される景観レベルと林分レベルの両方を考慮した上で、森林群集の種多様性を論ずる必要がある。

分断化のような景観構造の変化が森林群集の様々な生物群の種多様性に及ぼす影響は最近増加している（例えば、Bolger et al., 1997; Didham et al., 1998; Suarez et al., 1998）。しかしそれらのほとんどは、森林が皆伐地・農耕地・都市環境のような非常に対照的な景観要素によって分断化された場合の影響を明らかにしているものである（例えば、Dzwonko and Loster, 1988, 1989; Iida and Nakashizuka, 1995; Fukamachi et al., 1996; Turner, 1996; 石田ほか, 1998）。わが国の二次林は、第3章でも明らかにしたように、人工林化がすすみ、「人工林による二次林の改変および分断化」がみられる（鎌田・曾宮, 1995; Kamada and Nakagoshi, 1996, 1997）。このような、あるタイプの森林が他のタイプの森林によって分断化された研究は世界的にみてほとんどない（Enoksson et al., 1995）。また、景観構造を景観多様度などの指数によって評価し、それらと種多様度との関係を論じた研究も限られている（Hoover and Parker, 1991; Rescia et al., 1994, 1995, 1997; Metzger, 1997; Miller et al., 1997）。

皆伐跡地における、伐採、植栽やそれ以後の施業履歴が明確に記録されている施業林の植物種多様性に関する数多くの研究と比較して、薪炭林施業などが行われてきた二次林における研究は少ない。その理由の一つとして、そのような二次林は、過去数十から数百年にわたり管理されていること（3.1節参照）から、その攪乱傾度は複雑であり、正確に記録または把握することが困難であることによる（Duffy and Meier, 1992; Ramey-Gassert and Runkle, 1992; Elliott and Loftis, 1993; Matlack, 1994）。しかしながら、過去の攪乱強度が現在の種多様性に大きな影響を与えているので（例えば、Peterken and Game, 1984; Ramey-Gassert and Runkle, 1992; Roche et al., 1998）、それを定量化もしくは推定した上で現在の種多様性を評価することは重要である。

ある林分における現在の植物の種組成は、過去の人為攪乱と自然攪乱の両方に強く影響されている（例えば、Bormann and Likens, 1979; Peterken and Game, 1984; Pickett and White, 1985）。過去の攪乱が種組成に及ぼす影響は、年輪解析（例えば、Frellich and Reich, 1995; Villalba and Veblen, 1997）や花粉分析（例えば、Foster et al., 1992; Björse and Bradshaw, 1998; Fuller et al.,

1998) などの方法によって評価されてきた。しかしながら、これらの方法を多数の林分で用いるのは困難である。それゆえに、それぞれの林分で過去の攪乱を明らかにする他の手法を用いることが必要とされる。

短伐期の薪炭林施業が繰り返されるとブナの相対優占度は減少する (紙谷, 1993)。そこで、本節では、ブナ林域の二次林を対象として、木本層のブナの優占度を過去の攪乱傾度の指標とすることが可能であるかどうかをまず検証する。そして、(1) 景観構造およびその変化を把握し、(2) 景観構造、林分構造、および種多様性間の関係を明らかにすることを目的とする。

5.2.2 調査地および調査方法

調査は上川村内の二次林で行った。1996年から1998年に30林分の調査区において、第4章と同様の方法で植物種多様性を調査した。この解析に用いた調査コードラート数は、合計で1,292個である。

5.1節と同様に、調査区の種多様度と種密度は、(1) Shannonの多様度指数 (H')、(2) 均等度 (J' , Pielou, 1969)、(3) 単位面積当たりの種数、を用いて定量化した。また、林分構造に関連するパラメータも同様に算出した: 幹密度 (DS)、DBH30cm以上の幹密度 (DS30)、樹木の個体密度 (ID)、個体あたりの幹数 (NSI)、平均胸高直径 (MD)、胸高断面積 (BA)。また、各林分の木本層におけるブナの相対優占度を胸高断面積合計から算出した。

それぞれの調査地に出現した種のハビタット選好性は、第4章で得られた結果をもとに分類した。

調査区周辺の景観構造の変化は以下の手法で把握した。Rescia et al. (1994) は、景観構造が種多様性に及ぼす影響を把握する際、景観要素の境界の異質性を反映するために植生調査区から半径250mを、景観の一般的な変化を反映させるために半径1000mをそれぞれ対象とし、そして両者を反映した解析に半径500mを用いて解析している。そこで、本節でも、半径500m以内を対象として景観構造の変化を解析した。解析に用いた相観植生図は、1967年と1995年に撮影された空中写真から作成した。それをもとに対象域の各景観要素の面積を計測した。景観多様度を評価するために、景観多様度指数 (LH')、景観均等度 (LJ') を算出し、景観要素数 (NLE) を記録した。

5.2.3 結果

5.2.3.1 木本層のブナを指標とした過去の攪乱傾度の推定

ブナの相対優占度が高い林分ほど、樹木のサイズ (MD、BA) が大きく、萌芽数 (NSI) は少なかった (表 5.2.1)。また、萌芽数の多い林分ほど林分の樹木のサイズ (DS30、BA) は小さく、個体密度 (ID) や幹密度 (DS) の高い林分ほど、平均胸高直径 (MD) は小さかった。これらの結果は、過去の管理が強度であった林分ほど、樹木の個体サイズは小さく密度に関するパラメータは高いことを示すとともに、ブナの相対優占度は低いことを示唆している。ブナの出現する林分 (17林分) は、出現しない林分 (13林分) と比較して、樹木のサイズ (MD、BA) が大きく、萌芽数 (NSI) は少なかった (表 5.2.2)。以上の結果から、ブナの出現しない林分ほど、過去から強度の管理が行われてきたと判断でき、管理の傾度の指標としてブナの相対優占度を用いることができることが確認された。

5.2.3.2 景観構造の変化と林分構造の関係

各調査区から半径500m以内における最近約30年間の景観構造は、二次林の減少、人工林の増加を示した (図 5.2.1)。

1967年の景観多様度をブナの出現する林分と出現しない林分とで比較すると、ブナの出現しない林分の方が高かった (表 5.2.3)。有意性のレベルは異なるものの、同じ傾向は1995年でも示された。景観多様度と林分構造のパラメータの関係は、ブナの出現しない林分では、1967年の景観構造が多様であるほど固体密度 (ID) や幹密度 (DS) が大きかった (表 5.2.4)。一方、1995年ではこの相関関係はみられなかった。また、ブナの出現する林分では、1967年では相関関係はみられず、1995年の均等度と萌芽数、景観要素数と胸高断面積合計に正の相関が見られたのみであった。

5.2.3.3 景観および林分構造と種多様度・組成との関係

林分構造と草本層の種多様度に相関関係はみられなかった (表 5.2.5)。木本層においては、ブナの相対優占度が高い林分ほど多様度や種数は少なかった。種多様度をブナの出現しない林分と出現する林分で比較すると、草本層では有意な違いは見られないものの、木本層ではブナの出現しない林分の方が有意に高かった (表 5.2.6)。

表5. 2. 1 林分構造の属性間の単回帰.

Table 5. 2. 1 Simple correlation coefficients between the stand structure parameters.

	ID	DS	MD	DS30	BA	RDB
NSI	-0.285	0.070	-0.337	-0.439 *	-0.522 **	-0.374 *
ID		0.924 **	-0.505 **	-0.116	0.079	-0.027
DS			-0.694 **	-0.321	-0.162	-0.223
MD				0.655 **	0.746 **	0.474 **
DS30					0.742 **	0.296
BA						0.413 *
RDB						

NSI: the number of stems per individual, ID: the individual density of tree, DS: the density of stems, MD: the mean dbh (diameter at breast height), DS30: the density of stems with dbh \geq 30 cm, BA: the basal area, and RDB: the relative dominance of beech (*Fagus crenata*). Significant levels: *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$.

表5. 2. 2 木本層のブナの有無による林分構造属性の違い.

Table 5. 2. 2 Differences in the stand structure parameters between the stands in which beech occurred in trees (With beech) and those in which not occurred (Without beech).

	Without beech		With beech		Test
	Mean	S.D.	Mean	S.D.	
NSI	1.8	0.4	1.4	0.2	*
ID (No./ha)	576.2	352.3	576.0	322.6	ns
DS (No./ha)	970.0	443.2	804.7	404.5	ns
MD (cm)	16.7	5.0	21.7	7.7	*
DS30 (No./ha)	71.0	81.4	113.1	76.7	ns
BA (m ² /ha)	25.0	10.5	34.5	12.0	*

Test: Significant level of difference in each parameter between by the U-test, *, $p < 0.05$, ns; not significant.

表5. 2. 3 木本層のブナの有無による景観多様度の違い.

Table 5. 2. 3 Differences in the landscape diversity between the stands beech occurred (With beech) and those not occurred (Without beech) in tree layer.

	Without beech		With beech		Test
	Mean	S.D.	Mean	S.D.	
1967					
LH'	1.453	0.389	1.087	0.391	**
LJ'	0.635	0.105	0.548	0.156	ns
NLE	5.077	1.188	4.000	1.118	**
1995					
LH'	1.615	0.387	1.243	0.231	*
LJ'	0.724	0.128	0.647	0.158	ns
NLE	5.000	1.291	4.000	0.935	*

LH': the H' of landscape, LJ': the J' of landscape, NLE: the number of landscape elements. Test: Significant level of difference in each attribute between by the U-test, *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$, ns; not significant.

表5. 2. 4 景観構造・多様度と林分構造の単回帰.

Table 5. 2. 4 Simple correlation coefficients between the landscape structure and diversity and the stand structure parameters.

	NSI	ID	DS	MD	DS30	BA
Without beech						
1967						
LH'	-0.015	0.651 *	0.695 **	-0.128	0.035	0.315
LJ'	-0.144	0.639 *	0.645 *	-0.177	0.117	0.246
NLE	0.070	0.292	0.321	0.014	-0.053	0.199
1995						
LH'	0.324	0.286	0.416	-0.021	-0.032	0.192
LJ'	0.124	0.263	0.322	-0.109	-0.043	0.070
NLE	0.112	0.147	0.181	0.100	0.000	0.176
With beech						
1967						
LH'	0.323	-0.389	-0.319	0.249	0.356	-0.048
LJ'	0.306	-0.214	-0.153	0.057	0.196	-0.109
NLE	0.171	-0.357	-0.307	0.320	0.387	0.073
1995						
LH'	0.482	-0.201	-0.095	0.189	0.053	0.035
LJ'	0.642 **	-0.110	0.035	-0.040	-0.131	-0.272
NLE	-0.485	-0.055	-0.177	0.341	0.308	0.541 *

Significant levels: *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$.

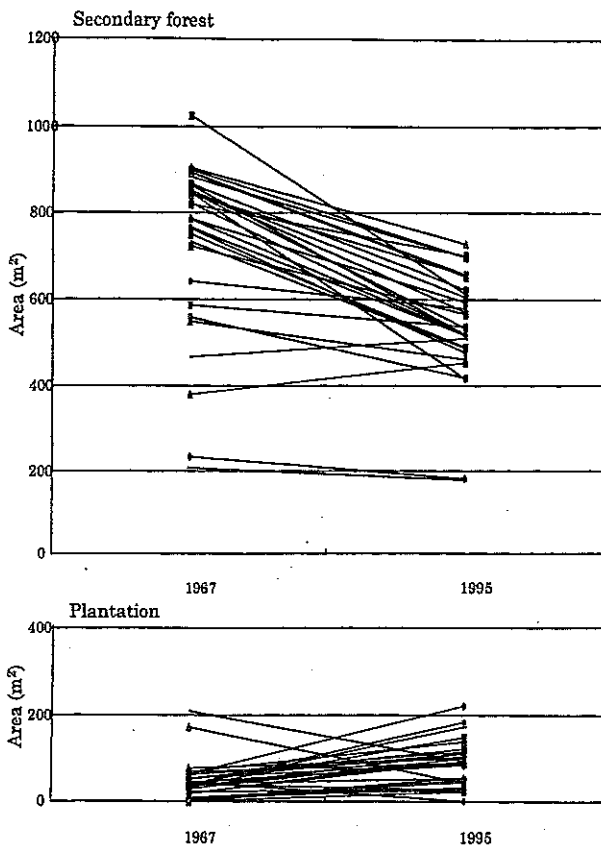


図5. 2. 1 調査林分の半径 500m 以内の二次林と人工林の面積の 1967 年と 1995 年の変化.
Fig. 5. 2. 1 Changes in the area of secondary forest and plantation between 1967 and 1995.

表5. 2. 5 林分構造の属性と種多様度の単回帰.

Table 5. 2. 5 Simple correlation coefficients between the stand structure parameters and species diversity.

	NSI	ID	DS	MD	DS30	BA	RDB
Forest floor plants							
H'	0.237	-0.075	0.037	0.009	-0.228	-0.038	-0.308
J'	0.151	-0.085	-0.049	0.165	-0.001	0.059	-0.109
NS	0.244	-0.069	0.065	-0.047	-0.286	-0.062	-0.339
Trees							
H'	0.321	-0.135	0.056	-0.290	0.034	-0.295	-0.458 *
J'	0.265	-0.286	-0.137	-0.038	0.067	-0.271	-0.085
NS	0.288	-0.029	0.150	-0.381 *	-0.002	-0.281	-0.567 **

Significant levels: *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$.

表5. 2. 6 木本層のブナの有無による種多様度の違い.

Table 5. 2. 6 Differences in species diversity between the stands beech occurred (With beech) and those not occurred (Without beech) in tree layer.

	Without beech		With beech		Test
	Mean	S.D.	Mean	S.D.	
Forest floor plants					
H'	4.88	0.32	4.70	0.37	ns
J'	0.87	0.03	0.86	0.02	ns
NS	49.92	7.10	45.29	10.59	ns
Trees					
H'	4.03	0.26	3.62	0.55	*
J'	0.84	0.03	0.82	0.05	ns
NS	27.92	4.15	22.18	7.20	*

Test: Significant level of difference in each attribute between by the U-test, *, $p < 0.05$, ns; not significant.

出現種のプロット選好性によって分類した種群の種数と出現頻度を、木本層におけるブナの出現の有無で比較した（表 5.2.7）。その結果、草本層・木本層とも、ブナの出現しない林分で、ジェネラリストの種数が多かった。ブナが出現する林分の草本層で、天然更新施業林種の種数、ブナ林ジェネラリストの出現頻度は有意に高かった。また、木本層では、ブナの出現しない林分で二次林種の出現頻度が高かった。

5.2.4 考察

5.2.4.1 ブナ林域の二次林における

過去の攪乱傾度の評価

林分構造は過去の攪乱の頻度と強度を反映することが多くの研究において示されている（Bormann and Likens, 1979; Taylor and Qin, 1989; Elliott and Swank, 1994; Brunet et al., 1997; Elliott et al., 1997; Leak and Smith, 1997; Noel et al., 1998）。伐採後の林分構造は小サイズクラスの幹密度を増加させ（Ramey-Gassert and Runkle, 1992）、伐採が強度であるほど、幹密度は増加する（Reader and Bricker, 1992b）。実際、ブナ林を構成する広葉樹の多くは伐採後に多くの萌芽を発生させる（紙谷, 1993）。本節の結果は、樹木サイズやバイオマスが小さい林分ほど萌芽数が多く、これは人為攪乱の影響を反映した結果を示している（5.1 節参照）。

林冠層の種組成も攪乱傾度によって影響される。Abrams and Nowacki (1992) も、ヨーロッパからの移民による開拓以後における北米のナラマツ林で伐採が繰り返されたことにより、ナラの相対優占度が増加したことを報告した。Foster et al. (1992) や Fuller et al. (1998) も、同様にアメリカツガやアメリカブナの急速な減少と、ブナがその後決して増加しなかったことを明らかにした。また、ブナについては van der Werf (1991) も伐採や薪炭林施業によってブナの出現は低下したことを報告した。紙谷 (1993) はこのメカニズムに関して、ブナが繁殖開始齢に到達する前に繰り返す短伐期で伐採されることにより、ブナの優占度は減少することを示している。以上の例は、ブナの相対優占度が過去の攪乱傾度のよい指標となることを支持している。

5.2.4.2 景観レベルと林分レベルの

森林管理が種多様性に及ぼす影響

土地利用の変化によりもたらされる景観のモザイク化は様々なレベルでの多様度を明らかに増加させ（Pimentel

et al., 1992）、土地利用の変化パターンの違いにより植物種多様性への影響は異なる（Rescia et al., 1995）。森林域での土地利用のあり方とほぼ同じ意味で考えられる景観レベルでの森林管理は、最近 30 年間で二次林の減少と人工林化の進行（図 5.2.1）、そして人工林による二次林の分断化を引き起こしていた（表 5.2.3、第 3 章）。すなわち、この地域は景観レベルでみると、薪炭材生産から用材生産へのより集約的な土地利用に変化してきたことを示す。

一方、林分レベルでは、現在ブナが出現せず、過去の時点ですでに景観多様度が高かった林分ほど、現在の個体数や幹密度が高いことが示された（表 5.2.4）。すなわち、過去において、景観レベルで土地利用が集約的であったところほど、林分レベルでも強度の管理が行われ、その結果、現在ブナの出現がみられないことが示唆された。景観多様度が高いところほど林分管理も集約的であることを鎌田・曾宮 (1995) も報告している。また、Roche et al. (1998) は、現在よりも過去の土地利用パターンの方が現在の木本植生をよく説明できることを示している。

林分構造は林床植生の組成や多様度を決定する主要な要因の一つである（Koop, 1989; Kirby, 1990）。しかしながら、今回の結果では種多様度と林分構造の相関関係はほとんど見られなかった（表 5.2.5）。Iida and Nakashizuka (1995) は、関東地方の放棄された薪炭林において、同様の林分構造のパラメータを用いて種多様度との関係を論じているが、ササの高さ以外のパラメータは本節と同様に有意な相関関係はみられなかった。また、Graae and Heskjaer (1997) も、林床植生は林分構造に影響されなかったことを示した。このことは林冠閉鎖以後の二次林の林分構造は、何らかの攪乱が生じない限り、種多様度には影響を及ぼさないことを示すのかもしれない。

一般に、森林伐採後の種多様度は非耐陰性種の出現によって増加する（例えば、Bormann and Likens, 1979; Kirby, 1990; Brunet et al., 1996）。しかしながら、薪炭林における伐採後の急速な林冠閉鎖は非耐陰性種を消失させる（Ash and Barkham, 1976）。草本層の種多様度はブナの出現の有無によって有意差はみられなかった（表 5.2.6）。このことは過去の攪乱は現在の林冠の構造や種組成に影響を及ぼしているが、草本層の種多様度には影響していないことを示唆する。しかしながら、木本層の種多様度に関しては、ブナの相対優占度が高い林分ほど

低く(表5.2.5)、ブナの出現する林分は出現しない林分より低かった(表5.2.6)。

草本層、木本層とも、ブナの出現の有無によって、種組成は異なっていた(表8)。すなわち、ブナの出現しない林分では、強度の攪乱サイトに出現する種群が多く出現し、攪乱が弱いサイトに出現する種群の出現が少なかった。このことから、ブナの相対優占度で過去の攪乱傾度を評価することの妥当性が示された。

結論として、過去において、景観レベルで土地利用が集約的であるところほど、林分レベルで強度の管理がおこなわれており、これは現在の草本層の種多様度には大きな影響を及ぼしてはいないが、木本層には影響していた。しかしながら、どちらの階層も群集を構成する種のハビタット選好性には違いがみられ、強度の攪乱を受けた森林での高い種多様度は主にジェネラリストなどの攪乱耐性種による影響が大きかった。そして、種多様度は現在の林分構造よりも過去の管理履歴による影響の方が大きいことが示唆された。しかしながら、ブナは下層への被陰の影響が大きく、そのリターはpHが低く分解しにくい(Graae and Heskjaer, 1997)ので、ブナが上層林冠を被うこと自体が林床植生に影響を及ぼしているのかもしれない。群集の多様性に、過去の攪乱とこのようなブナがもつそのものの特性の、どちらの影響が大きいかを明らかにすることは今後の課題である。また、種多様度は、景観レベルのような空間パターンのより広い空間スケールによっても影響されていたが、Skov (1997)が指摘しているように、それがどのように直接的なメカニズムによって引き起こされているかは現在ほとんど解明されておらず、これも今後明らかにしていく必要がある。

5.3 人工林の植物種多様性と構成種

— スギ人工林の混交林化が林分構造と植物種多様性に及ぼす影響 —

5.3.1 はじめに

人工林における植物種多様性に関しては、二次林などと比較してほとんど関心がもたれてこなかった(Simmons and Buckley, 1992)。通常、針葉樹人工林は、目的とする単一の樹種で構成された同齡林であり、林床植物の種多様度が著しく低いことが示されてきた(Hill, 1979; Hunter, 1990)。武田・木村(1988)も、スギやヒノキの人工林の植物種多様性は、原生林や二次林などと比較して低い値であったことを明らかにしている。しかしな

がら、スギやヒノキを中心としたわが国の針葉樹人工林は1000万haを超え、森林植生として重要な位置を占めており、そのような人工林の種多様性や種構成に関する研究は非常に少ない。

わが国の人工林の造成・保育は、地ごしらえ、植栽、下刈り、除伐、間伐等の一連の作業を経て、収穫に至る。皆伐後の植生回復や種多様度の変化に関する研究は多いが(例えば、Bormann and Likens, 1979; Wang and Nyland, 1993; Halpern and Spies, 1995; Olsson and Staaf, 1995; Elliott et al., 1997; Leak and Smith, 1997; Jenkins and Parker, 1998)、皆伐後に人工植栽して成林した人工林における植生変化や種多様性を論じた研究は限られている(Hill, 1979; Schoonmaker and McKee, 1988; Sykes et al., 1989)。

わが国のスギ人工林は、産業・社会構造の変化に伴い、管理の粗放化もしくは放棄が進んでいる。そのような人工林では、侵入、繁茂してきた広葉樹が排除されないため、混交林化が進行しており、それらは不成績造林地とも呼ばれる(長谷川, 1991, 1998)。混交植栽による林床の種多様度への影響は、Simmons and Buckley (1992)が示しているものの、このような理由で混交林化した人工林における植物種多様性を明らかにした研究は全く見られない。わが国の社会経済的側面から考えると、今後も人工林の管理放棄による混交林面積は増加するものと思われる。したがって、このような人工林がどのような植物種多様性を保持しているかを明らかにすることは、地域の植物相の豊かさを論ずる上で重要となる可能性がある。景観レベルでみて重要な構成要素である人工林(第3章)の植物種多様性を明らかにすることは、他の景観要素における植物種多様性の意味を明らかにする上でも重要である。

そこで、本節では、管理の程度が林内下層に及ぼす影響を把握するために、スギ人工林の混交林化に伴う(1)林分構造の変化と、(2)植物種多様性およびその種組成を明らかにする。

5.3.2 調査地および調査方法

調査は上川村および隣接する三川村のスギ人工林で行った。1996年から1998年に32調査区を設定した。すべての調査区において、第4章と同様の方法で植物種多様性を調査した。この解析に用いた調査コードラット数は、合計で1,429個である。

5.1節と同様に、調査区の種多様度と種密度は、

表5.2.7 ハビタット選好性に基づいて分類した種群の出現パターンの木本層のブナの有無による違い。
Table5.2.7 Differences in the number and frequency of occurrence of species in each classification between the stands beech occurred (With beech) and those not occurred (Without beech) in tree layer.

	Without beech		With beech		Test
	Mean	S.D.	Mean	S.D.	
Forest floor plants					
Number of species					
PSS	0.46	0.52	0.88	0.49	ns
MSS	5.23	2.77	8.00	2.67	*
BFR	2.69	1.25	2.82	1.19	ns
SFS	12.92	2.69	11.47	3.87	ns
PLA	7.08	1.61	5.76	3.33	ns
GEN	20.38	3.28	15.53	5.48	**
INF	1.08	1.12	0.82	1.29	ns
Frequency of occurrence of species					
PSS	2.33	1.21	3.50	3.86	ns
MSS	38.85	20.94	68.53	55.29	ns
BFR	19.92	9.93	32.06	13.39	*
SFS	92.16	37.64	73.29	45.92	ns
PLA	43.85	18.69	25.29	16.77	*
GEN	75.38	28.92	76.76	24.82	ns
INF	3.25	3.28	2.00	1.93	ns
Trees					
Number of species					
PSS	1.08	0.28	0.94	0.43	ns
MSS	5.23	2.17	5.29	1.93	ns
BFG	1.69	1.38	1.29	1.16	ns
SFS	9.92	2.47	7.94	3.61	ns
PLA	1.92	1.61	1.18	1.01	ns
GEN	6.23	1.83	4.65	2.00	*
INF	1.85	1.99	0.88	0.99	ns
Frequency of occurrence of species					
PSS	5.62	5.88	6.33	6.29	ns
MSS	28.77	22.82	42.47	30.78	ns
BFG	6.20	5.39	4.82	3.89	ns
SFS	78.23	19.11	39.53	26.34	**
PLA	4.36	3.38	2.67	2.06	ns
GEN	23.85	13.60	15.59	10.36	ns
INF	3.11	2.57	2.44	1.59	ns

PSS: Primary Stand Species, MSS: Managed Stand Species, BFG: Beech Forest Generalist, SFS: Secondary Forest Species, PLA: Plantation Forest Species, GEN: Generalist, INF: Infrequent Species. Test: Significant level of difference in each attribute between by the U-test, *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$, ns; not significant.

(1) Shannon の多様度指数 (H')、(2) 均等度 (J' , Pielou, 1969)、(3) 単位面積当たりの種数、を用いて定量化した。また、林分構造に関連するパラメータは、植栽されたスギと侵入した広葉樹を合わせて、および個別に以下の項目について算出した：幹密度 (DS)、DBH30cm 以上の幹密度 (DS30)、樹木の個体密度 (ID)、個体あたりの幹数 (NSI)、平均胸高直径 (MD)、胸高断面積 (BA)。また、各林分の木本層におけるスギの相対優占度を胸高断面積合計から算出した。

それぞれの調査地に出現した種のハビタット選好性は、第4章で得られた結果をもとに分類した。

5.3.3 結果

5.3.3.1 林分構造

大径木が多い、または平均胸高直径が大きい林分では、幹密度、個体数、萌芽数は低く、スギの相対優占度が高かった (表5.3.1)。これは、樹木サイズが大きい林分

表5.3.1 林分構造の属性間の単回帰。

Table5.3.1 Simple correlation coefficients between the stand structure parameters.

	ID	DS	MD	DS30	BA	RDJC
NSI	0.016	0.317	-0.344	-0.360 *	-0.123	-0.776 **
ID		0.952 **	-0.499 **	-0.175	-0.103	0.044
DS			-0.579 **	-0.277	-0.157	-0.193
MD				0.757 **	0.396 *	0.448 *
DS30					0.431 *	0.454 **
BA						0.216

NSI: the number of stems per individual, ID: the individual density of tree, DS: the density of stems, MD: the mean dbh (diameter at breast height), DS30: the density of stems with dbh ≥ 30 cm, BA: the basal area, and RDJC: the relative dominance of Japanese cedar (*Cryptomeria japonica*). Significant levels: *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$.

表5.3.2 調査林分全体の林分構造の属性とスギ・広葉樹別で算出した属性間の単回帰。

Table5.3.2 Simple correlation coefficients between the whole stand structure parameters and those of Japanese cedar and broad-leaved species.

	Japanese cedar					
	NSI	ID	DS	MD	DS30	BA
NSI	0.508 **	-0.486 **	-0.461 **	-0.183	-0.380 *	-0.399 *
ID	-0.082	0.770 **	0.778 **	-0.454 **	-0.149	-0.073
DS	0.058	0.571 **	0.685 **	-0.489 **	-0.265	-0.205
MD	0.047	-0.164	-0.165	0.946 **	0.741 **	0.559 **
DS30	0.049	0.102	0.106	0.713 **	0.936 **	0.568 **
BA	0.189	0.031	0.044	0.412 *	0.407 *	0.868 **
RDJC	-0.161	0.442 *	0.438 *	0.449 **	0.561 **	0.587 **
	Broad-leaved species					
	NSI	ID	DS	MD	DS30	BA
NSI	0.871 **	0.758 **	0.825 **	-0.226	0.162	0.621 **
ID	-0.149	-0.027	-0.018	0.084	-0.114	-0.197
DS	0.139	0.233	0.263	0.005	-0.065	-0.002
MD	-0.485 *	-0.400 *	-0.394	0.424 *	0.202	-0.335
DS30	-0.497 *	-0.403 *	-0.397 *	0.650 **	0.208	-0.349
BA	-0.271	-0.303	-0.301	0.210	0.036	0.164
RDJC	-0.852 **	-0.878 **	-0.892 **	0.262	-0.259	-0.842 **

Significant levels: *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$.

表5.3.3 草本層と木本層の種多様度の単回帰。

Table5.3.3 Simple correlation coefficients between forest floor plants and trees of species diversity.

	Trees		
	H'	J'	NS
Forest floor plants			
H'	-0.562 **	-0.522 **	-0.568 **
J'	-0.366 *	-0.333	-0.373 *
NS	-0.648 **	-0.614 **	-0.644 **

NS: Number of species. Significant levels: *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$.

表5.3.4 林分構造の属性と種多様度の単回帰。

Table5.3.4 Simple correlation coefficients between the stand structure parameters and species diversity.

	NSI	ID	DS	MD	DS30	BA	RDJC
Forest floor plants							
H'	-0.308	0.179	0.072	0.406 *	0.444 *	0.310	0.572 **
J'	-0.171	0.191	0.123	0.217	0.205	0.207	0.506 **
NS	-0.394 *	0.132	0.003	0.502 **	0.581 **	0.326	0.557 **
Trees							
H'	0.493 **	0.022	0.170	-0.560 **	-0.525 **	-0.253	-0.571 **
J'	0.488 **	-0.063	0.085	-0.477 **	-0.475 **	-0.241	-0.586 **
NS	0.455 **	0.091	0.231	-0.586 **	-0.540 **	-0.300	-0.508 **

NS: Number of species. Significant levels: *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$.

ほどスギの純林状であることを示し、成立年代の若い森林でスギ以外の樹種の混交が顕著であることがわかる。

表 5.3.2 に、調査林分全体の林分構造のパラメータと、スギと広葉樹で個別に算出したパラメータ間の単回帰の結果を示す。林分全体の個体密度、幹密度は、スギの個体密度、幹密度が高い林分ほど高く、スギの平均胸高直径が大きい林分ほど低かった。また、林分全体の樹木のサイズを示すパラメータ (MD、DS30、BA) は、スギのそれらと正の相関があった。広葉樹の個体密度、幹密度が大きい林分ほど、林分全体の平均胸高直径は小さく、大径木の密度は低かった。広葉樹の萌芽数、個体密度、幹密度が高い林分ほど、スギの相対優占度は低かった。

5.3.3.2 林分構造と植物種多様性の関係

木本層の種多様度が高い林分ほど草本層の種多様度は低かった (表 5.3.3)。林分全体の林分構造のパラメータと種多様度の関係は、草本層と木本層では異なっていた (表 5.3.4)。草本層では、樹木サイズが大きい林分ほど種多様度が高かったのに対し、木本層では低かった。また木本層では、萌芽数の多い林分ほど種多様度は高かった。スギの優占度が高い林分ほど草本層の種多様度は高く、木本層は低かった。

5.3.3.3 出現種のハビタット選好性による分類と林分構造との関係

表 5.3.5 に、草本層の種群別の種数および出現頻度と林分構造の各パラメータとの単回帰の結果を示した。人工林種、低頻度種の種数と出現頻度は、スギの優占度の高い林分ほど、また、スギのサイズ (MD、DS30、BA) の大きい林分ほど多く、高い傾向があった。また、人工林種の種数、出現頻度とも、広葉樹の密度に関するパラメータ (NSI、ID、DS) と有意な負の相関が見られた。一方、原生林種の種数は広葉樹の密度が高い林分で減少、出現頻度はスギのサイズが大きい林分で減少していた。

草本層の種群別の種数および出現頻度の林分構造の各パラメータとの重回帰分析の結果を表 5.3.6 に示した。スギの相対優占度は、人工林種、低頻度種の種数、天然更新施業林種、人工林種、低頻度種の出現頻度に、有意に影響を与えていた。また、人工林種の種数と出現頻度は、スギの大径木密度および個体密度が有意に正の影響を与えていたが、広葉樹の密度は影響しなかった。

木本層の場合、人工林種の種数、低頻度種の種数と出現頻度は、林分構造のパラメータと有意な相関関係はみ

られなかった (表 5.3.7)。ジェネラリストは、種数、出現頻度とも同じ傾向を示し、スギの相対優占度とサイズのパラメータとは負の、広葉樹の密度のパラメータとは正の相関がそれぞれ見られた。原生林種、天然更新施業林種、ブナ林ジェネラリストの種数と出現頻度は、スギのサイズの大きい林分で減少していた。天然更新施業林種、二次林種は、広葉樹の密度の高い林分で増加していた。

重回帰分析の結果は、天然更新施業林種とジェネラリストの種数と出現頻度、二次林種の出現頻度に、スギの相対優占度が有意に負の影響を与えていた (表 5.3.8)。人工林種は、種数では有意なパラメータが選択されなかったものの、出現頻度では広葉樹の幹密度と個体密度およびスギの平均胸高直径が有意に負の影響を与えていた。

5.3.4 考 察

5.3.4.1 管理の強度の違いが林分構造に及ぼす影響

わが国の人工林の造成・保育は、地ごしらえ、植栽、下刈り、除伐、間伐等の一連の管理を経て収穫に至る。林齢の高い林分ほど間伐実施回数が多いように、植栽後の年数に応じて、実施された各種の作業の頻度は異なる。したがって、林齢の高い林分ほど間伐などの管理、すなわち林分への人為攪乱が強いという一般的な傾向がみられる。しかしながら、昨今の社会経済的制約による林業経営の困難さは、多くの人工林において下刈り、間伐などの管理の放棄を引き起こしている。

本調査地において、スギのサイズが大きい林分ほどスギの相対優占度は高かった (表 5.3.1、5.3.2)。一般に、集約的な管理が行われている人工林では、収穫を目的とする樹種以外は下刈り、除伐の段階で除去される。したがって、管理の放棄または粗放化は、人工林内に収穫を目的とする樹種以外の様々な樹種の生存を可能にする。本調査地では立木サイズの大きい林分ほど集約的な管理がされており、立木サイズの小さい林分ほど管理が放棄または粗放化されていることが示された。ここで、針葉樹人工林の場合は、立木サイズと林齢とは一般的に正比例関係にあることから、上記の結果は、高齢の林分ほど集約的な管理が行われ、若齢の林分ほど管理が放棄または粗放化されている、と言い換えることもできる。

熱帯地域においては、劣化した土地の人工林は、果実食の鳥類やコウモリなどの重要なハビタットとなることから、特に動物散布種の種子散布から始まる遷移の促進

や自生種の復元に大きな役割を果たしている。そのような人工林では、林齢の増加とともに木本種の幹密度や個体数は増加する (Haggard et al., 1997; Keenan et al., 1997; Oberhauser, 1997; Parrotta et al., 1997)。Oberhauser (1997) は、タイのマツ (*Pinus kesiya*) 人工林において、林齢の増加とともにマツ以外の樹種が中・低層で発達し、徐々に上層のマツにとって換わることによって、複雑な森林構造が形成されることを明らかにした。わが国の人工林においても、林冠閉鎖前の下刈りや除伐が行われないならば、木本種の幹密度や個体数は増加し、林冠閉鎖後に植物種は減少するというプロセスをたどるのであろう (樋口ほか, 1975; 樋口, 1976; Bormann and Likens, 1979)。したがって、高齢の林分では林冠閉鎖による光環境の低下によって木本層のスギ以外の樹種が減少した可能性はある。しかしながら本調査地はすべて林冠閉鎖後の林分を対象としており、若齢の林分ほど広葉樹の相対優占度の高い林分がみられたということは、侵入・繁殖してきた広葉樹に対する下刈りまたは除伐が行われず、それらが成長し続けていることを意味する。すなわち、管理の放棄は、純林状のスギ林からスギ-広葉樹混交林への移行を容易にすることから、スギの相対優占度は管理の集約度を示すとみることができる。

5.3.4.2 管理の強度の違いが

植物種多様性に及ぼす影響

わが国の人工林管理において、木材生産を主目的とした集約的な管理が行われている林分では、木本層の種多様度はきわめて低い。本調査地において、木本層と草本層の種多様度間に負の相関がみられた (表 5.3.3) ことは、木本層の種多様度が低い、すなわち集約的な管理が行われている林分ほど、草本層の種多様度が高いことを示している。また、草本層の種多様度と樹木サイズとの正の相関関係、および木本層での逆の関係と合わせて考えると (表 5.3.4)、樹木サイズの大きい林分ほど、管理が集約的であり、その結果、草本層の種多様度が増大、木本層のそれは減少している、と判断される。

亜熱帯・熱帯地域においては、劣化した土地での人工林の造成が、遷移の進行を妨げる土壌や下層の微気象状況を改善することによって、また種子散布動物のハビタットを供給することによって、自然状態では進行が遅い遷移を急速に促進させることが示されている (Soni and Vasistha, 1991; Lugo, 1992b; Lugo et al., 1993; Mitra and Sheldon, 1993; Brown and Lugo, 1994; Yu et al., 1994;

Guariguata et al., 1995; Kuusipalo et al., 1995; Parrotta, 1995; Silva et al., 1995; Fimbel and Fimbel, 1996; Parrotta et al., 1997)。また、林齢の増加とともに、下層の草本層の種多様度や種密度が増加するという報告もある (Lugo, 1992; Fang and Peng, 1997; Geldenhuys, 1997; Haggard et al., 1997; Keenan et al., 1997; Oberhauser, 1997; Parrotta et al., 1997)。しかしながら、植物種多様性は人工林の管理が非常に大きな影響をもつと考えられる。

下刈りや間伐は、閉鎖した林冠を疎開させるため、光環境を改善するとともに、生育空間をめぐる競争を緩和させる。また、林床の攪乱を伴うことから、攪乱耐性種には好適な状況が産み出されていることになる。わが国における人工林の植栽初期においては、林冠閉鎖前までは、林齢の増加とともに種間および種内競争によって種数や幹密度は減少する (佐倉・沼田, 1976, 1980) が、下刈り終了、すなわち林冠閉鎖後、林齢の増加とともに木本種の種数は増加する (樋口, 1976)。Kirby (1988) も、皆伐直後の種密度やアバンダンスは増加し、その後の林冠閉鎖に向かい減少し、閉鎖後の間伐の実施により増加することを示している。間伐は、木本種の侵入を促進し、草本層の被度を増加させる (Guariguata et al., 1995)。一方、Schoonmaker and McKee (1988) は、多様度は伐採直後に減少した後、林冠閉鎖まで増加し、閉鎖後減少したことを明らかにしている。

Simmons and Buckley (1992) は、トウヒ (*Picea abies*) - ナラ (*Quercus robur* または *Q. petraea*) およびマツ (*Pinus nigra maritima* または *P. sylvestris*) - ブナ (*Fagus sylvatica*) 混交植栽林において、トウヒおよびブナの幹密度や胸高断面積合計が高いほど、林床の維管束植物の被度や種数が減少したことを明らかにした。これはトウヒとブナの林冠構造が持つ特性による林内への光量の減少と、リターの特性によるものとしている。Pigott (1990) も針葉リターの蓄積は、草本層の種組成を変化させることを指摘している。混交植栽は下層への光量の変動が単一種植栽よりも大きく、垂直的な葉群構造も複雑である (Guariguata et al., 1995)。本研究でも、スギの優占度の高い林分ほど林内への光量が減少し、針葉リターが蓄積されていることが推測されるが、そのような林分ほど植物種多様性が高かったことは光量やリターよりも過去の管理、すなわち攪乱の傾度が植物種多様性に大きく影響していることを示している。

プエルトリコの若齢人工林の研究で、林床に定着した高木・低木の種数は、林内下層の光強度と負の相関があ

り、それは下層の光強度が高いところほど高茎のイネ科草本の優占度が増加するためであった (Parrotta, 1992)。同様の結果はインドネシア (Kuusipalo et al., 1995)、コスタリカ (Guariguata et al., 1995; Haggar et al., 1997; Powers et al., 1997) で報告されている。したがって、階層構造の発達により下層の光環境は著しく異なり、種多様性も影響される (Parrotta et al., 1997)。Messier et al. (1998) は、林内下層の植物が林床の光環境に大きく影響し、その結果、森林群集としての発達にも影響が及ぶことを示した。本研究でも、管理の粗放化または放棄によってもたらされた広葉樹の繁茂が、下層の光環境を改変し、林床の種多様度を減少させている可能性がある。

種群別にみた種数と出現頻度と林分構造の関係は、草本層と木本層では全く逆の関係が示された (表 5.3.5、5.3.6、5.3.7、5.3.8)。Fang and Peng (1997) は、人工林の林齢の増加とともに、天然性二次林との類似度が増加したことを明らかにした。また、Keenan et al. (1997) は、若齢人工林で遷移初期種が多く、老齢人工林ほど遷移後期種が多いことを報告している。Noss (1983)、Schoonmaker and McKee (1988) や Brunet et al. (1996) は、攪乱後の高い種多様度は、主に雑草種や移入種によって産み出されていることを示した。本研究でも、種多様度の高い林分の草本層では、人工林種、ジェネラリスト、低頻度種の種数や出現頻度が高かった。したがって、種多様度の高い林分は主として攪乱耐性種によってその多様性が維持されていた、ということができる。

頭山・中越 (1994) は、ヒノキ中齢植林地よりスギ老齢植林地において、植物の出現種数が多く、成林後の時間経過に伴って、生物群集の多様性が高まる傾向を示唆した。Kirby (1988) は、高齢の針葉樹人工林においては、種数や被度に関して多様になるが、間伐の強度や間伐パターンによりそれは変化するであろうと報告している。本研究では、原生林種の種数は、草本層で広葉樹の幹密度が高いほど (表 5.3.8)、木本層では大径木密度が高いほど (表 5.3.10)、減少していた。

これまで、原生林種のような強度の攪乱には耐性をもたない種が、人工林ではどの程度の管理まで生存可能であるかといった、人工林管理の植物種多様性や種組成に対する影響は全く明らかにされてこなかった。また、目的とする樹種を効率的に生産しながら林床の植物種多様性の保全を目指した施業法も全く開発されていない。こ

れらのことを明らかにし、新たな施業法を構築することが今後の重要な課題である。

第6章 森林景観を構成する景観要素間の植物種多様性の比較および出現した植物種の地域的な評価

6.1 はじめに

生物多様性を評価する上で、景観レベルやそれ以上の広い空間スケールを対象とすることの必要性が指摘されてきた (Noss, 1983; Franklin, 1993; Christensen et al., 1996)。生物地理学的な視点も含めて、山脈レベルや国レベルなどのより広い面積スケール (数百 km² 以上) を対象として種の分布や多様性の把握を論じた研究が最近増加している (例えば、Heikkinen and Birks, 1996; Stapanian et al., 1997; Brockway, 1998; Heikkinen et al., 1998; Leathwick et al., 1998; Ohmann and Spies, 1998)。景観レベルを対象にした研究に関しては、景観内での景観構造に着目して、島状に分断化された林分を対象にした研究が数多く行われてきた (例えば、Kellman, 1996; Turner and Corlett, 1996; Laurance et al., 1998)。また、景観内の景観要素の違いによる種多様度を比較した研究では、ある 2 タイプの景観要素間で比較した場合がほとんどである (例えば、原生林と施業林 (Brunet et al., 1997; Jenkins and Parker, 1998 など)、原生林と二次林 (Dzwonko, 1993; Wulf, 1997 など)、原生林と人工林 (Qian et al., 1997 など)、人工林と二次林 (Kirby, 1988; Shankar et al., 1998 など))。しかしながら、景観レベルでの種多様性を把握するためには、景観を構成する各景観要素についての種多様性を把握し、それらを統合的に論ずる必要があるが、そのような研究は全くみられない。しかも、種多様性を構成している種の、本来のハビタットに着目して種多様性のもつ意味を評価した研究もされてこなかった。

本研究の調査対象域の原植生はブナ林であり、人間による森林利用の結果、ブナ原生林のほとんどは天然更新施業林、二次林や人工林に転換されてきた。したがって、現在の二次林や人工林は長期間に及ぶ管理の結果、原生林から転じたものである。また、人工林の中には、二次林から転用されたものもある。このような人為攪乱の傾度に応じて、生育する植物種の組成や出現頻度も変化してきた。したがって、原生林や二次林から他の景観要素へ転換したことにより、出現種にどのような変化が生じたかを把握することから、景観変化が出現種の挙動に及ぼす影響を明らかにする必要がある。

表5.3.5

草本層の種群別の種数および出現頻度と林分構造の属性との単回帰.

Table5.3.5

Simple correlation coefficients between the number and occurrence frequency of species in each habitat classification of forest floor plants and the stand structure parameters.

	Number of species							Frequency of occurrence of species						
	PSS	MSS	BFG	SFS	PLA	GEN	INF	PSS	MSS	BFG	SFS	PLA	GEN	INF
<i>Whole</i>														
NSI	-0.370 *	0.392 *	-0.158	0.140	-0.477 **	-0.117	-0.480 **	-0.083	0.479 **	0.012	0.414 *	-0.604 **	0.239	-0.443 *
ID	-0.271	0.028	-0.199	-0.239	0.134	0.216	0.069	-0.174	0.077	-0.273	0.171	0.082	0.195	0.161
DS	-0.380 *	0.130	-0.241	0.270	-0.012	0.159	-0.080	-0.196	0.216	-0.266	0.281	-0.100	0.243	0.012
MD	-0.038	-0.279	-0.055	0.109	0.570 **	0.109	0.612 **	-0.366	-0.273	0.072	-0.119	0.570 **	-0.178	0.494 **
DS30	-0.051	-0.246	-0.061	0.111	0.639 **	0.181	0.691 **	-0.403 *	-0.252	0.083	-0.162	0.634 **	-0.090	0.394 *
BA	0.139	-0.067	-0.032	-0.050	0.338	0.194	0.358 *	-0.233	-0.110	-0.049	-0.132	0.293	-0.166	0.255
RDJC	0.248	-0.321	0.237	-0.008	0.630 **	0.264	0.561 **	-0.226	-0.487 **	0.013	-0.381 *	0.692 **	-0.198	0.623 **
<i>Japanese cedar</i>														
NSI	-0.111	0.146	-0.211	-0.029	-0.298	-0.140	-0.207	-0.259	0.211	-0.120	-0.082	-0.361 *	0.060	-0.228
ID	-0.017	-0.135	-0.081	0.127	0.393 *	0.303	0.338	-0.163	-0.143	-0.292	-0.052	0.434 *	0.065	0.437 *
DS	-0.024	-0.128	-0.095	0.125	0.380 *	0.286	0.320	-0.183	-0.132	-0.304	-0.060	0.416 *	0.068	0.428 *
MD	-0.080	-0.201	-0.016	0.177	0.627 **	0.189	0.553 **	-0.420 *	-0.229	0.139	-0.043	0.603 **	-0.112	0.430 *
DS30	0.029	-0.313	-0.006	0.077	0.714 **	0.197	0.742 **	-0.413 *	-0.355	0.063	-0.209	0.724 **	-0.166	0.463 **
BA	0.231	-0.165	0.091	0.013	0.682 **	0.276	0.656 **	-0.292	-0.264	-0.010	-0.249	0.658 **	-0.206	0.443 *
<i>Broad-leaved species</i>														
NSI	-0.231	0.467 *	0.043	0.014	-0.643 **	-0.271	-0.639 **	0.299	0.482 *	0.099	0.355	-0.738 **	0.246	-0.588 **
ID	-0.548 **	0.318	-0.321	0.106	-0.641 **	-0.314	-0.689 **	-0.007	0.608 *	-0.078	0.295	-0.716 **	0.141	-0.668 **
DS	-0.549 **	0.328	-0.301	0.133	-0.688 **	-0.264	-0.671 **	-0.018	0.510 *	-0.077	0.361	-0.681 **	0.168	-0.634 **
MD	-0.146	-0.149	-0.112	0.135	0.591 **	0.280	0.638 **	-0.242	-0.121	0.142	-0.073	0.644 **	0.066	0.313
DS30	-0.463 *	0.174	-0.224	0.202	-0.040	0.002	0.088	-0.278	0.109	0.019	0.013	-0.166	0.200	-0.116
BA	-0.181	0.245	-0.162	-0.069	-0.460 *	-0.162	-0.397 *	0.046	0.234	0.013	0.499 *	-0.472 *	0.099	-0.397 *

Significant levels: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

表5.3.6

草本層の種群別の種数および出現頻度と林分構造の属性との重回帰.

Table5.3.6

Results of multiple regression analysis with the number and occurrence frequency of species in each habitat classification of forest floor plants as dependent variables in terms of stand structure parameters as explanatory variables.

	Number of species							Frequency of occurrence of species						
	PSS	MSS	BFG	SFS	PLA	GEN	INF	PSS	MSS	BFG	SFS	PLA	GEN	INF
<i>Whole</i>														
NSI		0.392 *									0.414 *			
ID														
DS	-0.380 *													
MD														
DS30					0.444 **		0.550 **	-0.403 *				0.403 **		
BA														
RDJC					0.428 **		0.311 *		-0.487 **			0.569 **		0.623 **
R ²	0.144 *	0.164 *			0.553 **		0.554 **	0.162 *	0.237 **		0.172 *	0.607 **		0.273 **
<i>Japanese cedar (JC) and Broad-leaved species (BL)</i>														
JCNSI					0.423 **		0.312 *							0.707 **
JCID														
JCDS									-0.398 *					
JCMD														0.433 **
JCDS30					0.659 **		0.675 **	-0.473 *						
JCBA														
BLNSI		0.467 *									0.499 *	-0.580 **		
BLID														
BLDS	-0.549 **								0.610 *					
BLMD												0.433 **		
BLDS30														
BLBA														
R ²	0.302 **	0.209 *			0.720 **		0.623 **	0.224 *	0.260 *	0.158 *	0.249 *	0.707 **		0.566 **

Significant levels: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

表5.3.7

木本層の種群別の種数および出現頻度と林分構造の属性との単回帰.

Table5.3.7

Simple correlation coefficients between the number and occurrence frequency of species in each habitat classification of trees and the stand structure parameters.

	Number of species							Frequency of occurrence of species						
	PSS	MSS	BFG	SFS	PLA	GEN	INF	PSS	MSS	BFG	SFS	PLA	GEN	INF
<i>Whole</i>														
NSI	0.112	0.578 **	0.237	0.631 **	-0.205	0.460 **	-0.033	-0.096	0.635 **	0.002	0.764 **	-0.312	0.390 *	-0.185
ID	-0.158	0.125	-0.091	0.223	-0.168	0.117	0.253	-0.386	0.191	-0.296	0.036	-0.028	0.131	-0.184
DS	-0.116	0.291	-0.012	0.417 *	-0.223	0.257	0.242	-0.372	0.403 *	-0.290	0.305	-0.126	0.273	-0.211
MD	-0.636 **	-0.628 **	-0.462 **	-0.278	-0.240	-0.487 **	-0.287	-0.423	-0.424 *	-0.546 **	-0.438 *	-0.430 *	-0.465 *	-0.200
DS30	-0.564 **	-0.545 **	-0.515 **	-0.204	-0.207	-0.457 **	-0.111	-0.602 *	-0.382	-0.685 **	-0.501 *	-0.365 *	-0.423 *	-0.134
BA	-0.158	-0.281	-0.143	-0.283	0.070	-0.270	-0.344	-0.200	-0.276	-0.027	-0.672 **	0.092	-0.373	-0.310
RDJC	-0.183	-0.693 **	-0.324	-0.628 **	-0.158	-0.621 **	0.071	-0.065	-0.708 **	-0.273	-0.780 **	0.183	-0.546 **	-0.013
<i>Japanese cedar</i>														
NSI	-0.112	0.358 *	0.078	0.358 *	0.022	0.153	-0.019	-0.137	0.189	-0.178	0.138	-0.216	0.067	-0.215
ID	-0.325	-0.210	-0.272	-0.210	-0.063	-0.286	0.065	-0.300	-0.214	-0.307	-0.466 *	0.049	-0.232	-0.189
DS	-0.336	-0.192	-0.270	-0.188	-0.050	-0.259	0.063	-0.321	-0.205	-0.327	-0.463 *	0.038	-0.229	-0.208
MD	-0.455 **	-0.483 **	-0.466 **	-0.233	-0.238	-0.450 **	-0.209	-0.457 *	-0.397 *	-0.624 *	-0.322 *	-0.427 *	-0.465 **	-0.265
DS30	-0.519 **	-0.612 **	-0.530 **	-0.235	-0.163	-0.499 **	-0.040	-0.497 *	-0.624 **	-0.541 *	-0.517 *	-0.305	-0.629 **	-0.180
BA	-0.254	-0.505 **	0.315	-0.438 *	0.076	-0.440 *	-0.245	-0.260	-0.477 *	-0.189	-0.709 **	0.070	-0.623 **	-0.291
<i>Broad-leaved species</i>														
NSI	0.229	0.540 **	0.354	0.495 *	-0.142	0.502 *	-0.099	0.168	0.641 **	0.247	0.801 **	-0.156	0.552 **	0.001
ID	-0.003	0.646 **	0.209	0.774 **	-0.341	0.562 **	-0.124	-0.190	0.893 **	-0.018	0.890 **	-0.362	0.706 **	-0.068
DS	-0.021	0.646 **	0.209	0.768 **	-0.368	0.558 **	-0.149	-0.193	0.891 **	-0.038	0.882 **	-0.398 *	0.683 **	-0.112
MD	-0.353	-0.521 **	-0.429 *	-0.106	-0.090	-0.420 *	0.232	-0.437	-0.340	-0.407	-0.358	-0.227	-0.393	-0.114
DS30	-0.202	-0.070	-0.264	0.376	-0.109	0.071	0.371	-0.481	0.144	-0.385	0.166	-0.390	0.136	0.377
BA	0.211	0.323	0.171	0.318	-0.154	0.153	-0.284	-0.031	0.359	0.421	0.388	-0.097	0.255	-0.035

Significant levels: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

表5.3.8

木本層の種群別の種数および出現頻度と林分構造の属性との重回帰.

Table 5.3.8

Results of multiple regression analysis with the number and occurrence frequency of species in each habitat classification of trees as dependent variables in terms of stand structure parameters as explanatory variables.

	Number of species							Frequency of occurrence of species						
	PSS	MSS	BFG	SFS	PLA	GEN	INF	PSS	MSS	BFG	SFS	PLA	GEN	INF
<i>Whole</i>														
NSI				0.631 **								-0.457 **		
ID														
DS								-0.627 **		-0.657 **		-0.483 **		
MD										-0.835 **		-0.867 **		
DS30	-0.564 **	-0.347 *	-0.616 **					-0.723 **						
BA												-0.363 **		
RDJC		-0.435 **					-0.621 **		-0.708 **				-0.546 **	
R ²	0.318 *	0.447 **	0.265 **	0.398 **			0.272 **	0.596 **	0.501 **	0.607 **	0.727 **	0.577 **	0.298 **	
<i>Japanese cedar (JC) and Broad-leaved species (BL)</i>														
JCNSI														
JCID														
JCDS														
JCMD													-0.782 **	
JCDS30	-0.618 **	-0.384 **	-0.542 **					-0.835 **		-0.630 *				
JCBA														
BLNSI														
BLID		0.444 **		0.774 **		0.562 **		-0.648 **	0.893 **			-0.495 **	0.708 **	
BLDS											0.882 **	-0.877 **		
BLMD														
BLDS30														
BLBA														
R ²	0.263 **	0.524 **	0.294 **	0.598 **		0.316 **		0.530 **	0.798 **	0.281 *	0.778 **	0.633 **	0.499 **	

Significant levels: *, p<0.05, **, p<0.01.

表6.1 景観要素ごとの種多様度.

Table 6.1 Plant species diversity and richness in each landscape element.

	Primary forest		Managed forest		Secondary forest		Plantation		Road side vegetation	
	Mean	S.D.	Mean	S.D.	Mean	S.D.	Mean	S.D.	Mean	S.D.
<i>Forest floor plants</i>										
H'	4.587	0.518	4.524	0.298	4.776	0.355	5.071	0.623	5.524	0.315
J'	0.840	0.035	0.846	0.023	0.863	0.024	0.848	0.046	0.876	0.017
NS	45.2	13.3	41.6	9.4	47.3	9.4	65.4	19.5	80.0	14.7
<i>Trees</i>										
H'	3.364	0.378	3.627	0.304	3.798	0.488	2.816	1.194		
J'	0.793	0.047	0.824	0.045	0.831	0.045	0.690	0.172		
NS	19.0	3.2	21.6	4.6	24.7	6.6	17.8	9.3		

NS: Number of species.

森林景観における景観要素の変化は、生産目標の異なった森林を形成するために原生林に人間活動が加えられることから始まるのが一般的である。わが国においても、このような森林景観の変化がみられることを、鎌田・曾宮 (1995) や第3章で明らかにしている。そして、その生産目標により森林に対する攪乱の強度は異なることから、生育する植物種の組成や出現頻度もこのような人為攪乱の傾度に応じて変化してきたと考えられる。したがって、原生林から他の景観要素へ転換したことにより、出現種にどのような変化が生じたかを把握するためには、人為攪乱傾度の異なった景観要素間で出現種を比較することが必要であり、このことによって景観変化が出現種の挙動に及ぼす影響を包括的に解明することが可能になる。

わが国の中山間地の景観を構成する景観要素の多くは、

表6.2 景観要素ごとの種多様度を Bonferroni の不等式による修正を用いて多重比較した結果.

Table 6.2 Results of multiple comparisons used by Bonferroni correction among species diversity and richness in each landscape element.

	Primary forest	Managed forest	Secondary forest	Plantation	Road side vegetation
	<i>Forest floor plants</i>				
H'					
Primary forest	-			*	*
Managed forest		-			
Secondary forest			-	*	*
Plantation				-	
J'					
Primary forest	-				*
Managed forest		-			
Secondary forest			-		
Plantation				-	
NS					
Primary forest	-			*	*
Managed forest		-			
Secondary forest			-	*	*
Plantation				-	
<i>Trees</i>					
H'					
Primary forest	-				*
Managed forest		-			
Secondary forest			-		
J'					
Primary forest	-				*
Managed forest		-			*
Secondary forest			-		*
NS					
Primary forest	-			*	
Managed forest		-			
Secondary forest			-	*	

* indicates significant difference.

前章までで論じてきたように、様々な傾度の攪乱を受けて成立している。本章では、ブナ林域の景観要素ごとの種多様性を把握し、これを基礎に、景観レベルでの評価に結びつける試みについて論ずる。

6.2 調査地および調査方法

調査対象林分は95で、種多様性を把握するためのコードラート数は全体で、草本層、木本層それぞれ、4,477個、4,157個である（表4.1）。

調査林分の種多様度と種密度は、(1) Shannonの多様度指数(H')、(2)均等度(J' , Pielou, 1969)、(3)単位面積当たりの種数、を用いて定量化した。

各景観要素における調査面積は大きく異なるために、景観要素間での種数の比較は、種の出現パターンを平均化して単位面積当たりの出現確率に変換した値を用いて評価した。すなわち、 i 種がある景観要素の単位面積 q あたりに出現する確率は以下の式で求められる(Suganuma, 1985; Iida and Nakashizuka, 1995; 石田ほか, 1998);

$$Eq = (1 - q^{-n} C_q) / (q C_q),$$

Eq は、単位面積あたりに i 種が出現する確率、 Q は各景観要素の合計コードラート数、 E_i は i 種が出現したコードラート数である。種ごとに算出された出現確率をもとに、各景観要素ごとに集計するとともに、第4章で分類した種群ごとで比較した。

6.3 結果

表6.1に各景観要素ごとの種多様度を、表6.2にそれらをBonferroniの不等式による修正を用いた多重比較の結果を示した。種多様度、均等度、種数が高値を示したのは草本層で路傍植生、木本層では二次林であった。草本層の種多様度、種数において、天然更新施業林および二次林は、人工林および路傍植生よりも有意に低く、木本層においては、種多様度、均等度、種数とも二次林が人工林よりも有意に高かった。

表6.3に、ハビタット選好性に基づいて分類した種群の各景観要素における構成比率を示した。草本層の種数において、原生林種(PSS)は、原生林→天然更新施業林→二次林→人工林→路傍植生という人為攪乱の強くなる順で減少していた。天然更新施業林種(MSS)、ブナ林ジェネラリスト(BFG)も同様の傾向を示した。また各景観要素でもっとも高い割合を占めていたのはジェネラリスト(GEN)で、40~60%を占めていた。一方、出現頻度に関しては、ジェネラリストは原生林から路傍植生へと攪乱の強くなる順に増加していた。原生林と天然更新施業林では、天然更新施業林種がもっとも高い割合を占めていた。木本層においては、おおむね草本層と

同様の傾向を示した。草本層との顕著な相違は、人工林の出現頻度において、ジェネラリストの占める割合が低く、人工林種(PLA)が高かったことである。

図6.1に、各景観要素における種数と面積の関係を示した。草本層において、面積の増加とともに種数が増える傾向は、人工林と路傍植生が原生林や天然更新施業林よりも著しかった。木本層では、人工林の出現種数は小面積では他の景観要素と比較してもっとも少ないもの、面積の増加に伴い多くなり、200㎡ではもっとも多くなった。

種群の構成比率を面積ごとに示したのが表6.4である。草本層では、路傍植生とそれ以外の森林の景観要素で面積の増加に伴う変化のパターンが異なっていた。森林の景観要素では、面積の増加とともに、ジェネラリストの増加、原生林種と天然更新施業林種の減少がみられた。一方、路傍植生では、ジェネラリストが減少し、低頻度種が増加した。木本層においては、原生林における原生林種のような、それぞれの景観要素に特徴的に出現する種群が面積の増加とともに一般的に減少したが、二次林のみで、その減少傾向が小さかった。また、すべての景観要素で、面積の増加とともに、ジェネラリストおよび低頻度種が増加していた。

景観変化が出現種の挙動に及ぼす影響を明らかにするために、原生林または二次林に生育している各種群の種数または出現頻度の構成比率に対する他の景観要素でのそれらの比率を算出した(表6.5)。原生林における原生林種が占める割合に対する、他の景観要素での原生林種が占める割合の比率は、種数に関しては二次林でのみ低い値を示し、出現頻度に関しては、天然更新施業林、二次林、人工林ともに低下しており二次林でもっとも低い値が示された。

天然更新施業林において、種数では原生林よりも値が低い種群はみられなかったが、出現頻度に関しては、原生林種、ブナ林ジェネラリストの値が低かった。二次林に関しては、種数では原生林種、ブナ林ジェネラリストが、出現頻度では両者に加え天然更新施業林種が低かった。二次林種は種数、出現頻度とも著しく高かった。人工林では、種数は草本層のブナ林ジェネラリストが低く、出現頻度では草本層、木本層とも原生林種、ブナ林ジェネラリスト、天然更新施業林種が低かった。

また、二次林の種群の構成比率を人工林と比較すると、種数では、草本層、木本層ともに二次林種が低かった。出現頻度に関しては、草本層で原生林種、低頻度種が、

表6.3 a 各景観要素に出現した種群の割合 (草本層).
Table 6.3 a Proportion of species types occurring in each landscape element (Forest floor plants).

	Primary forest		Managed forest		Secondary forest		Plantation		Road side vegetation	
	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)
Primary Stand Species (PSS)	6	6.1	6	4.1	3	1.4	6	1.7	4	1.5
Managed Stand Species (MSS)	13	13.1	18	12.4	14	6.4	14	4.0	11	4.2
Beech Forest Generalist (BFG)	20	20.2	20	13.8	13	5.9	15	4.2	11	4.2
Secondary Forest Species (SFS)	7	7.1	15	10.3	31	14.1	21	5.9	7	2.6
Plantation Forest Species (PLA)	10	10.1	15	10.3	30	13.6	57	16.1	9	3.4
Generalist (GEN)	38	38.4	57	39.3	102	46.4	146	41.2	153	57.7
Infrequent Species (INF)	5	5.1	14	9.7	27	12.3	95	26.8	70	26.4
Total	99	100.0	145	100.0	220	100.0	354	100.0	265	100.0

	Primary forest		Managed forest		Secondary forest		Plantation		Road side vegetation	
	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)
Primary Stand Species (PSS)	337	20.0	603	7.9	63	0.8	633	5.3	22	0.6
Managed Stand Species (MSS)	453	26.9	3762	49.0	1670	20.1	887	7.5	166	4.3
Beech Forest Generalist (BFG)	393	23.3	1447	18.8	804	9.7	809	6.8	75	1.9
Secondary Forest Species (SFS)	75	4.4	460	6.0	2444	29.4	1190	10.1	18	0.5
Plantation Forest Species (PLA)	133	7.9	386	5.0	1000	12.0	3826	32.3	69	1.8
Generalist (GEN)	290	17.2	1000	13.0	2285	27.5	4341	36.7	3380	87.6
Infrequent Species (INF)	6	0.4	23	0.3	42	0.5	153	1.3	129	3.3
Total	1687	100.0	7681	100.0	8308	100.0	11839	100.0	3859	100.0

NS: Number of species, FR Occurrence frequency.

木本層では天然更新施業林種、二次林種、ジェネラリストが低かった。

6.4 考察

攪乱は、その頻度や強度、再来期間といった要因に対応したハビタットを形成する。そして、形成されたハビタットに応じて、それに適合した種が生育することから、攪乱は種多様性または共存を生み出す主要な契機となる (Pickett and White, 1985; 中静・山本, 1987)。各景観要素でもっとも種多様度が高かったのは、草本層では路傍植生、木本層では二次林であった (表 6.1、6.2)。原生林から他の景観要素への転換を考えた際、天然更新施業林は原生林での個体が残存している景観要素、二次林は原生林の個体は残存はしていないものの樹種更改のための植栽は行われていない景観要素、人工林は樹種更改のために植栽が行われた景観要素と考えられる。したがって、攪乱強度を考慮に入れてこれらの景観要素を比較すると、天然更新施業林 → 二次林 → 人工林の順に攪乱強度が強いことが示唆される。また、人

表6.3 b 各景観要素に出現した種群の割合 (木本層).
Table 6.3 b Proportion of species types occurring in each landscape element (Trees).

	Primary forest		Managed forest		Secondary forest		Plantation	
	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)	NS (%)
Primary Stand Species (PSS)	3	7.7	3	4.3	2	2.0	3	2.9
Managed Stand Species (MSS)	9	23.1	10	14.5	9	9.2	9	8.6
Beech Forest Generalist (BFG)	8	20.5	9	13.0	7	7.1	9	8.6
Secondary Forest Species (SFS)	1	2.6	6	8.7	23	23.5	17	16.2
Plantation Forest Species (PLA)	4	10.3	8	11.6	10	10.2	17	16.2
Generalist (GEN)	10	25.6	15	21.7	25	25.5	25	23.8
Infrequent Species (INF)	4	10.3	18	26.1	22	22.4	25	23.8
Total	39	100.0	69	100.0	98	100.0	105	100.0

	Primary forest		Managed forest		Secondary forest		Plantation	
	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)	FR (%)
Primary Stand Species (PSS)	294	35.0	826	19.2	168	4.5	250	7.5
Managed Stand Species (MSS)	320	38.1	2611	60.7	1096	29.0	396	11.8
Beech Forest Generalist (BFG)	102	12.1	430	10.0	115	3.0	145	4.3
Secondary Forest Species (SFS)	36	4.3	88	2.0	1689	44.8	478	14.3
Plantation Forest Species (PLA)	7	0.8	73	1.7	80	2.1	1589	47.5
Generalist (GEN)	77	9.2	232	5.4	575	15.2	437	13.1
Infrequent Species (INF)	4	0.5	44	1.0	50	1.3	47	1.4
Total	840	100.0	4304	100.0	3773	100.0	3342	100.0

NS: Number of species, FR Occurrence frequency.

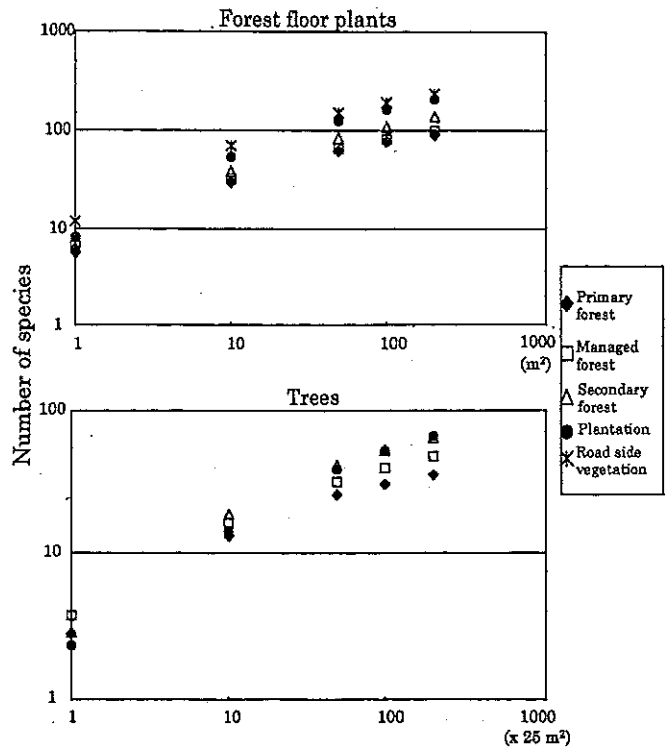


図6.1 各景観要素における種数と面積の関係.
Fig. 6.1 Relationship between area and number of species of each landscape element.

工林の木本層の場合は、目的樹種以外を排除する管理（例えば、下刈りおよび除伐）が繰り返して実施されるために、必然的に種多様度は低くなるので除外すると、この結果は、攪乱が強度であるところほど、種多様度が高かったことを示している。「生物群集は一般に適当な規模の攪乱があるとき種多様性をもっとも大きくなる」という「中規模攪乱仮説」が種の共存や種と攪乱の関係を論ずる際に支持されてきた（例えば、Hiura, 1995; Sutherland, 1995; 東, 1998; 中静, 1998）。しかしながら、対象とする攪乱強度の範囲によって、「中規模な攪乱」の定義は大きく異なる。本章の結果は、対象とした景観要素間の比較では、中規模攪乱仮説を否定する結果となっているが、人為攪乱の影響下で成立した森林植生を自然のプロセスで維持されている植生と同列に論じることができないであろう。

武田・木村（1988）は、スギやヒノキの人工林における草本層の種多様度は、二次林などと比較して低い値であったことを明らかにした。また、Qian et al. (1997) は、カナダの40年生針葉樹人工林の植物種多様度は同じ環境条件の老齢林（old-growth forest）よりも低いことを示した。これらの結果に反し、本調査で人工林の草本層は、天然更新施業林や二次林よりも有意に高かった（表6.2）。これは、5.3節で明らかにしたように、樹木サイズの大きい純林状の人工林ほど集約的な管理が行われており、そのことによって、攪乱耐性種の生存を可能にし、種多様度をあげていることによる。

第4章でもふれたように、群集における種多様性の議論では、様々な指数の算出によって定量的に評価されることが一般的である。しかし、その種多様度がどのような性質・特徴を持つ種によって産み出されているかは指数のみでは判断できない。したがって、ある多様度がどのような種によって産み出されているかによって、多様度の評価は大きく異なる。攪乱強度の高いところほど種多様度は高かったが、原生林種やブナ林ジェネラリストの占める割合は草本層、木本層ともに低下していた（表6.3）。Noss (1983)、Schoonmaker and McKee (1988) や Brunet et al. (1996) も示しているように、種多様度の高いところほど多くの攪乱耐性種の生育がみられた。

草本層では面積の増加による各景観要素での出現種の傾向は変わらなかったが、人工林の木本層は、面積の増加とともに種数が増加し、各景観要素の中でもっとも種数が多くなった（図6.1）。これは、人工林の木本層は、林分あたりの出現種数は低い（表6.1、6.2）ものの、

人工林全体での出現種数は他の景観要素と比較してもっとも多い（105種）ことを反映しているようだ。

Lida and Nakashizuka (1995) は、出現頻度の低い希少種は孤立化した林分の面積の増加とともに増加したことを示した。これは、面積の増加とともに、孤立した林分でも森林の外部の影響を受けない内部面積が増加することにより、希少種が生育しうるハビタットが出現することを示唆している。本章でも、ジェネラリストおよび、または低頻度種の占める割合は面積の増加とともに増加した（表6.4）。これは、上記の理由とともに、出現頻度が低い種は、面積が増加してもその出現確率の増加の傾向が緩やかなままであるために、調査対象面積内では、面積の増加とともに、計算上、出現確率が増加しつづけることも反映しているようだ。

本章の結果は、ハビタットの攪乱傾度とともに、種の出現傾向が異なり、各景観要素ごとに出現する種の傾向を示すことができた。景観レベルの変化と種レベルの変化を包括的に解析した今回の方法は、景観レベルで種多様性を論じる際の一方法としてモデルとなりうるであろう。

第7章 結 論

7.1 森林景観を構成する景観要素の時空間的变化

森林景観の構造と植物種多様性に及ぼす人為攪乱の影響を明らかにすることを目的として、最初に、ブナ林域の中山間地域において、28年間の景観構造の変化に影響を与えた社会環境と自然環境の要因を明らかにした。景観多様度は、1967年よりも1995年で高くなっており、集落がなく原生林が優占する地域では、集落があり二次林が優占する地域よりも、景観多様度は低かった。これらの結果は、人間活動の強度が景観多様度を左右していることを示していた。民有地の景観多様度は国有林よりも高く、国有林の景観構造の変化は民有地とは異なっていた。したがって、自然環境要因のみならず、社会環境要因である土地所有形態も景観構造の変化に強く影響していたことが明らかになった。

また、景観多様度の変化に及ぼす要因を明らかにするために、土地所有形態別に、景観要素の空間分布パターンに着目して解析を行ったところ、景観多様度の増加には2つのパターンが認められた。1つ目は、原生林優占域で明らかになったことで、多様度の増加は景観要素数の増加によって主にもたらされていた。2つ目は、二次林優占域において見られたことで、多様度の増加は、景

表6.4 a 各景観要素のある面積における各種群の占める割合 (草本層).

Table 6.4 a Proportion of species type occurring in each landscape element in an area (Forest floor plants).

	1m ²		10m ²		50m ²		100m ²		200m ²	
	NS	(%)	NS	(%)	NS	(%)	NS	(%)	NS	(%)
Primary forest										
PSS	1.1	20.0	4.5	15.1	6.0	9.5	6.0	7.7	6.0	6.6
MSS	1.5	26.9	6.9	23.1	11.3	18.0	12.4	16.9	12.9	14.1
BFG	1.3	23.3	6.7	22.3	14.1	22.5	17.4	22.4	19.5	21.3
SFS	0.3	4.4	2.1	6.8	5.1	8.1	6.1	7.8	6.8	7.4
PLA	0.4	7.3	3.1	10.3	7.0	11.2	8.7	11.2	9.8	10.7
GEN	1.0	17.2	6.5	21.7	18.3	29.1	25.3	32.5	32.9	38.0
INF	0.0	0.4	0.2	0.7	1.0	1.6	1.9	2.5	3.6	3.9
Total	5.7	100.0	30.1	100.0	62.8	100.0	77.7	100.0	91.4	100.0
Managed forest										
PSS	0.5	7.9	2.8	8.5	4.6	6.9	5.1	6.2	5.4	6.5
MSS	3.3	49.0	11.5	34.7	16.0	24.2	17.2	20.8	17.8	17.9
BFG	1.3	18.8	7.0	21.3	14.6	22.0	17.4	21.0	19.1	19.2
SFS	0.4	6.0	2.9	8.8	6.1	9.2	7.4	9.0	9.0	9.0
PLA	0.3	5.0	2.4	7.4	6.8	8.7	7.6	9.1	9.5	9.5
GEN	0.9	13.0	6.2	18.7	18.1	27.3	26.1	31.5	35.0	36.2
INF	0.0	0.3	0.2	0.6	1.0	1.5	1.9	2.3	3.6	3.6
Total	6.7	100.0	33.0	100.0	66.1	100.0	82.7	100.0	99.4	100.0
Secondary forest										
PSS	0.0	0.8	0.4	1.0	1.0	1.2	1.1	1.0	1.3	0.9
MSS	1.3	30.1	7.4	18.8	11.3	13.4	12.0	10.9	12.4	9.0
BFG	0.9	9.7	2.2	5.7	3.3	3.9	4.4	4.1	5.2	4.5
SFS	1.9	29.4	11.2	28.4	21.1	25.0	25.2	23.0	28.6	20.6
PLA	0.8	12.0	5.4	13.7	12.7	15.0	16.5	16.0	20.5	14.8
GEN	1.8	27.6	12.4	31.5	33.6	39.7	47.3	43.1	63.4	46.8
INF	0.0	0.5	0.3	0.8	1.6	1.9	3.1	2.8	6.0	4.3
Total	6.4	100.0	39.2	100.0	84.6	100.0	109.7	100.0	138.4	100.0
Plantation										
PSS	0.4	5.3	2.6	4.7	4.5	3.6	5.2	3.1	5.5	2.6
MSS	0.8	7.5	4.1	7.6	8.0	8.3	9.5	5.8	11.1	5.3
BFG	0.6	6.8	3.0	5.6	6.5	5.1	8.6	5.2	10.4	5.0
SFS	0.8	10.1	6.9	10.8	12.3	9.7	14.5	8.8	16.7	8.0
PLA	2.7	32.3	15.6	28.7	33.4	26.4	41.5	26.1	48.9	23.4
GEN	3.0	36.7	22.1	40.7	66.3	44.6	76.5	46.7	96.6	48.2
INF	0.1	1.3	1.1	2.0	5.3	4.2	10.4	5.3	20.1	9.8
Total	8.3	100.0	64.2	100.0	126.3	100.0	165.2	100.0	209.3	100.0
Road side vegetation										
PSS	0.1	0.6	0.6	0.9	2.2	1.4	3.1	1.6	3.8	1.6
MSS	0.5	4.3	3.1	4.4	6.3	4.2	8.2	4.3	10.0	4.3
BFG	0.2	1.9	1.6	2.2	4.4	2.9	6.8	3.6	9.8	4.1
SFS	0.1	0.5	0.5	0.8	2.2	1.4	3.5	1.8	5.3	2.3
PLA	0.2	1.8	1.9	2.7	5.5	3.7	7.0	3.6	8.1	3.5
GEN	10.6	87.8	68.7	83.4	112.5	74.5	130.8	68.2	144.6	61.6
INF	0.4	3.3	3.9	5.6	18.0	11.9	32.4	16.9	53.2	22.7
Total	12.1	100.0	70.4	100.0	151.1	100.0	191.7	100.0	234.6	100.0

NS: Number of species, PSS: Primary stand species, MSS: Managed stand species, BFG: Beech forest generalist, SFS: Secondary forest species, PLA: Plantation forest species, GEN: Generalist, INF: Infrequent species.

表6.4 b 各景観要素のある面積における各種群の占める割合 (木本層).

Table 6.4 b Proportion of species type occurring in each landscape element in an area (Trees).

	1m ²		10m ²		50m ²		100m ²		200m ²	
	NS	(%)	NS	(%)	NS	(%)	NS	(%)	NS	(%)
Primary forest										
PSS	1.0	36.0	2.4	18.0	3.0	11.5	3.0	9.8	3.0	8.4
MSS	1.1	38.1	5.0	37.7	8.2	32.1	8.8	28.8	9.0	25.2
BFG	0.3	12.1	2.7	20.7	6.4	25.1	7.4	24.1	7.9	22.1
SFS	0.1	4.3	0.7	5.6	1.0	3.9	1.0	3.3	1.0	2.8
PLA	0.0	0.8	0.2	1.8	1.1	4.2	1.9	6.4	3.2	9.0
GEN	0.3	9.2	2.0	15.3	5.3	20.5	7.1	23.3	8.9	25.0
INF	0.0	0.6	0.1	1.0	0.7	2.6	1.4	4.4	2.7	7.6
Total	2.8	100.0	13.3	100.0	26.7	100.0	30.6	100.0	35.7	100.0
Managed forest										
PSS	0.7	19.2	2.1	12.7	2.8	8.7	2.9	7.4	3.0	6.3
MSS	2.3	60.7	7.9	48.4	9.7	30.5	9.9	24.9	10.0	20.9
BFG	0.4	10.0	3.0	18.3	7.3	23.0	8.5	21.3	8.9	18.6
SFS	0.1	2.0	0.7	4.3	2.6	8.2	3.8	9.5	4.9	10.1
PLA	0.1	1.7	0.6	3.7	2.6	7.9	4.1	10.2	6.7	11.9
GEN	0.2	6.4	1.7	10.3	5.1	16.2	7.4	18.5	10.0	20.8
INF	0.0	1.0	0.4	2.3	1.7	5.5	3.2	8.1	5.6	11.5
Total	3.8	100.0	16.4	100.0	31.7	100.0	39.7	100.0	47.9	100.0
Secondary forest										
PSS	0.1	4.5	0.8	4.0	1.1	2.6	1.1	2.2	1.3	2.0
MSS	0.8	29.0	5.1	27.0	8.3	19.8	8.8	16.5	9.0	13.8
BFG	0.1	3.0	0.8	4.3	2.9	7.0	4.3	8.0	5.5	8.5
SFS	1.3	44.8	7.8	41.3	16.2	38.7	19.5	38.7	21.7	33.4
PLA	0.1	2.1	0.6	3.1	2.3	5.4	3.5	6.6	4.9	7.5
GEN	0.4	15.2	3.4	18.3	9.2	22.0	12.5	23.5	16.3	25.2
INF	0.0	1.3	0.4	2.0	1.8	4.4	3.4	6.5	6.2	9.6
Total	2.9	100.0	18.9	100.0	41.8	100.0	53.2	100.0	64.9	100.0
Plantation										
PSS	0.2	7.6	1.3	9.4	2.8	7.2	3.0	5.7	3.0	4.5
MSS	0.3	11.8	2.2	15.6	5.6	14.5	7.0	13.4	8.1	12.1
BFG	0.1	4.3	0.9	6.6	3.2	8.3	4.6	8.9	6.0	9.0
SFS	0.3	14.3	2.7	18.7	7.0	18.1	3.1	17.4	11.2	16.8
PLA	1.1	47.5	4.1	29.0	9.8	25.3	12.6	24.1	14.9	22.5
GEN	0.3	13.1	2.7	18.7	8.7	22.6	12.8	24.5	17.4	26.1
INF	0.0	1.4	0.3	2.3	1.6	4.1	3.1	6.0	6.9	8.9
Total	2.3	100.0	14.3	100.0	38.8	100.0	52.2	100.0	65.5	100.0

NS: Number of species, PSS: Primary Stand Species, MSS: Managed Stand Species, BFG: Beech Forest Generalist, SFS: Secondary Forest Species, PLA: Plantation Forest Species, GEN: Generalist, INF: Infrequent Species.

観要素数の変化ではなく、景観要素間のグリッド数の差が減少したことによってもたらされていた。土地所有形態の違いも、景観多様度の増加に影響を与えていた。集中度は、民有地で減少、国有林で増加しており、民有地では多数の小さいパッチで構成されているのに対し、国有林は少数の連続したパッチで構成されていることが示された。

したがって、景観構造の変化には社会環境要因が大きく影響しており、景観多様度の増加パターンは、分断化の進行による景観要素の空間パターンの変化と密接に関係していることが明らかになった。

7.2 森林景観を構成する景観要素の植物種多様性

次に、各景観要素に出現する植物種と種多様性に及ぼす人為攪乱の影響を明らかにした。原生林と天然更新施業（皆伐母樹保残施業）後10年が経過した林分間で、草本層、木本層とも、種多様度には有意な違いはみられなかった。草本層の種多様度は、伐採後に増加する林分

構造のパラメータ（幹数、個体あたりの萌芽数）と有意な正の相関があった。しかしながら、原生林に偏って出現した種の種数と出現頻度は、これらのパラメータと有意な負の相関を示した。皆伐母樹保残施業は、ブナを効果的に更新させるのは困難であることが日本の多くのブナ林で報告されているが、植物種多様性に関しては重大な影響を与えてはいないようであった。

二次林においては、景観構造、林分構造、種多様性の間の関係を明らかにした。最初に、木本層におけるブナの相対優占度と林分構造の関係を検討したところ、ブナの出現しない林分ほど、樹木サイズやバイオマスが小さく、そのような林分ほど萌芽数が多かった。したがって、ブナの相対優占度は過去の攪乱傾向を示すパラメータであると判断した。過去において、土地利用が集約的であるところほど、林分レベルで強度の管理がおこなわれており、これは現在の草本層の種多様度には大きな影響を及ぼしてはいないが、木本層には影響していた。しかしながら、どちらの階層も群集を構成する種の特徴には、

表 6.5 a 原生林および二次林に出現した種群の種数および出現頻度の比率に対する他の景観要素での比率の割合（草本層）。

Table 6.5 a Ratios of number of species and occurrence frequency of each species group in each landscape element to those in primary or secondary forest (Forest floor plants).

	Managed forest (%)	Secondary forest (%)	Plantation (%)
Number of species			
Primary forest			
PSS	100.0	50.0	100.0
MSS	138.5	107.7	107.7
BFG	100.0	65.0	75.0
SFS	214.3	442.9	300.0
PLA	160.0	300.0	870.0
GEN	150.0	268.4	384.2
INF	280.0	540.0	1900.0
Secondary forest			
PSS			200.0
MSS			100.0
BFG			115.4
SFS			67.7
PLA			190.0
GEN			143.1
INF			351.9
Occurrence frequency			
Primary forest			
PSS	39.3	3.8	26.8
MSS	182.4	74.9	27.9
BFG	80.9	41.5	29.3
SFS	134.7	661.7	226.1
PLA	63.7	152.7	409.9
GEN	75.7	160.0	213.3
INF	84.2	142.1	363.4
Secondary forest			
PSS			34.2
MSS			268.5
BFG			133.3
SFS			100.0
PLA			705.1
GEN			255.6
INF			37.3

表 6.5 b 原生林および二次林に出現した種群の種数および出現頻度の比率に対する他の景観要素での比率の割合（木本層）。

Table 6.5 b Ratios of number of species and occurrence frequency of each species group in each landscape element to those in primary or secondary forest (Trees).

	Managed forest (%)	Secondary forest (%)	Plantation (%)
Number of species			
Primary forest			
PSS	100.0	66.7	100.0
MSS	111.1	100.0	100.0
BFG	112.5	87.5	112.5
SFS	600.0	2300.0	1700.0
PLA	200.0	260.0	425.0
GEN	150.0	250.0	250.0
INF	450.0	550.0	625.0
Secondary forest			
PSS			150.0
MSS			100.0
BFG			128.6
SFS			73.9
PLA			170.0
GEN			100.0
INF			113.6
Occurrence frequency			
Primary forest			
PSS	54.8	12.7	21.4
MSS	159.2	76.3	31.1
BFG	82.3	25.1	35.7
SFS	47.7	1044.5	333.7
PLA	203.5	254.4	6705.6
GEN	58.8	166.3	142.6
INF	214.7	278.3	295.3
Secondary forest			
PSS			168.0
MSS			40.8
BFG			142.3
SFS			32.0
PLA			2242.4
GEN			85.8
INF			106.1

ブナの出現の存否によって違いがみられ、攪乱が強度であったところの種多様度は、主にジェネラリストなどの攪乱耐性種が高い構成比率を占めていることによって示されていることが明らかになった。そして、種多様度は現在の林分構造よりも過去の管理履歴による影響が大きいことが示された。

また、人工林においては、管理の程度およびそれが林内の下層植生に及ぼす影響を把握するために、管理粗放化による広葉樹の混交に伴う林分構造の変化、および植物種多様性とその種組成を明らかにした。立木サイズは、スギの相対優占度と有意な正の相関関係にあることが示された。このことは、立木サイズの大きい林分ほど集約的な管理が、逆に、立木サイズの小さい林分ほど管理が放棄または粗放化されていることを意味し、管理の放棄は、スギ純林からスギ-広葉樹混交林への、スギの相

対優占度で示される攪乱傾度を生みだしていた。木本層と草本層の種多様度間に負の相関がみられ、集約的な管理が行われている林分ほど、草本層の種多様度が高いことが示された。草本層の種多様度が高い林分では、人工林種、ジェネラリスト、低頻度種の種数や出現頻度の占める割合が高かった。したがって、種多様度の高い林分は、攪乱耐性種によってその多様性が維持されていることが明らかになった。そして、原生林種の種数は、草本層では広葉樹の幹密度が高いほど、木本層では大径木密度が高いほど、減少していた。

以上のように、森林景観を構成する景観要素ごとの植物種多様性を明らかにするとともに、出現した種を景観レベルで評価することによって、種が示すハビタット選好性を各景観要素のもつ特性から明らかにすることができた。

7.3 景観要素間の植物種多様性の

比較および出現した植物種の地域的な評価

さらに、各景観要素に出現した種を総合的に評価することによって、各景観要素がもつ種多様性を明らかにした。各景観要素の中でもっとも種多様度が高かったのは、草本層では路傍植生、木本層では二次林であった。人工林の草本層は、天然更新施業林や二次林よりも有意に高かった。これは、集約的な管理が行われてきた樹木サイズの大きい純林状の人工林では、多数の攪乱耐性種の生存を可能にし、種多様度をあげていることによる。攪乱強度の高い要素ほど種多様度は高かったが、原生林種やブナ林ジェネラリストの占める割合は草本層、木本層ともに低下していた。このように、高い種多様度は、主に攪乱耐性種によって産み出されていた。そして、各景観要素における種の出現パターンの違いは、各々の種の攪乱に対する反応性の違いにより、出現種の傾向が変化したと結論づけることができた。

景観レベルでみて、種多様性に及ぼす人為攪乱の影響を評価することを可能にした本研究の方法は、景観レベルでの種の出現パターンと種多様性の違いを明らかにするための新たなモデルの役割を果たすことが期待される。

7.4 生物多様性の保全を考慮した

地域的な森林管理への提言

前章までに述べた結果および以上の結果を踏まえて、生物多様性の保全を目指した地域的な森林管理について考察する。

●景観レベル

景観レベルでの生物多様性を考慮した森林管理には、個別の林分をどのように管理していくか、そしてそれらを景観内にどのように空間配置させるのか、という問題が最も重要な事項である。したがって、これらを達成するためには、土地所有形態の面が大きな課題となろう。今後の社会経済的側面を考慮すると、森林管理の粗放化または放棄化の進行が想定される。地域の森林管理計画に、林分間の接続やさまざまな管理傾度をもつ林分を配置させるには、民有林の管理も含めて公的機関で行う可能性の検討が必要であろう。

●林分レベル

本研究では、各景観素とも管理方法およびその集約度の違いによって、植物種多様性が大きく影響されていたことを示した。また、社会経済的側面からみると、今後の集約的な森林管理が地域全体で行われるとは考えづ

らい。そこで、今後の管理が「放棄」されるか、「継続」されるかの2点に焦点をあて、植物種多様性を考慮した森林管理について以下に考察する。

【天然更新施業林】

〈管理放棄〉今後の管理放棄が植物種多様性に及ぼす影響は大きくないかもしれないが、原生林と同じような種の組成と量を回復するためには、何らかの復元的な管理が必要であろう。

〈管理継続〉更新を促進させる管理は、ブナ以外の樹種を排除することを意味する。単一種の更新を目的としたこのような管理は、植物種多様性に及ぼす影響は大きいと考えられる。この両者の両立させるための研究がすすめられる必要がある。

【二次林】

〈管理放棄〉管理の放棄は、今まで定期的に薪炭材用のサイズにまでしか到達しなかった林分構造をそれ以上に発達させる。しかしながら、ブナ原生林のような動的平衡状態にまで達するには長い時間を要するため、林分構造の回復を促進するために最低限の管理は必要であろう。二次林における原生林種の構成比率が、天然更新施業林や人工林よりも低かったことは、天然更新施業林や人工林にはあるが二次林にはみられない要因の存在を示唆する。この1つとしては、二次林の林分構造の均質性が考えられる。第5章でも述べたように、原生林・天然更新施業林および人工林でみられた林分構造と種多様性との相関関係は二次林ではほとんどみられなかった。したがって、複雑な林冠構造の創出が、原生林種の生育に重要な意味をもつ可能性がある。

また、原生林と同じような種の組成と量を回復するためには、種子供給源が天然更新施業地よりも離れるため、景観レベルでの復元的な管理が重要となろう。

〈管理継続〉薪炭林としての利用、もしくは、目標を転じて用材林としての利用のように、生産目標によって管理方法は異なる。しかしながら、現在の比較的均質な林冠構造を改変することおよびその際の地表攪乱は、植物種多様性を変化させるであろう。

【人工林】

〈管理放棄〉木本層は、多様度が高くなるが、草本層は低くなるという傾度がみられたので、今後、人工林として仕立てるのか、混交林として仕立てるのかの議論も含めて、検討を要する。

〈管理継続〉現在、長伐期施業が推奨されているが、スギの成長に大きな影響を与えないならば、木本層に、他

の樹種の生存も可能にする施策が考えられてもよいだろう。

また、人工林における二次林種は、二次林における比率よりも低く、二次林の人工林化は、二次林種を大きく減ずる可能性が示唆された。

7.5 おわりに

本研究は、地域の生物多様性を種レベルから景観レベルまで把握、評価し、森林管理が生物多様性に及ぼす影響を包括的に明らかにすることができた。また、景観レベルでの生物多様性保全のために、景観要素間、景観要素内で種多様性を把握した。単一の景観要素のみを対象としては景観全体の種多様性を明らかにすることは不可能であり、その景観要素の景観内での種多様性に関する位置づけも明らかにすることはできない。したがって、この方法は、景観レベルでの種多様性評価法として有効である。

現在の地球環境保全戦略の柱は、自然資源の持続的な利用と生物多様性保全を目指した社会システムの構築にある。しかしながら、そのための科学的知見はあまりに乏しいと言わざるを得ない。本研究は、この緊急かつ重要な課題にわずかながらも貢献できたものとする。

謝 辞

この研究は、新潟大学農学部阿部 學教授、同大学院自然科学研究科紙谷智彦助教授、京都大学生態学研究センター中静 透教授のご指導のもとで行ったものである。研究全般にわたり多くのご意見を頂き、常に励ましのお言葉を賜った。

新潟大学大学院自然科学研究科平 英彰教授、同農学部阿部信行教授、同竹内公男教授には本論文をご校閲頂き、ご助言を賜った。

新潟大学農学部箕口秀夫助教授には終始あたたかいお言葉でご支援頂いた。

新潟大学農学部中田 誠助教授、北海道大学農学部附属演習林吉田俊也博士、新潟大学農学部造林学教室の諸氏には、貴重なご批判とご意見を頂いた。

野外調査および室内作業には、樋口亜紀、入江 潔、倉品伸子、柳澤由紀子、高野瀬洋一郎、熊谷雅代、佐藤香織、荒川敦子、小林美穂、藤田真人、片山吉人、三納圭之輔、阿部みどり、石黒奈々、浜中美央、本間紀子、吉井エリ、新井伸昌、森口喜成の諸氏にご協力頂いた。新潟県東蒲原郡上川村林政係には、現地調査

および空中写真の使用に便宜を図って頂いた。

農林水産省森林総合研究所の鈴木和次郎博士、杉田久志博士、大住克博室長をはじめとする多くの方々や、財団法人日本自然保護協会の沼田 眞会長、奥富 清理事長、(故)青柳昌宏氏、中井達郎氏には、ご助言や励ましを頂いた。

以上の方々以外にも多くの方々からご支援、ご協力頂いた。皆様のご協力なくしては、本研究を遂行することは到底不可能であった。心から厚くお礼申し上げます。どうもありがとうございました。

また、山梨県森林総合研究所の各位には、本論文の掲載にあたりご配慮を頂き、お礼申し上げる。

本論文は、著者が新潟大学大学院自然科学研究科在学中に行った研究をまとめたものである。

引用文献

- Abe, S., Masaki, T., Nakashizuka, T., 1995. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, 120 : 21–32.
- Abrams, M. D., Nowacki, G. J., 1992. Historical variation in fire, oak recruitment, and post-logging accelerated succession in central Pennsylvania. *Bull. Torrey Bot. Club*, 119 : 19–28.
- Alaback, P. B., Herman, F. R., 1988. Long-term response of understory vegetation to stand density in *Picea-Tsuga* forests. *Can. J. For. Res.*, 18 : 1522–1530.
- Archambault, L., Morissette, J., Bernier-Cardou, M., 1998. Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Quebec, Canada. *For. Ecol. Manage.*, 102 : 61–74.
- 浅野 透, 1983. ブナ林の再生過程. 大阪市立大学博士論文, pp.174.
- Ash, J. E., Barkham, J. P., 1976. Changes and variability in the field layer of a coppiced woodland in Norfolk, England. *J. Ecol.*, 64 : 697–712.
- Björse, G., Bradshaw, R., 1998. 2000 years of forest dynamics in southern Sweden: suggestions for forest management. *For. Ecol. Manage.*, 104 : 15–26.
- Bolger, D. T., Alberts, A. C., Sauvajot, R. M., Potenza, P., MaCalvin C., Tran, D., Mazzoni, S., Soulé, M. E., 1997. Response of rodents to habitat fragmentation in coastal southern California. *Ecol. Appl.*, 7 : 552–563.

- Bormann, F. H., Likens, G. E., 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York.
- Brockway, D. G., 1998. Forest plant diversity at local and landscape scales in the Cascade Mountains of southwestern Washington. *For. Ecol. Manage.*, 109 : 323-341.
- Brother, T. S., Spingarn, A., 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indian old-growth forests. *Cons. Biol.*, 6 : 91-100.
- Brown, S., Lugo, A. E., 1994. Rehabilitation of tropical lands : a key to sustaining development. *Rest. Ecol.*, 2 : 97-111.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Tyler, G., 1996. Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests-effects of management and soil acidity during one decade. *For. Ecol. Manage.*, 88 : 259-272.
- Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Rühling, Å., Tyler, G., 1997. Regional differences in floristic changes in South Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. *J. Veg. Sci.*, 8 : 329-336.
- Chen, J., Franklin, J. F., Spies, T. A., 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecol. Appl.*, 2 : 387-396.
- Christensen, N. L., Bartuska, A. M., Brown, J. H., Carpenter, S., D'Antonio, C., Francis, R., Franklin, J. F., MacMahon, J. A., Noss, R. F., Parsons, D. J., Peterson, C. H., Turner, M. G., Woodmansee, R. G., 1996. The report of the ecological society of America committee on the scientific basis for ecosystem management. *Ecol. Appl.*, 6 : 665-691.
- Collins, B. S., Pickett, S. T. A., 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. *Vegetatio*, 70 : 3-10.
- Collins, B. S., Pickett, S. T. A., 1988a. Response of herb layer cover to experimental canopy gaps. *Am. Mid. Nat.*, 119 : 282-290.
- Collins, B. S., Pickett, S. T. A., 1988b. Demographic responses of herb layer species to experimental canopy gaps in a northern hardwoods forest. *J. Ecol.*, 76 : 437-450.
- Collins, B. S., Dunne, K. P., Pickett, S. T. A., 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. In : Pickett, S. T. A., White, P. S. (Eds.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, pp. 217-234.
- Didham, R. K., Hammond, P. M., Lawton, J. H., Eggleton, P., Stork, N. E., 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecol. Monog.*, 68 : 295-323.
- Drew, A. P., 1990. Fern and aster effects on black cherry shelterwood regeneration. *Can. J. For. Res.*, 20 : 1513-1514.
- Duffy, D. C., Meier, A. J., 1992. Do Appalachian herbaceous understories ever recover from clearcutting? *Cons. Biol.*, 6 : 196-201.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., Pulliam, H. R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65 : 169-175.
- Dzwonko, Z., 1993. Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodland. *J. Veg. Sci.*, 4 : 693-698.
- Dzwonko, Z., Loster, S., 1988. Species richness of small woodlands on the western Carpathian foothills. *Vegetatio*, 76 : 15-27.
- Dzwonko, Z., Loster, S., 1989. Distribution of vascular plant species in small woodlands on the western Carpathian foothills. *Oikos*, 56 : 77-86.
- Dzwonko, Z., Loster, S., 1990. Vegetation differentiation and secondary succession on a limestone hill in southern Poland. *J. Veg. Sci.*, 1 : 615-622.
- Dzwonko, Z., Gawronski, S., 1994. The role of woodland fragments, soil types, and dominant species in secondary succession on the western Carpathian foothill. *Vegetatio*, 111 : 149-160.
- Dzwonko, Z., Loster, S., 1997. Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in southern Poland. *J. Appl. Ecol.*, 34 : 861-870.
- Dzwonko, Z., Loster, S., 1998. Dynamics of species richness and composition in a limestone grassland restored after tree cutting. *J. Veg. Sci.*, 9 : 387-394.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulsen, D., 1991. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. *Scripta Geobot.*, 18 : 1-248. *
- Elliott, K. J., Loftis, D. L., 1993. Vegetation diversity after logging in the southern Appalachians. *Cons. Biol.*, 7 : 220-221.
- Elliott, K. J., Swank, W. T., 1994. Changes in tree species

- diversity after successive clearcuts in the Southern Appalachians. *Vegetatio*, 115 : 11 - 18.
- Elliott, K. J., Boring, L. R., Swank, W. T., Haines, B. R., 1997. Successional changes in plant species diversity and composition after clearcutting a Southern Appalachian watershed. *For. Ecol. Manage.*, 92 : 67 - 85.
- Enoksson, B., Angelstam, P., Larson, K., 1995. Deciduous forest and resident birds : the problem of fragmentation within a coniferous forest landscape. *Landscape Ecol.*, 10 : 267 - 275.
- Falkengren-Grerup, U., 1995. Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. *Ecological Bulletins*, 44 : 215 - 226.
- Falkengren-Grerup, U., Tyler, G., 1991. Dynamic floristic changes of Swedish beech forest in relation to soil acidity and stand management. *Vegetatio*, 95 : 149 - 158.
- Fang, W., Peng, S. L., 1997. Development of species diversity in the restoration process of establishing a tropical man-made forest ecosystem in China. *For. Ecol. Manage.*, 99 : 185 - 196.
- Fimbel, R. A., Fimbel, C. C., 1996. The role of exotic conifer plantations in rehabilitating degraded tropical forest lands : a case study from the Kibale forest in Uganda. *For. Ecol. Manage.*, 81 : 215 - 216.
- Forman, R. T. T., 1995. *Land mosaics. The ecology of landscapes and regions.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Foster, D. R., Zebryk, T., Schoonmaker, P., Lezberg, A., 1992. Post-settlement history of human land-use and vegetation dynamics of a *Tsuga canadensis* (hemlock) woodlot in central New England. *J. Ecol.*, 80 : 773 - 786.
- Franklin, J. F., 1993. Preserving biodiversity : species, ecosystems or landscapes? *Ecol. Appl.*, 3 : 202 - 205.
- Franklin, J. F., 1994. Preserving biodiversity : species in landscapes. *Responses. Ecol. Appl.*, 4 : 208 - 209.
- Franklin, J. F., Forman, R. T. T., 1987. Creating landscape patterns by cutting : ecological consequences and principles. *Landscape Ecol.*, 1 : 5 - 18.
- Freemark, K. E., Merriam, H. G., 1986. Importance of area and habitat heterogeneity to bird assemblages in temperate forest fragments. *Biol. Cons.*, 36 : 115 - 141.
- Frelich, L. E., Reich, P. B., 1995. Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecol. Monog.*, 65 : 325 - 346.
- Fukamachi, K., Iida, S., Nakashizuka, T., 1996. Landscape patterns and plant species diversity of forest reserves in the Kanto region, Japan. *Vegetatio*, 124 : 107 - 114.
- Fuller, J. L., Foster, D. R., McLachlan, J. S., Drake, N., 1998. Impact of human activity on regional forest composition and dynamics in central New England. *Ecosystems*, 1 : 76 - 95.
- Geldenhuys, C. J., 1997. Native forest regeneration in pine and eucalypt plantations in Northern Province, South Africa. *For. Ecol. Manage.*, 99 : 101 - 115.
- Gilliam, F. S., Turrill, N. L., 1993. Herbaceous layer cover and biomass in a young versus a mature stand of a central Appalachian hardwood forest. *Bull. Torrey Bot. Club*, 120 : 445 - 450.
- Gilliam, F. S., Turrill, N. L., Adams, M. B., 1995. Herbaceous-layer and overstory species in clear-cut and mature central Appalachian hardwood forests. *Ecol. Appl.*, 5 : 947 - 955.
- Graae, B. J., Heskjær, V. S., 1997. A comparison of understory vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manage.*, 96 : 111 - 123.
- Grime, J. P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes.* John Wiley and Sons, Chichester.
- Guariguata, M. R., Rheingans, R., Montagnini, F., 1995. Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica : implications for forest restoration. *Rest. Ecol.*, 3 : 252 - 260.
- Haggard, J., Wightman, K., Fidler, R., 1997. The potential of plantations to foster woody regeneration within a deforested landscape in lowland Costa Rica. *For. Ecol. Manage.*, 99 : 55 - 64.
- Halpern, C. B., Spies, T. A., 1995. Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecol. Appl.*, 5 : 913 - 934.
- Hannerz, M., Hånell, B., 1997. Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *For. Ecol. Manage.*, 90 : 29 - 49.
- Hansen, A. J., Spies, T. A., Swanson, F. J., Ohmann, J. L., 1991. Conserving biodiversity in managed forests. *BioScience*, 41 : 382 - 392.
- Hansson, L., Fahrig, L., Merriam, G., 1995. Mosaic

- landscapes and ecological processes. Chapman and Hall, London.
- 長谷川幹夫, 1991. スギ不成績造林地での下刈り、除伐が広葉樹の定着に与える影響. 日林誌, 73 : 375-379.
- 長谷川幹夫, 1998. 多雪地のスギ造林地に侵入したウグイカンバの消長に及ぼす下刈り、除伐の影響. 日林誌, 80 : 223-228.
- 原 慶太郎, 1996. リモートセンシングと GIS による景観解析. 景相生態学 ランドスケープ・エコロジー入門, 沼田 眞編, 朝倉書店, pp. 20-25.
- Hara, M., 1985. Forest response to gap formation in a climax beech forest. *Jpn. J. Ecol.*, 35 : 337-343.
- Heikkinen, R. K., Birks, H. J. B., 1996. Spatial and environmental components of variations at the distribution patterns of subarctic plant species at Kevo, N Finland a case study at the meso-scale level. *Ecography*, 19 : 341-351.
- Heikkinen, R. K., Birks, H. J. B., Lallola, R. J., 1998. A numerical analysis of the mesoscale distribution patterns of vascular plants in the subarctic Kevo Nature Reserve, northern Finland. *J. Biogeogr.*, 25 : 123-146.
- 東 正彦, 1998. 生物間相互作用と生物多様性. 地球環境学 5 生物多様性とその保全, 井上民二・和田英太郎編, 岩波書店, 東京, pp. 97-131.
- 樋口国雄, 1976. 人工林初期段階における雑草群落に関する研究 (II) ササ地帯におけるカラマツ連年植栽地の植生変化. 日林誌, 58 : 195-201.
- 樋口国雄・佐藤昭敏・加藤亮助・下田 一, 1975. 人工林初期段階における雑草群落に関する研究 (I) スギ連年植栽地の植生変化. 日林誌, 57 : 346-350.
- Hill, M. O., 1979. The development of a flora in even-aged plantations. In : Ford, E. D., Malcolm, R. C., Atterson, J. (Eds.), *The ecology of even-aged forest plantations*. Inst. Terrestrial Ecology, Cambridge, pp. 175-192. *
- Hill, M. O., Carey, P. D., 1997. Prediction of yield in the Rothamstad Park Grass Experiment by Ellenberg indicator values. *J. Veg. Sci.*, 8 : 579-586.
- 弘田 潤・紙谷智彦, 1993. 天然下種更新施業後のブナ林における結実と堅果散布に与える母樹密度の影響. 日林誌, 75 : 313-320.
- Hiura, T., 1995. Gap formation and species diversity in Japanese beech forests : a test of the intermediate disturbance hypothesis on a geographic scale. *Oecologia*, 104 : 265-271.
- Hong, S.-K., Nakagoshi, N., Kamada, M., 1995. Human impacts on pine-dominated vegetation in rural landscape in Korea and western Japan. *Vegetatio*, 116 : 161-172.
- Hoover, S. R., Parker, A. J., 1991. Spatial components of biotic diversity in landscapes of Georgia, USA. *Landscape Ecol.*, 5 : 125-136.
- 福嶋 司・高砂裕之・松井哲哉・西尾孝佳・喜屋武 豊・常富 豊, 1995. 日本のブナ林群落の植物社会学的新体系. 日生態会誌, 45 : 79-98.
- Hunter Jr., M. L., 1990. *Wildlife, forests, and forestry. Principles of managing forests for biological diversity*. Prentice-Hall, New Jersey.
- Iida, S., Nakashizuka, T., 1995. Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. *For. Ecol. Manage.*, 73 : 197-210.
- 石田弘明・服部 保・武田義明・小館誓治, 1998. 兵庫県南東部における照葉樹林の樹林面積と種多様性、種組成の関係. 日生態会誌, 48 : 1-16.
- 伊藤秀三・宮田逸夫, 1977. 群落の種多様性. 植物生態学講座 2 群落の組成と構造, 伊藤秀三編, 朝倉書店, 東京, pp. 76-111.
- Jenkins, M. A., Parker, G. R., 1998. Composition and diversity of woody vegetation in silvicultural openings of southern Indiana forests. *For. Ecol. Manage.*, 109 : 57-74.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., 1995. *Linking species and ecosystems*. Chapman and Hall, New York.
- Jules, E. S., 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant : *Trillium* in old-growth forest. *Ecology*, 79 : 1645-1656.
- 柿澤宏昭, 1997. 合衆国における国有林改革 - その現状、要因、展望 -. 日林誌, 79 : 94-102.
- 鎌田磨人・曾宮和夫, 1995. 東部四国山地における景観構造の空間的および時間的比較. 野生生物保護, 1 : 77-90.
- Kamada, M., Nakagoshi, N., 1996. Landscape structure and the disturbance regime at three rural region in Hiroshima Prefecture, Japan. *Landscape Ecol.*, 11 : 15-25.
- Kamada, M., Nakagoshi, N., 1997. Influence of cultural factors on landscapes of mountainous farm villages in western Japan. *Landscape and Urban Planning*, 37 :

- 85-90.
- 紙谷智彦, 1993. 豪雪ブナ林地帯における薪炭林再生過程に関する生態学的研究. 新潟大学農学部紀要, 30 : 1-108.
- Keenan, R., Lamb, D., Woldring, O., Irvine, T., Jensen, R., 1997. Restoration of plant biodiversity beneath tropical tree plantations in Northern Australia. *For. Ecol. Manage.*, 99 : 117-131
- Kellman, M., 1996. Redefining roles : plant community reorganization and species preservation in fragmented systems. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 5 : 111-116.
- Keyser, A. J., Hill, G. E., Soehren, E. C., 1998. Effects of forest fragment size, nest density, and proximity to edge on the risk of predation to ground-nesting passerine birds. *Cons. Biol.*, 12 : 986-994.
- Kimball, A. J., Witham, J. W., Rudnicki, J. L. White, A. S., Hunter, Jr. M. L., 1995. Harvest-created and natural canopy gaps in an oak-pine forest in Maine. *Bull. Torrey Bot. Club*, 122 : 115-123.
- Kirby, K. J., 1988. Changes in the ground flora under plantations on ancient woodland sites. *Forestry*, 61 : 317-338.
- Kirby, K. J., 1990. Changes in the ground flora of a broadleaved wood within a clear fell, group fells and a coppiced block. *Forestry*, 63 : 241-249.
- Knight, R. L. 1998. Ecosystem management and conservation biology. *Landscape and Urban Planning*, 40 : 41-45.
- Koop, H., 1989. Forest dynamics, *Silvi-star* : a comprehensive monitoring system. Springer-Verlag, Berlin.
- Kuusipalo, J., Ådjers, G., Jafarsidik, Y., Otsamo, A., Tuomela, K., Vuokko, R., 1995. Restoration of natural vegetation in degraded *Imperata cylindrica* grassland : understory development in forest plantations. *J. Veg. Sci.*, 6 : 205-210.
- Laurance, W. F., Ferreira, L. V., Rankin-de Merona, J. M., Laurance, S. G., 1998. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology*, 79 : 2032-2040.
- Lawesson, J. E., de Blust, G., Grashof, C., Firbank, L., Honnay, O., Hermy, M., Hobitz, P., Jensen, L. M., 1998. Species diversity and area-relationships in Danish beech forests. *For. Ecol. Manage.*, 106 : 235-245.
- Leak, W. B., Smith, M.-L., 1997. Long-term species and structural changes after cleaning young even-aged northern hardwoods in New Hampshire, USA. *For. Ecol. Manage.*, 95 : 11-20.
- Leathwick, J. R., Burns, B. R., Clarkson, B. D., 1998. Environmental correlates of the tree alpha-diversity in New Zealand primary forests. *Ecography*, 21 : 235-246.
- Li, H., Reynolds, J. F., 1993. A new contagion index to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecol.*, 8 : 155-162.
- Loeb, S. C., Lennartz, M. R., Szaro, R. C., 1998. The role of fish, wildlife and plant research in ecosystem management. *Landscape and Urban Planning*, 40 : 131-139.
- Lorimer, C. G., 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. *Ecology*, 70 : 565-567.
- Lorimer, C. G., Frelich, L. E., 1994. Natural disturbance regimes in old-growth northern hardwoods. *J. For.*, 95 : 33-38.
- Lorimer, C. G., Chapman, J.W., Lambert, W. D., 1994. Tall understory vegetation as a factor in the poor development of oak seedlings beneath nature stands. *J. Ecol.*, 82 : 227-237.
- Lubchenco, J., Olson, A. M., Brubaker, L. B., Carpenter, S. R., Holland, M. M., Hubbell, S. P., Levin, S. A., MacMahon, J. A., Matson, P. A., Melillo, J. M., Mooney, H. A., Peterson, C. H., Pulliam, H. R., Real, L. A., Regal, P. J., Risser, P. G., 1991. The sustainable biosphere initiative : an ecological research agenda. *Ecology*, 72 : 371-412.
- Lugo, A. E., 1992a. More on exotic species. *Cons. Biol.*, 6 : 6.
- Lugo, A. E., 1992b. Comparison of tropical tree plantations with secondary forests of similar age. *Ecol. Monog.*, 62 : 1-41.
- Lugo, A. E., Parrotta, J. A., Brown, S., 1993. Loss of species caused by tropical deforestation and their recovery through management. *Ambio*, 22 : 106-109.
- Luque, S. S., Lathrop, R. G., Bognar, J. A., 1994. Temporal and spatial changes in an area of the New Jersey Pine Barrens landscape. *Landscape Ecol.*, 9 :

- 287-300.
- 前田禎三, 1988. ブナの更新特性と天然更新技術に関する研究. 宇都宮大学農学部学術報告特輯, 46 : 1-79.
- Makita, A., Konno, Y., Fujita, N., Takada, K., Hamabata, E., 1993. Recovery of a *Sasa tsuboiana* population after mass flowering and death. *Ecol. Res.*, 8 : 215-224.
- Malik, A. U., Bell, F. W., Gong, Y., 1997. Regeneration behavior of competing plants after clear cutting : implications for vegetation management. *For. Ecol. Manage.*, 95 : 1-10.
- 丸山幸平・塚原雅美・紙谷智彦, 1989. ブナ林の生態学的研究 (37) - 鳴海と日尊の倉ブナ天然林のギャップ更新について -. 新潟大学演習林報告, 22 : 13-33.
- Matlack, G., 1994. Plant demography, land-use history, and the commercial use of forests. *Cons. Biol.*, 8 : 298-299.
- Meffe, G. K., Carroll, C. R., 1994. Principles of conservation biology. Sinauer, Massachusetts.
- Meier, A. J., Bratton, S. P., Duffy, D. C., 1995. Possible ecological mechanisms for loss of vernal-herb diversity in logged eastern deciduous forests. *Ecol. Appl.*, 5 : 935-946.
- Meier, A. J., Bratton, S. P., Duffy, D. C., 1996. Biodiversity in the herbaceous layer and Salamanders in Appalachian primary forests. In : Davis, J. (Ed.), Eastern Old-Growth Forests. Island Press, Washington D. C., pp. 49-64.
- Messier, C., Parent, S., Bengeron, Y., 1998. Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *J. Veg. Sci.*, 9 : 511-520.
- Metzger, J. O., 1997. Relationships between landscape structure and tree species diversity in tropical forests of South-East Brazil. *Landscape and Urban Planning*, 37 : 29-35.
- Miller, J. N., Brooks, R. P., Croonquist, M. J., 1997. Effects of landscape patterns on biotic communities. *Landscape Ecol.*, 12 : 137-153.
- Miller, J. R., Schulz, T. T., Hobbs, N. T., Wilson, K. R., Schrupp, D. L., Baker, W. L., 1995. Changes in the landscape structure of a southeastern Wyoming riparian zone following shifts in stream dynamics. *Biol. Cons.*, 72 : 371-379.
- Mitra, S. S., Sheldon, F. H., 1993. Use of an exotic tree plantation by Bornean lowland forest birds. *Auk*, 110 : 529-540.
- 宮脇 昭, 1985. 日本植生誌, 中部. 至文堂, 東京.
- Mladenoff, D. J., White, M. A., Pastor, J., Crow, T. R., 1993. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. *Ecol. Appl.*, 3 : 294-306.
- Mladenoff, D. J., White, M. A., Crow, T. R., Pastor, J., 1994. Applying principles of landscape design and management to integrate old-growth forest enhancement and commodity use. *Cons. Biol.*, 8 : 752-762.
- Mladenoff, D. J., Niemi, G. J., White, M. A., 1997. Effects of changing landscape pattern and U.S.G.S. land cover data variability on ecoregion discrimination across a forest-agriculture gradient. *Landscape Ecol.*, 12 : 379-396.
- Moore, M. R., Vankat, J. L., 1986. Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech-maple forest. *Am. Mid. Nat.*, 115 : 336-347.
- Muller, M. R., Middleton, J., 1994. A Markov model of land-use change dynamics in the Niagara Region, Ontario, Canada. *Landscape Ecol.*, 9 : 151-157.
- Nakashizuka, T., 1984a. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* BLUME) forests. IV. Gap formation. *Jpn. J. Ecol.*, 34 : 75-85.
- Nakashizuka, T., 1984b. Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* BLUME) forests. V. Population dynamics of beech in a regeneration process. *Jpn. J. Ecol.*, 34 : 411-419.
- Nakashizuka, T., 1987. Regeneration dynamics of beech forests in Japan. *Vegetatio*, 69 : 169-175.
- Nakashizuka, T., 1988. Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*). *Ecol. Res.*, 3 : 21-35.
- Nakashizuka, T., 1989. Role of uprooting in composition and dynamics of an old-growth forest in Japan. *Ecology*, 70 : 1273-1278.
- 中静 透, 1998. モンスーンアジアの生物多様性. 地球環境学 5 生物多様性とその保全, 井上民二・和田英太郎編, 岩波書店, 東京, pp. 133-159.
- Nakashizuka, T., Numata, M., 1982. Regeneration process of climax beech forests. I. Structure of a beech forest

- with the undergrowth of *Sasa*. Jpn. J. Ecol., 32 : 57-67.
- 中静 透・山本進一, 1987. 自然攪乱と森林群集の安定性. 日生態会誌, 37 : 19-30.
- Noel, J. M., Platt, W. J., Moser, E. B., 1998. Structural characteristics of old-and second-growth stands of long-leaf pine (*Pinus palustris*) in the gulf coastal region of the U.S.A. Cons. Biol., 12 : 533-548.
- North, M., Chen, J., Smith, G., Krakowiak, L., Franklin, J., 1996. Initial response of understory plant diversity and overstory tree diameter growth to a green tree retention harvest. Northwest Sci., 70 : 24-35.
- Noss, R. F., 1983. A regional landscape approach to maintain diversity. BioScience, 33 : 700-706.
- Noss, R. F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity : a hierarchical approach. Cons. Biol., 4 : 355-364.
- Noss, R. F., Csuti, B., 1994. Habitat fragmentation. In : Meffe, G. K. and Carroll, C. R. (Eds.), Principles of conservation biology, Sinauer, Massachusetts, pp. 237-264.
- Numata, M., 1970. Conservation implications of bamboo flowering and death in Japan. Biol. Cons., 2 : 227-229.
- Nyland, R. D., 1996. Silviculture. Concepts and applications. McGraw-Hill, Singapore.
- Oberhauser, U., 1997. Secondary forest regeneration beneath pine (*Pinus kesiya*) plantations in the northern Thai highlands : a chronosequence study. For. Ecol. Manage., 99 : 171-183.
- Ohmann, J. L., Spies, T. A., 1998. Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests. Ecol. Monog., 68 : 151-182.
- Olsson, B. A., Staaf, H., 1995. Influence of harvesting intensity of logging residues on ground vegetation in coniferous forests. J. Appl. Ecol., 32 : 640-654.
- O'Neill, R. V., Krummel, J. R., Gardner, R. H., Sugihara, G., Jackson, B., DeAngelis, D. L., Mline, B. T., Turner, M. G., Zygumt, B., Christensen, S. W., Dale, V. H., Graham, R. L., 1988. Indices of landscape pattern. Landscape Ecol., 1 : 153-162.
- Orians, G. H., 1993. Endangered at what level? Ecol. Appl., 3 : 206-208.
- Parrotta, J. A., 1992. The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems. Agric. Ecosystem Environ., 41 : 115-133.
- Parrotta, J. A., 1995. Influence of overstory composition on understory colonization by native species in plantations on a degraded tropical site. J. Veg. Sci, 6 : 627-636.
- Parrotta, J. A., Knowles, O. H., Wunderle Jr., J. M., 1997. Development of floristic diversity in 10-year-old restoration forests on a bauxite mined site in Amazonia. For. Ecol. Manage., 99 : 21-42.
- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., van der Maarel, E., 1996. The species pool and its relation to species richness : evidence from Estonian plant communities. Oikos, 75 : 111-117.
- Pearson, S. M., 1993. The spatial extent and relative influence at landscape-level factors on wintering bird population. Landscape Ecol., 8 : 3-18.
- Peterken, G. F., Game, M., 1984. Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of Central Lincolnshire. J. Ecol., 72 : 155-182.
- Peters, R., Nakashizuka, T., Ohkubo, T., 1992. Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. For. Ecol. Manage., 55 : 35-50.
- Pickett, S. T. A., White, P. S., 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando.
- Pielou, E. C., 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York.
- Piggott, C. D., 1990. The influence of evergreen coniferous nurse-crops on the field layer in two woodland communities. J. Appl. Ecol., 27 : 448-459.
- Pimentel, D., Stachow, U., Takacs, D. A., Brubaker, H. W., Dumus, A. R., Meaney, J. J., O'Neil, A. S., Onsi, D. E., Corzilius, D. B., 1992. Conserving biological diversity in agricultural/forestry systems. BioScience, 42 : 354-362.
- Powers, J. S., Haggard, J. P., Fisher, R. F., 1997. The effect of overstory composition on understory woody regeneration and species richness in 7-year-old plantations in Costa Rica. For. Ecol. Manage., 99:43-54.
- Preiss, E., Martin, J.-E., Debussche, M., 1997. Rural depopulation and recent landscape changes in a Mediterranean region : consequences to the breeding avifauna. Landscape Ecol., 12 : 51-61.
- Primack, R. B., 1993. Essentials of conservation biology.

- Sinauer, Massachusetts. 564pp.
- Qian, H., Klinka, K., Sivak, B., 1997. Diversity of the understory vascular vegetation in 40 year-old and old-growth forest stands on Vancouver Island, British Columbia. *J. Veg. Sci.*, 8 : 773-780.
- Ramey-Gassert, L. K., Runkle, J. R., 1992. Effect of land use practices on composition of woodlot vegetation in Greene county, Ohio. *Ohio J. Sci.*, 92 : 25-32.
- Reader, R. J., 1987. Loss of species from deciduous forest understorey immediately following selective tree harvesting. *Biol. Cons.*, 42 : 231-244.
- Reader, R. J., Bricker, B. D., 1992a. Value of selectively cut deciduous forest for understory herb conservation : an experimental assessment. *For. Ecol. Manage.*, 51 : 317-327.
- Reader, R. J., Bricker, B. D., 1992b. Response of five deciduous forest herbs to partial canopy removal and patch size. *Am. Mid. Nat.*, 127 : 149-157.
- Reader, R. J., Bricker, B. D., 1994. Barriers to establishment of invading, non-forest plants in deciduous forest nature reserves. *Environ. Cons.*, 21 : 62-66.
- Reed, R. A., Johnson-Barnard, J., Baker, W. L., 1996. Fragmentation of a forested Rocky mountain landscape, 1950-1993. *Biol. Cons.*, 75 : 267-277.
- Rescia, A. J., Schmitz, M. F., Martin de Agar, P., de Pablo, C. L., Atauri, J. A., Pineda, F. D., 1994. Influence of landscape complexity and land management on woody plant diversity in northern Spain. *J. Veg. Sci.*, 5 : 505-516.
- Rescia, A. J., Schmitz, M. F., Martin de Agar, M. P., de Pablo, C. L., Pineda, F. D., 1995. Ascribing plant diversity values to historical changes in landscape : a methodological approach. *Landscape and Urban Planning*, 31 : 181-194.
- Rescia, A. J., Schmitz, M. F., Martin de Agar, P., de Pablo, C. L., Pineda, F. D., 1997. A fragmented landscape in northern Spain analyzed at different spatial scales : implications for management. *J. Veg. Sci.*, 8 : 343-352.
- 林野庁, 1998. 平成9年版林業白書.
- Ripple, W. J., Bradshaw, G. A., Spies, T. A., 1991. Measuring forest landscape patterns in the Cascade range of Oregon, USA. *Biol. Cons.* 57 : 73-88.
- Ritters, K. H., O'Neill, R. V., Hunsaker, C. T., Wickham, J. D., Yankee, D. H., Timmins, S. P., Jones, K. B., Jackson, B. L., 1995. A factor analysis of landscape pattern and structure matrices. *Landscape Ecol.*, 10 : 23-39.
- Roberts, M. R., Gilliam, F. S., 1995. Disturbance effects on herbaceous layer vegetation and soil nutrients in Populus forests of northern lower Michigan. *J. Veg. Sci.*, 6 : 903-912.
- Roche, P., Tatoni, T., Medail, F., 1998. Relative importance of biotic and land use factors in explaining variation in woody vegetation in a French rural landscape. *J. Veg. Sci.*, 9 : 221-228.
- Rose, C. R., Muir, P. S., 1997. Green-tree retention : consequences for timber production in forests of the western Cascades, Oregon. *Ecol. Appl.*, 7 : 209-217.
- Rothman, L. D., Roland, J., 1998. Forest fragmentation and colony performance of forest tent caterpillar. *Ecography*, 21 : 383-391.
- Rudis, V. A., 1995. Regional forest fragmentation effects on bottomland woodland community types and resource values. *Landscape Ecol.*, 10 : 291-307.
- 佐倉詔夫・沼田 眞, 1976. ヒノキ幼齢造林地の群落とその遷移 - 伐採後5年間の経過 -. *日林誌*, 58 : 246-257.
- 佐倉詔夫・沼田 眞, 1980. スギ幼齢造林地の群落とその遷移 (I) 伐採後5年間の下刈り区と放置区の経過. *日林誌*, 62 : 371-380.
- Saunders, D. A., Hobbs, R. J., Margules, C. R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation : a review. *Cons. Biol.*, 5 : 18-32.
- Schoonmaker, P., McKee, A., 1988. Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forests in the western cascade mountains of Oregon. *For. Sci.*, 34 : 960-979.
- Shankar, U., Lama, S.D., Bawa, K. S., 1998. Ecosystem reconstruction through 'taungya' plantations following commercial logging of a dry, mixed deciduous forest in Darjeeling Himalaya. *For. Ecol. Manage.*, 102 : 131-142.
- Silva Jr., M. C., Scarano, F. R., Souza Cardel, F., 1995. Regeneration of an Atlantic forest formation in the understory of a *Eucalyptus grandis* plantation in

- southeastern Brazil. *J. Trop. Ecol.*, 11 : 147-152.
- Simberloff, D., 1998. Flagships, umbrellas, and keystones : Is single-species management passé in the landscape era? *Biol. Cons.*, 83 : 247-257.
- Simmons, E. A., Buckley, G. P., 1992. Ground vegetation underplanted mixtures of trees. In : Cannell, M. G. R., Malcolm, D. C., Robertson, P. A. (Eds.), *The ecology of mixed-stands of trees*. Blackwell, Oxford, pp. 211-231.
- Simpson, J. W., Boerner, R. E. J., DeMers, M. N., Berns, L. A., 1994. Forty-eight years of landscape change on two contiguous Ohio landscapes. *Landscape Ecol.*, 9 : 261-270.
- Skov, F., 1997. Stand and neighborhood parameters as determinants of plant species richness in a managed forest. *J. Veg. Sci.*, 8 : 573-578.
- Soni, P., Vasistha, H. B., 1991. Understory vegetation in Eucalyptus plantations ? a review. *J. Trop. For.*, 7 : 15-26.
- Soulé, M. E., 1994. Normative conflicts and obscurantism in the definition of ecosystem management. In : Covington, W. W., DeBano, L. F. (Eds.), *Sustainable ecological systems : Implementing an ecological approach to land management*. US Department of Agriculture Forest Service, Fort Collins, p.20. *
- Soulé, M. E., Alberts, A. C., Bolger, D. T., 1992. The effects of habitat fragmentation on chaparral plants and vertebrates. *Oikos*, 63 : 39-47.
- Spies, T. A., Ripple, W. J., Bradshaw, G. A., 1994. Dynamics and pattern of a managed coniferous forest landscape in Oregon. *Ecol. Appl.*, 4 : 555-568.
- SPSS, 1997. SPSS for windows, 7.5.1J., SPSS Inc.
- Stapanian, M. A., Cassell, D. L., Cline, S. P., 1997. Regional patterns of local diversity of trees; associations with anthropogenic disturbance. *For. Ecol. Manage.*, 93 : 33-44.
- Suarez, A. V., Bolger, D. T., Case, T. J., 1998. Effects of fragmentation and invasion on native ant communities in coastal southern California. *Ecology*, 79 : 2041-2056.
- Suganuma, T., 1985. Species diversity in the semi-natural grasslands used for grazing in the Ryukyu (Nansei) Islands. In : H. Hara (Ed.), *Origin and evolution of diversity in plant and plant communities*. Academia Scientific, Tokyo, pp. 77-88.
- Sutherland, W. J., 1995. Introduction and principles of ecological management. In : Sutherland, W. J., Hill, D. A. (Eds.), *Managing habitats for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-21.
- 鈴木和次郎, 1986a. ブナ林における天然更新施業の検討 奥只見地域の事例調査から. *林試研報*, 337 : 157-174.
- 鈴木和次郎, 1986b. 上部ブナ帯における天然更新施業とその成績 -奥鬼怒地域の事例調査から-. 97 回日林論 : 309-311.
- Sykes, J. M., Lowe, V. P. W., Briggs, D. R., 1989. Some effects of afforestation on the flora and fauna of an upland Sheepwalk during 12 years after planting. *J. Appl. Ecol.*, 26 : 299-320.
- 武田明正・木村裕之, 1988. 三重県下にみられる主要な森林類型の木本類の種多様度. *日林誌*, 70 : 269-272.
- Taylor, A. H., Qin, Z., 1987. Culm dynamics and dry matter production of bamboos in the Wolong and Tangjiahe giant panda reserves, Sichuan, China. *J. Appl. Ecol.*, 24 : 419-433.
- Taylor, A. H., Qin, Z., 1988a. Regeneration from seed of *Sinarundinaria fangiana*, a bamboo, in the Wolong giant panda reserve, Sichuan, China. *Am. J. Bot.*, 75 : 1065-1073.
- Taylor, A. H., Qin, Z., 1988b. Regeneration patterns in old-growth *Abies-Betula* forests in the Wolong Natural Reserve, Sichuan, China. *J. Ecol.*, 76 : 1204-1218.
- Taylor, A. H., Qin, Z., 1989. Structure and composition of selectively cut and uncut *Abies-Tsuga* forest in Wolong natural reserve and implications for Panda conservation in China. *Biol. Cons.*, 47 : 83-108.
- Taylor, A. H., Qin, Z., Liu, J., 1996. Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China. *Vegetatio*, 124 : 25-38.
- Thompson, J. N., 1980. Treefalls and colonization patterns of temperate forest herbs. *Am. Mid. Nat.*, 104:176-184.
- 頭山昌郎・中越信和, 1994. 植林地と二次林における土壤動物相の比較. *日生態会誌*, 44 : 21-31.
- Tracy, C. R., Brussard, P. F., 1994. Preserving biodiversity : species in landscapes. *Ecol. Appl.*, 4 : 205-207.
- Turner, I. M., 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest : a review of the evidence. *J. Appl. Ecol.*, 33 : 200-209.
- Turner, I. M., Corlett, R. T., 1996. The conservation value

- of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol. Evol.*, 11 : 330-333.
- Turner, M. G., 1989. Landscape ecology : the effect of pattern on process. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 20 : 171-197.
- Turner, M. G., Ruscher, C. L., 1988. Changes in landscape patterns in Georgia, USA. *Landscape Ecol.*, 1 : 241-251.
- Turner, M. G., Gardner, R. H., 1991. Quantitative methods in landscape ecology. Springer-Verlag, New York.
- Turner, M. G., Wear, D. N., Flamm, R. O., 1996. Land ownership and land-cover change in the southern Appalachian highlands and the Olympic peninsula. *Ecol. Appl.*, 6 : 1150-1172.
- Van der Warf, S., 1991. The influence of coppicing on vegetation. *Vegetatio*, 92 : 97-110.
- Villalba, R., Veblen, T. T., 1997. Regional patterns of tree population age structures in northern Patagonia : climatic and disturbance influences. *J. Ecol.*, 85 : 113-124.
- Walters, B. B., Stiles, E. W., 1996. Effect of canopy gaps and flower patch size on pollinator visitation of *Impatiens capensis*. *Bull. Torrey Bot. Club*, 123 : 184-188.
- Wang, Z., Nyland, R. D., 1993. Tree species richness increased by clearcutting of northern hardwoods in central New York. *For. Ecol. Manage.*, 57 : 71-84.
- Watanabe, S., Sasaki, S., 1994. The silvicultural management system in temperate and boreal forests : a case history of the Hokkaido Tokyo University forest. *Can. J. For. Res.*, 24 : 1176-1185.
- Wear, D. N., Flamm, R. O., 1993. Public and private disturbance regimes in the Southern Appalachians. *Natural Resource Modeling*, 7 : 379-397.
- Wear, D. N., Turner, M. G., Flamm, R. O., 1996. Ecosystem management with multiple owners : landscape dynamics in a southern Appalachian watershed. *Ecol. Appl.*, 6 : 1173-1188.
- Whigham, D. F., O'Neill, J., Cipollini, M., 1993. The role of tree gaps in maintaining the population structure of a woodland herb : *Cynoglossum virginianum* L. *Plant Sp. Biol.*, 8 : 107-115.
- White, M. A., Mladenoff, D. J., 1994. Old-growth forest landscape transitions from pre-European settlement to present. *Landscape Ecol.*, 9 : 191-205.
- Whittaker, R. H., 1952. A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monog.*, 22 : 1-44.
- Wiens, J. A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.*, 3 : 385-397.
- Wiens, J. A., Stenseth, N. C., Van Horne, B., Ims, R. A., 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66 : 369-380.
- Wilcove, D., 1994. Preserving biodiversity : species in landscapes. *Responses. Ecol. Appl.*, 4 : 207-208.
- Wulf, M., 1997. Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. *J. Veg. Sci.*, 8 : 635-642.
- WRI (World Resources Institute), IUCN (The World Conservation Union), UNEP (United Nations Environment Programme), 1992. Global biodiversity strategy.
- Yamamoto, S., 1989. Gap dynamics in climax *Fagus crenata* forests. *Bot. Mag. Tokyo*, 102 : 93-114.
- Yamamoto, S., Nishimura, N., Matsui, K., 1995. Natural disturbance and tree species coexistence in an old-growth beech - dwarf bamboo forest, southwestern Japan. *J. Veg. Sci.*, 6 : 875-886.
- Yoshida, T., Kamitani, T., 1997. The stand dynamics of a mixed coppice forest of shade-tolerant and intermediate species. *For. Ecol. Manage.*, 95 : 35-43.
- Yu, Z. Y., Wang, Z. H., He, S. Y., 1994. Rehabilitation of eroded tropical coastal lands in Guangong, China. *J. Trop. For. Sci.*, 7 : 28-38.

*を付したものは直接参照していない

付表1. 出現種と、ハビタット選好性の分類
(草本層)

Appendix 1. Species list and the results of classification
(Forest floor plants).

Species name	Scientific name	Type
アオダモ	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	GEN
アオツツラフジ	<i>Cocculus trilobus</i>	INF
アオハダ	<i>Ilex macropoda</i>	GEN
アオミズ	<i>Pilea mongolica</i>	GEN
アカシデ	<i>Carpinus laxiflora</i>	GEN
アカソ	<i>Boehmeria tricuspis</i>	INF

アカネ	<i>Rubia argyi</i>	GEN	ウド	<i>Aralia cordata</i>	GEN
アカバナ	<i>Epilobium pyrricholophum</i>	INF	ウマノアシガタ	<i>Ranunculus japonicus</i>	INF
アカマツ	<i>Pinus densiflora</i>	INF	ウマノミツバ	<i>Sanicula chinensis</i>	PLA
アキノウナギツカミ	<i>Persicaria sieboldii</i>	GEN	ウメガサソウ	<i>Chimaphila japonica</i>	INF
アキノエノコログサ	<i>Setaria faberi</i>	GEN	ウリノキ	<i>Alangium platanifolium</i> var. <i>trilobum</i>	GEN
アキノキリンソウ	<i>Solidago virgaurea</i>	GEN	ウリハダカエデ	<i>Acer rufinerve</i>	GEN
アキノノゲシ	<i>Lactuca indica</i>	GEN	ウワバミソウ	<i>Elatostema umbellatum</i> var. <i>majus</i>	INF
アクシバ	<i>Vaccinium japonicum</i>	MSS	ウワミズザクラ	<i>Prunus grayana</i>	SFS
アケボノシュスラン	<i>Goodyera foliosa</i> var. <i>maximowicziana</i>	BFG	エゴノキ	<i>Styrax japonica</i>	GEN
アサダ	<i>Ostrya japonica</i>	INF	エゾアジサイ	<i>Hydrangea serrata</i> var. <i>megacarpa</i>	GEN
アズキナシ	<i>Sorbus alnifolia</i>	SFS	エゾエノキ	<i>Celtis jessoensis</i>	INF
アブラガヤ	<i>Scirpus wuchurae</i>	GEN	エゾタンポポ	<i>Taraxacum hondoense</i>	GEN
アブラチャン	<i>Lindera praecox</i>	SFS	エゾニワトコ	<i>Sambucus racemosa</i> ssp. <i>kamtschatica</i>	GEN
アマチャヅル	<i>Gynostemma pentaphylla</i>	INF	エゾユズリハ	<i>Daphniphyllum macropodum</i> var. <i>humile</i>	GEN
アマドコロ	<i>Polygonatum odotatum</i> var. <i>pluriflorum</i>	GEN	エチゴキジムシロ	<i>Potentilla togasii</i>	SFS
アメリカセンダングサ	<i>Bidens frondosa</i>	GEN	エチゴルリソウ	<i>Omphalodes laevisperma</i>	INF
アリノトウグサ	<i>Haloragis micrantha</i>	INF	エノキ	<i>Celtis sinensis</i> var. <i>japonica</i>	INF
アレチマツヨイグサ	<i>Oenothera biennis</i>	GEN	エノキグサ	<i>Acalypha australis</i>	GEN
イ	<i>Juncus effusus</i> var. <i>decipiens</i>	GEN	エノコログサ	<i>Setaria viridis</i>	INF
イカリソウ	<i>Epimedium grandiflorum</i> var. <i>thunbergianum</i>	SFS	エビガライチゴ	<i>Rubus phoenicolasius</i>	INF
イケマ	<i>Cynanchum caudatum</i>	INF	エビヅル	<i>Vitis thunbergii</i>	GEN
イソノキ	<i>Rhamnus crenata</i>	SFS	エビネ	<i>Calanthe discolor</i>	GEN
イタドリ	<i>Reynoutria japonica</i>	GEN	エンレイソウ	<i>Trillium smallii</i>	GEN
イタヤカエデ	<i>Acer mono</i>	SFS	オウレン	<i>Coptis japonica</i>	INF
イチヤクソウ	<i>Pyrola japonica</i>	GEN	オオアマドコロ	<i>Polygonatum odotatum</i> var. <i>maximowiczii</i>	INF
イチヨウラン	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	INF	オオアレチノギク	<i>Conyza sumatrensis</i>	INF
イヌエンジュ	<i>Maackia amurensis</i>	INF	オオアワガエリ	<i>Phleum pratense</i>	INF
イヌガンソク	<i>Matteuccia orientalis</i>	GEN	オオイタドリ	<i>Reynoutria sachalinensis</i>	GEN
イヌコウジュ	<i>Mosla punctulata</i>	GEN	オオイトスゲ	<i>Carex sachalinensis</i> var. <i>alterniflora</i>	INF
イヌコリヤナギ	<i>Salix integra</i>	GEN	オオウシノケグサ	<i>Festuca rubra</i>	GEN
イヌタデ	<i>Persicaria longiseta</i>	GEN	オオクサキビ	<i>Panicum dichotomiflorum</i>	INF
イヌトウバナ	<i>Clinopodium micranthum</i>	GEN	オオタチツボスミレ	<i>Viola kusanoana</i>	GEN
イヌビエ	<i>Echinochola crus-galli</i> var. <i>caudata</i>	GEN	オオナルコユリ	<i>Polygonatum macranthum</i>	INF
イヌホオズキ	<i>Solanum nigrum</i>	INF	オオニガナ	<i>Prenanthes tanakae</i>	INF
イヌワラビ	<i>Athyrium niponicum</i>	GEN	オオバギボウシ	<i>Hosta sieboldiana</i>	GEN
イノコヅチ	<i>Achyranthes bidentata</i> var. <i>japonica</i>	PLA	オオバクロモジ	<i>Lindera umbellata</i>	BFG
イボタノキ	<i>Ligustrum obtusifolium</i>	INF	オオバコ	<i>Plantago asiatica</i>	GEN
イワウチワ	<i>Shortia uniflora</i> var. <i>kantoensis</i>	PLA	オオハシカグサ	<i>Hedyotis lindleyana</i> var. <i>glabra</i>	PLA
イワガネゼンマイ	<i>Coniogramme intermedia</i>	INF	オオバスノキ	<i>Vaccinium smallii</i>	GEN
イワガネソウ	<i>Coniogramme japonica</i>	INF	オオバタネツケバナ	<i>Cardamine regeliana</i>	INF
イワガラミ	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	PLA	オオバボダイジュ	<i>Tilia maximowicziana</i>	GEN
ウシクグ	<i>Cyperus orthostachyus</i>	INF	オオブタクサ	<i>Ambrosia trifida</i>	INF
ウシノシツペイ	<i>Hemarthria sibirica</i>	INF	オオヤマザクラ	<i>Prunus sargentii</i>	INF
ウスゲタマブキ	<i>Cacalia farfaraefolia</i>	PLA	オオヨモギ	<i>Artemisia montana</i>	GEN
ウスバサイシン	<i>Asiasarum sieboldii</i>	BFG			
ウチワドコロ	<i>Dioscorea nipponica</i>	PLA			
ウツギ	<i>Deutzia crenata</i>	INF			

オカトラノオ	<i>Lysimachia clethroides</i>	GEN	ギンリョウソウ	<i>Monotropastrum humile</i>	BFG
オクチョウジザクラ	<i>Prunus apetala</i> ssp. <i>pilosa</i>	SFS	クサイ	<i>Juncus tenuis</i>	GEN
オクノカンスゲ	<i>Carex foliosissima</i>	BFG	クサギ	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	PLA
オクノフウリンウメモドキ			クサスゲ	<i>Carex rugata</i>	GEN
	<i>Ilex geniculata</i> var. <i>glabra</i>	PLA	クサボタン	<i>Clematis stans</i>	INF
オクモミジハグマ	<i>Ainsliaea acerifolia</i> var. <i>subapoda</i>	INF	クジャクシダ	<i>Adiantum pedatum</i>	PLA
オシダ	<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	PSS	クズ	<i>Pueraria lobata</i>	GEN
オトギリソウ	<i>Hypericum erectum</i>	GEN	クマイザサ	<i>Sasa paniculata</i>	MSS
オトコエシ	<i>Patrinia villosa</i>	GEN	クマイチゴ	<i>Rubus cretaegifolius</i>	GEN
オニアザミ	<i>Cirsium borealinipponense</i>	INF	クマシデ	<i>Carpinus japonica</i>	PLA
オニウシノケグサ	<i>Festuca arundinacea</i>	INF	クマノミズキ	<i>Swida macrophylla</i>	INF
オニグルミ	<i>Juglans mandshurica</i> var. <i>sachalinensis</i>	GEN	クモキリソウ	<i>Liparis kumokiri</i>	INF
			クラマゴケ	<i>Selaginella remotifolia</i>	PLA
オノエヤナギ	<i>Salix sachalinensis</i>	INF	クリ	<i>Castanea crenata</i>	GEN
オランダミミナグサ	<i>Cerastium glomeratum</i>	INF	クルマバハグマ	<i>Pertya rigidula</i>	SFS
カキドオシ	<i>Glechoma hederacea</i> ssp. <i>grandis</i>	GEN	クロヅル	<i>Tripterygium regelii</i>	BFG
カサスゲ	<i>Carex dispalata</i>	GEN	クロバナヒキオコシ	<i>Rabdosia trichocarpa</i>	INF
カシワバハグマ	<i>Pertya rubusta</i>	SFS	クワクサ	<i>Fatoua villosa</i>	INF
カスミザクラ	<i>Prunus varecunda</i>	GEN	ケキツネノボタン	<i>Ranunculus cantoniensis</i>	GEN
カゼクサ	<i>Eragrostis ferruginea</i>	GEN	ケナシヤブデマリ	<i>Viburnum plicatum</i> f. <i>glabrum</i>	PLA
カタバミ	<i>Oxalis corniculata</i>	GEN	ケヤキ	<i>Zelkova serrata</i>	SFS
ガマ	<i>Typha latifolia</i>	GEN	ゲンノショウコ	<i>Garanium nepalense</i> ssp. <i>thunbergii</i>	GEN
ガマズミ	<i>Viburnum dilatatum</i>	PLA			
カマツカ	<i>Pourthiaea villosa</i> var. <i>laevis</i>	GEN	コアカソ	<i>Boehmeria spicata</i>	GEN
カメバヒキオコシ	<i>Rabdosia umbrosa</i> var. <i>leucantha</i>	BFG	コウゾ	<i>Broussonetia kazinoki</i> x <i>B. papyrifera</i>	INF
カモガヤ	<i>Dactylis glomerata</i>	GEN			
カラスウリ	<i>Trichosanthes cucumeroides</i>	INF	コウヤワラビ	<i>Onoclea sensibilis</i> var. <i>interrupta</i>	INF
カラスビシャク	<i>Pinellia ternata</i>	INF	コオニタビラコ	<i>Lapsana apogonoides</i>	GEN
カラハナソウ	<i>Humulus lupulus</i> var. <i>cordifolius</i>	GEN	コカモメヅル	<i>Tylophora floribunda</i>	GEN
			コケオトギリ	<i>Hypericum laxum</i>	GEN
カラムシ	<i>Boehmeria nivea</i> ssp. <i>nipponivea</i>	GEN	コゴメウツギ	<i>Stephanandra incisa</i>	INF
			コシアブラ	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	MSS
カワヤナギ	<i>Salix gilgiana</i>	INF	コシノカンアオイ	<i>Heterotropa megacalyx</i>	PLA
カワラスゲ	<i>Carex incisa</i>	GEN	コスミレ	<i>Viola japonica</i>	INF
ガンクビソウ	<i>Carpesium divaricatum</i>	INF	コスモス	<i>Cosmos bipinnatus</i>	INF
カントウマユミ	<i>Enonymus sieboldianus</i> var. <i>sanguineus</i>	INF	ゴトウヅル	<i>Hydrangea petiolaris</i>	INF
			コナスビ	<i>Lysimachia japonica</i>	GEN
カンボク	<i>Viburnum opulus</i> var. <i>calvescens</i>	INF	コナラ	<i>Quercus serrata</i>	SFS
			コニシキソウ	<i>Euphorbia supina</i>	INF
キク科1	Aster 1	INF	コヌカグサ	<i>Agrostis alba</i>	GEN
キク科2	Aster 2	INF	コハウチワカエデ	<i>Acer sieboldianum</i>	GEN
ギシギシ	<i>Rumex japonicus</i>	GEN	コブシ	<i>Magnolia praecocissima</i>	PLA
キツタ	<i>Hedera rhombea</i>	GEN	コブナグサ	<i>Arthraxon hispidus</i>	GEN
キツリフネ	<i>Impatiens noli-tangere</i>	PLA	ゴマナ	<i>Aster glehni</i> var. <i>hondoensis</i>	GEN
キハダ	<i>Phellodendron amurense</i>	GEN	コマユミ	<i>Euonymus alatus</i> f. <i>stiatius</i>	SFS
キバナアキギリ	<i>Salvia nipponica</i>	PLA	コミネカエデ	<i>Acer micranthum</i>	MSS
キブシ	<i>Stachyurus praecox</i>	GEN	コミヤマカタバミ	<i>Oxalis acetosella</i>	INF
キュウリグサ	<i>Trigonotis peduncularis</i>	INF	コモチマンネングサ	<i>Sedum bulbiferum</i>	INF
ギョウギシバ	<i>Cynodon dactylon</i>	GEN	サカゲイノデ	<i>Polystichum retroso-paleaceum</i>	PLA
キリ	<i>Paulownia tomentosa</i>	INF	サクラ属1	<i>Prunus</i> 1	INF
キンエノコロ	<i>Setaria glauca</i>	GEN	サクラ属2	<i>Prunus</i> 2	INF
キンミズヒキ	<i>Agrimonia japonica</i>	GEN	ササバギンラン	<i>Cephalanthera longibracteata</i>	INF

サジガクビソウ	<i>Carpesium glossophyllum</i>	PLA	タケシマラン	<i>Streptopus streptopoides</i> var. <i>japonicus</i>	
サトメシダ	<i>Athyrium deltoideifrons</i>	BFG			MSS
サルトリイバラ	<i>Smilax china</i>	PLA	タケニグサ	<i>Macleaya cordata</i>	GEN
サルナン	<i>Actinidia arguta</i>	GEN	タチシオデ	<i>Smilax nipponica</i>	PLA
サワアザミ	<i>Cirsium yezoense</i>	INF	タチツボスミレ	<i>Viola grypoceras</i>	GEN
サワグルミ	<i>Pterocarya rhoifolia</i>	BFG	タニウツギ	<i>Weigela hortensis</i>	GEN
サワシバ	<i>Carpinus cordata</i>	SFS	タニギキョウ	<i>Peracarpa carnosae</i> var. <i>circaeoides</i>	
サワダツ	<i>Euonymus malananthus</i>	GEN			INF
サワハコベ	<i>Stellaria diversiflora</i>	GEN	タニソバ	<i>Persicaria nepalensis</i>	GEN
サワヒヨドリ	<i>Eupatorium lindleyanum</i>	INF	タニタデ	<i>Circaea erubescens</i>	GEN
サワフタギ	<i>Symplocos chinensis</i>	GEN	タネツケバナ	<i>Cardamine flexuosa</i>	INF
サンカクヅル	<i>Vitis flexuosa</i>	GEN	タマガワホトトギス	<i>Tricyrtis latifolia</i>	GEN
サンカヨウ	<i>Diphylleia grayi</i>	INF	タマブキ	<i>Cacalia farfaraefolia</i> var. <i>bulbifera</i>	
サンショウ	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	GEN			INF
シオデ	<i>Smilax riparia</i> var. <i>ussuriensis</i>	PLA	タムシバ	<i>Magnolia salicifolia</i>	MSS
シシガシラ	<i>Blechnum niponicum</i>	GEN	タラノキ	<i>Aralia elata</i>	GEN
ジシバリ	<i>Ixeris stolonifera</i>	GEN	チガヤ	<i>Imperata cylindrica</i>	GEN
シノブカグマ	<i>Arachniodes mutica</i>	MSS	チカラシバ	<i>Pennisetum alopecuroides</i>	INF
シバ	<i>Zoysia japonica</i>	GEN	チゴユリ	<i>Disporum smilacinum</i>	PLA
シャガ	<i>Iris japonica</i>	INF	チシマザサ	<i>Sasa kurilensis</i>	MSS
シャク	<i>Anthriscus aemula</i>	INF	チヂミザサ	<i>Oplismenus undulatifolius</i>	GEN
ジュウモンジシダ	<i>Polystichum tripterum</i>	GEN	チドメグサ	<i>Hydrocotyle sibthorpioides</i>	GEN
シュンラン	<i>Cymbidium goeringii</i>	SFS	チマキザサ	<i>Sasa palmata</i>	PSS
ショウジョウバカマ	<i>Heloniopsis orientalis</i>	GEN	チャボガヤ	<i>Torreya nucifera</i> var. <i>radicans</i>	SFS
シラゲガヤ	<i>Holcus lanatus</i>	INF	ツクバネ	<i>Buckleya lanceolata</i>	INF
シラネセンキュウ	<i>Angelica polymorpha</i>	INF	ツクバネウツギ	<i>Abelia spathulata</i>	GEN
シラネワラビ	<i>Dryopteris expansa</i>	BFG	ツクバネソウ	<i>Paris tetraphylla</i>	BFG
シラヤマギク	<i>Aster scaber</i>	PLA	ツタ	<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	PLA
シロツメクサ	<i>Trifolium repens</i>	GEN	ツタウルシ	<i>Rhus ambigua</i>	PSS
シロバナカモメヅル	<i>Cynachum sub lanceolatum</i> var. <i>marcranthum</i>	INF	ツノハシバミ	<i>Corylus sieboldiana</i>	GEN
シロヨメナ	<i>Aster ageratoides</i> ssp. <i>leiophyllus</i>	GEN	ツユクサ	<i>Commelina communis</i>	GEN
スギ	<i>Cryptomeria japonica</i>	GEN	ツリバナ	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	GEN
スギナ	<i>Equisetum arvense</i>	GEN	ツリフネソウ	<i>Impatiens textori</i>	PLA
スゲ属	<i>Carex 1</i>	INF	ツルアジサイ	<i>Hydrangea petiolaris</i>	GEN
ススキ	<i>Miscanthus sinensis</i>	GEN	ツルアリドオシ	<i>Mitchella undulata</i>	SFS
スズメノヒエ	<i>Paspalum thunbergii</i>	GEN	ツルウメモドキ	<i>Celastrus orbiculatus</i>	GEN
スハマソウ	<i>Hepatica nobilis</i> var. <i>japonica</i> f. <i>variegata</i>	SFS	ツルシキミ	<i>Skimmia japonica</i> var. <i>intermedia</i>	
スマレ	<i>Viola mandshurica</i>	GEN	ツルニンジン	<i>Codonopsis lanceolata</i>	PLA
スマレサイシン	<i>Viola vaginata</i>	PLA	ツルマサキ	<i>Euonymus fortunei</i>	SFS
セイタカアワダチソウ	<i>Solidago altissima</i>	INF	ツルマメ	<i>Glycine max</i> ssp. <i>soja</i>	GEN
セイヨウタンポポ	<i>Taraxacum officinale</i>	INF	ツルリンドウ	<i>Tripterospermum japonicum</i>	GEN
セリ	<i>Oenanthe javanica</i>	INF	テキリスゲ	<i>Carex hiotensis</i>	GEN
センダングサ	<i>Bidens biternata</i>	INF	テツカエデ	<i>Acer nipponicum</i>	PSS
センボンヤリ	<i>Leibnitzia anadria</i>	INF	テンツキ	<i>Fimbristylis dichotoma</i>	INF
ゼンマイ	<i>Osmunda japonica</i>	PLA	トウバナ	<i>Clinopodium gracile</i>	INF
タイリンヤマハッカ	<i>Rabdosia umbrosa</i> var. <i>excisiflexa</i>	INF	トキワイカリソウ	<i>Epimedium sempervirens</i>	GEN
タガネソウ	<i>Carex siderosticta</i>	GEN	ドクダミ	<i>Houttuynia cordata</i>	GEN
タカノツメ	<i>Evodiopanax innovans</i>	SFS	トダシバ	<i>Arundinella hirta</i>	INF
			トチノキ	<i>Aesculus turbinata</i>	BFG
			トチバニンジン	<i>Panax japonicus</i>	GEN

トリアシショウマ	<i>Astilbe thunbergii</i> var. <i>congesta</i>	GEN	ハンゴンソウ	<i>Senecio cannabifolius</i>	INF
トンボソウ	<i>Tulotis ussuriensis</i>	INF	ハンショウヅル	<i>Clamatis japonica</i>	PLA
ナガハグサ	<i>Poa pratensis</i>	GEN	ヒカゲスゲ	<i>Carex lanceolata</i>	PLA
ナギナタコウジュ	<i>Elsholtzia ciliata</i>	INF	ヒカゲノカズラ	<i>Lycopodium clavatum</i>	INF
ナツエビネ	<i>Calanthe reflexa</i>	GEN	ヒゴクサ	<i>Carex japonica</i>	GEN
ナツノハナワラビ	<i>Botrychium virginianum</i>	PLA	ヒトツバカエデ	<i>Acer distylum</i>	SFS
ナツハゼ	<i>Vaccinium oldhamii</i>	GEN	ヒトリシズカ	<i>Chloranthus japonicus</i>	INF
ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i>	GEN	ヒナタイノコズチ	<i>Achyranthes bidentata</i> var. <i>tomentosa</i>	INF
ナライシダ	<i>Arachniodes borealis</i>	BFG			
ナルコユリ	<i>Polygonatum falcatum</i>	GEN	ヒメアオキ	<i>Aucuba japonica</i> var. <i>borealis</i>	GEN
ナワシロイチゴ	<i>Rubus parvifolius</i>	GEN	ヒメアシボソ	<i>Eulalia viminea</i>	GEN
ニガキ	<i>Picrasma quassioides</i>	GEN	ヒメクグ	<i>Cyperus brevifolius</i> var. <i>leiolepis</i>	GEN
ニガクサ	<i>Teucrium japonicum</i>	GEN	ヒメシダ	<i>Thelypteris palustris</i>	GEN
ニシキゴロモ	<i>Ajuga yezoensis</i>	INF	ヒメシャガ	<i>Iris gracilipes</i>	INF
ニワトコ	<i>Sambucus racemosa</i> ssp. <i>sieboldiana</i>	INF	ヒメジョオン	<i>Stenactis annuus</i>	GEN
			ヒメシロネ	<i>Lycopus maackianus</i>	INF
ヌカキビ	<i>Panicum bisulcatum</i>	GEN	ヒメスイバ	<i>Rumex acetosella</i>	INF
ヌカボ	<i>Agrostis clavata</i> var. <i>nuhabo</i>	INF	ヒメドコロ	<i>Dioscorea tenuipes</i>	INF
ヌスビトハギ	<i>Desmodium podocarpum</i> ssp. <i>oxyphyllum</i>	GEN	ヒメハギ	<i>Polygala japonica</i>	INF
			ヒメヘビイチゴ	<i>Potentilla centigrana</i>	INF
ヌルデ	<i>Rhus javanica</i> var. <i>roxburghii</i>	GEN	ヒメミカンソウ	<i>Phyllanthus matsumurae</i>	GEN
			ヒメムカシヨモギ	<i>Erigeron canadensis</i>	GEN
ネジバナ	<i>Spiranthes sinensis</i> var. <i>amoena</i>	INF	ヒメモチ	<i>Ilex leucocada</i>	MSS
ネズミガヤ	<i>Muhlenbergia japonica</i>	INF	ヒメヨモギ	<i>Artemisia feddei</i>	INF
ネムノキ	<i>Albizia julibrissin</i>	INF	ヒヨドリバナ	<i>Eupatorium chinense</i>	INF
ノアザミ	<i>Cirsium japonicum</i>	INF	ヒルガオ	<i>Calystegia japonica</i>	INF
ノウルシ	<i>Euphorbia adenochlora</i>	INF	ヒロハウシノケグサ	<i>Festuca elatior</i>	GEN
ノコンギク	<i>Aster ageratoides</i> ssp. <i>ovatus</i>	GEN	ヒロハツリバナ	<i>Euonymus macropterus</i>	INF
ノブキ	<i>Adenocaulon himalaicum</i>	PLA	ヒロハユキザサ	<i>Smilacina yezoensis</i>	MSS
ノブドウ	<i>Ampelopsis brevipedunculata</i> var. <i>heterophylla</i>	GEN	フウリンウメモドキ	<i>Ilex geniculata</i>	INF
			フキ	<i>Petasites japonicus</i>	GEN
ノミノフスマ	<i>Stellaria alsine</i> var. <i>undulata</i>	INF	フジ	<i>Wisteria floribunda</i>	GEN
ノヤマトンボ	<i>Platanthera minor</i>	GEN	フジカンゾウ	<i>Desmodium oldhamii</i>	INF
ノリウツギ	<i>Hydrangea paniculata</i>	GEN	フシグロセンノウ	<i>Lychnis miqueliana</i>	INF
ハイイヌガヤ	<i>Cephalotaxus harringtonia</i>	GEN	ブタクサ	<i>Ambrosia artemisiaefolia</i> var. <i>elatior</i>	GEN
ハイイヌツゲ	<i>Ilex crenata</i> var. <i>paludosa</i>	MSS			
ハウチワカエデ	<i>Acer japonicum</i>	MSS	フタリシズカ	<i>Chloranthus serratus</i>	PLA
ハエドクソウ	<i>Phryma leptostachya</i> var. <i>asiatica</i>	PLA	ブナ	<i>Fagus crenata</i>	MSS
			フモトシダ	<i>Microlepia marginata</i>	INF
ハクウンボク	<i>Styrax obassia</i>	SFS	フユノハナワラビ	<i>Botrychium ternatum</i>	INF
ハクモウイノデ	<i>Deparia pycnosora</i> var. <i>albosquamata</i>	GEN	ベニバナイチヤクソウ	<i>Pyrola incarnata</i>	SFS
			ヘビイチゴ	<i>Duchesnea chrysantha</i>	INF
ハスノハカズラ	<i>Stephania japonica</i>	INF	ヘビノネゴザ	<i>Athyrium yokoscense</i>	PLA
バッコヤナギ	<i>Salix bakko</i>	INF	ヘラバヒメジョオン	<i>Stenactis strigosus</i>	GEN
ハナイカダ	<i>Helwingia japonica</i>	GEN	ホウチャクソウ	<i>Disporum sessile</i>	PLA
ハチタデ	<i>Persicaria posumbu</i> var. <i>laxiflora</i>	PLA	ホオノキ	<i>Magnolia obovata</i>	GEN
ハナニガナ	<i>Ixeris dentata</i> var. <i>albiflora</i>	GEN	ホソバカンスゲ	<i>Carex morrowii</i> var. <i>temnolepis</i>	GEN
ハナビゼキショウ	<i>Juncus alatus</i>	INF	ホソバシケシダ	<i>Deparia conilii</i>	INF
ハナヒリノキ	<i>Leucothoe grayana</i>	MSS	ホソバトウゲシバ	<i>Lycopodium serratum</i> var. <i>serratum</i>	MSS
ハハコグサ	<i>Gnaphalium affine</i>	INF			
ハリガネワラビ	<i>Thelypteris japonica</i>	BFG	ボタンヅル	<i>Clematis apiiifolia</i>	GEN
ハリギリ	<i>Kalopanax pictus</i>	GEN	ホツツジ	<i>Elliottia paniculata</i>	SFS

ホドイモ	<i>Apios fortunei</i>	INF	メナモミ	<i>Siegesbeckia orientalis</i> ssp. <i>pubescens</i>	GEN
ホナガクマヤナギ	<i>Berchemia longeracemosa</i>	GEN			GEN
マイヅルソウ	<i>Maianthemum dilatatum</i>	INF	メヒシバ	<i>Digitaria ciliaris</i>	GEN
マキノスミレ	<i>Viola violacea</i> var. <i>makinoi</i>	GEN	モミジイチゴ	<i>Rubus palmatus</i> var. <i>coptophyllus</i>	PLA
マタタビ	<i>Actinidia polygama</i>	GEN			PLA
マツブサ	<i>Schisandra nigra</i>	PLA	モミジガサ	<i>Cacalia delphiniiifolia</i>	INF
ママコナ	<i>Melampyrum roseum</i> var. <i>japonicum</i>	INF	ヤイトバナ	<i>Paederia scandens</i>	GEN
		INF	ヤエムグラ	<i>Galium spurium</i> var. <i>echinospermon</i>	GEN
マムシグサ	<i>Arisaema serratum</i>	GEN			GEN
マユミ	<i>Euonymus sieboldianus</i>	INF	ヤクシソウ	<i>Youngia denticulata</i>	INF
マルバアオダモ	<i>Fraxinus sieboldiana</i>	INF	ヤグルマソウ	<i>Rodgersia podophylla</i>	GEN
マルバゴマギ	<i>Viburnum sieboldii</i> var. <i>obovatifolium</i>	GEN	ヤチダモ	<i>Fraxinus mandshurica</i> var. <i>japonica</i>	PLA
		GEN			PLA
マルバフユイチゴ	<i>Rubus pectinellus</i>	INF	ヤハズソウ	<i>Lespedeza striata</i>	GEN
マルバマンサク	<i>Hamamelis japonica</i> var. <i>obtusata</i>	GEN	ヤブカラシ	<i>Cayratia japonica</i>	PLA
		GEN	ヤブコウジ	<i>Ardisia japonica</i>	GEN
ミズ	<i>Pilea hamaoi</i>	GEN	ヤブソテツ	<i>Cyrtomium fortunei</i>	INF
ミズキ	<i>Swida controversa</i>	BFG	ヤブニンジン	<i>Osmorhiza aristata</i>	PLA
ミズナラ	<i>Quercus crispula</i>	SFS	ヤブハギ	<i>Desmodium podocarpum</i> ssp. <i>oxyphyllum</i> var. <i>mandshuricum</i>	INF
ミズヒキ	<i>Antenoron filiforme</i>	PLA			INF
ミズメ	<i>Betula grossa</i>	GEN	ヤブマメ	<i>Amphicarpaea bracteata</i> ssp. <i>edgeworthii</i> var. <i>japonica</i>	GEN
ミゾシダ	<i>Stegnogramma pozoi</i>	PLA			GEN
ミゾソバ	<i>Persicaria thunbergii</i>	GEN	ヤマイ	<i>Fimbristylis subbispicata</i>	INF
ミゾホオズキ	<i>Mimulus nepalensis</i> var. <i>japonicus</i>	INF	ヤマイヌワラビ	<i>Athyrium vidalii</i>	PSS
ミツバ	<i>Cryptotaenia japonica</i>	GEN	ヤマウコギ	<i>Acanthopanax spinosus</i>	GEN
ミツバアケビ	<i>Akebia trifoliata</i>	GEN	ヤマウルシ	<i>Rhus trichocarpa</i>	SFS
ミツバオウレン	<i>Coptis trifolia</i>	PLA	ヤマグワ	<i>Morus australis</i>	GEN
ミツバツチグリ	<i>Potentilla freyniana</i>	GEN	ヤマザクラ	<i>Prunus jamasakura</i>	INF
ミネカエデ	<i>Acer tschonokii</i>	MSS	ヤマソテツ	<i>Plagiogyria matsumureana</i>	BFG
ミノボロスゲ	<i>Carex albata</i>	INF	ヤマツツジ	<i>Rhododendron obtusum</i> var. <i>kaempferi</i>	SFS
ミミナグサ	<i>Cerastium holosteoides</i> var. <i>angustifolium</i>	INF			SFS
		INF	ヤマトウバナ	<i>Clinopodium multicaule</i>	GEN
ミヤマイトチシダ	<i>Dryopteris sabaei</i>	GEN	ヤマドリゼンマイ	<i>Osmunda cinnamomea</i>	BFG
ミヤマイボタ	<i>Ligustrum tschonokii</i>	GEN	ヤマニガナ	<i>Lactuca raddeana</i> var. <i>elata</i>	GEN
ミヤマウズラ	<i>Goodyera schlechtendaliana</i>	GEN	ヤマヌカボ	<i>Agrostis clavata</i>	INF
ミヤマカタバミ	<i>Oxalis griffithii</i>	BFG	ヤマノイモ	<i>Dioscorea japonica</i>	GEN
ミヤマガマズミ	<i>Viburnum wrightii</i>	SFS	ヤマハコベ	<i>Stellaria uchiyamana</i>	PLA
ミヤマカンスゲ	<i>Carex dolichostachya</i>	PLA	ヤマブキシヨウマ	<i>Aruncus dioicus</i> var. <i>tenuifolius</i>	INF
ミヤマシラスゲ	<i>Carex olivacea</i> var. <i>angustior</i>	GEN	ヤマブドウ	<i>Vitis coignetiae</i>	GEN
ミヤマタニソバ	<i>Persicaria debilis</i>	INF	ヤマボウシ	<i>Benthamedia japonica</i>	GEN
ミヤマトウバナ	<i>Clinopodium sachalinense</i>	PLA	ヤマモミジ	<i>Acer amoenum</i> var. <i>matsumurae</i>	SFS
ミヤマハコベ	<i>Stellaria sessiliflora</i>	BFG			SFS
ミヤマハハソ	<i>Meliosma tenuis</i>	PLA	ヤマユリ	<i>Lilium auratum</i>	PLA
ミヤマベニシダ	<i>Dryopteris monticola</i>	PSS	ユウガギク	<i>Kalimeris pinnatifida</i>	GEN
ミョウガ	<i>Zingiber moiga</i>	PLA	ユキゲニミツバツツジ		GEN
ムカゴイラクサ	<i>Laportea bulbifera</i>	GEN			GEN
ムシカリ	<i>Viburnum furcatum</i>	MSS			Rhododendron lagopus var. niphophilum
ムラサキシキブ	<i>Callicarpa japonica</i>	PLA			SFS
ムラサキヤシオ	<i>Rhododendron alrechtii</i> *	GEN	ユキクラヌカボ	<i>Agrostis flaccida</i>	INF
メグスリノキ	<i>Acer nikoense</i>	SFS	ユキザサ	<i>Smilacina japonica</i>	GEN
メドハギ	<i>Lespedeza juncea</i> var. <i>subsessilis</i>	GEN	ユキツバキ	<i>Camellia japonica</i> var. <i>decumbens</i>	PLA

ヨシ	<i>Phragmites communis</i>	GEN
ヨツバヒヨドリ	<i>Eupatorium chinense ssp. sachalinense</i>	GEN
ヨツバムグラ	<i>Galium trachyspermum</i>	GEN
ヨモギ	<i>Artemisia princeps</i>	GEN
リョウブ	<i>Clethra bervinervis</i>	MSS
リョウメンシダ	<i>Arachniodes standishii</i>	PLA
レンゲツツジ	<i>Rhododendron japonicum</i>	GEN
ワダソウ	<i>Pseudostellaria heterophylla</i>	INF
ワラビ	<i>Pteridium aquilinum</i>	GEN
種名不明	1 Unknown 1	INF
種名不明	2 Unknown 2	INF
種名不明	3 Unknown 3	INF
種名不明	4 Unknown 4	INF
種名不明	5 Unknown 5	INF
種名不明	6 Unknown 6	INF
種名不明	7 Unknown 7	INF
種名不明	8 Unknown 8	INF
種名不明	9 Unknown 9	INF
種名不明	10 Unknown 10	INF
種名不明	11 Unknown 11	INF
種名不明	12 Unknown 12	INF
種名不明	13 Unknown 13	INF
種名不明	14 Unknown 14	INF
種名不明	15 Unknown 15	INF
種名不明	16 Unknown 16	INF
種名不明実生	1 Unknown seedling 1	INF
種名不明実生	2 Unknown seedling 2	INF
種名不明実生	3 Unknown seedling 3	INF
種名不明実生	4 Unknown seedling 4	INF
種名不明実生	5 Unknown seedling 5	INF
種名不明実生	6 Unknown seedling 6	INF
種名不明実生	7 Unknown seedling 7	INF
種名不明実生	8 Unknown seedling 8	INF
種名不明実生	9 Unknown seedling 9	INF
種名不明実生	10 Unknown seedling 10	INF
種名不明実生	11 Unknown seedling 11	INF
種名不明実生	12 Unknown seedling 12	INF
種名不明実生	13 Unknown seedling 13	INF
種名不明実生	14 Unknown seedling 14	INF
種名不明実生	15 Unknown seedling 15	INF
種名不明実生	16 Unknown seedling 16	INF
種名不明実生	17 Unknown seedling 17	INF
種名不明実生	18 Unknown seedling 18	INF
種名不明実生	19 Unknown seedling 19	INF
種名不明実生	20 Unknown seedling 20	INF
種名不明実生	21 Unknown seedling 21	INF
種名不明実生	22 Unknown seedling 22	INF
種名不明実生	23 Unknown seedling 23	INF
種名不明実生	24 Unknown seedling 24	INF
種名不明実生	25 Unknown seedling 25	INF
種名不明実生	26 Unknown seedling 26	INF

付表2. 出現種と、ハビタット選好性の分類
(木本層)

Appendix 1. Species list and the results of classification
(Trees).

Species name	Scientific name	Type
アオダモ	<i>Fraxinus lanuginosa</i>	BFG
アオツツラフジ	<i>Cocculus trilobus</i>	INF
アオハダ	<i>Ilex macropoda</i>	GEN
アカシデ	<i>Carpinus laxiflora</i>	SFS
アカマツ	<i>Pinus densiflora</i>	GEN
アサダ	<i>Ostrya japonica</i>	SFS
アズキナシ	<i>Sorbus alnifolia</i>	SFS
アブラチャン	<i>Lindera praecox</i>	SFS
イケマ	<i>Cynanchum caudatum</i>	INF
イソノキ	<i>Rhamnus crenata</i>	INF
イタヤカエデ	<i>Acer mono</i>	GEN
イヌエンジュ	<i>Maackia amurensis</i>	INF
イヌシデ	<i>Carpinus tschonoskii</i>	INF
イワガラミ	<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	PLA
ウチワドコロ	<i>Dioscorea nipponica</i>	GEN
ウド	<i>Aralia cordata</i>	INF
ウリノキ	<i>Alangium platanifolium var. trilobum</i>	PLA
ウリハダカエデ	<i>Acer rufinerve</i>	MSS
ウワミズザクラ	<i>Prunus grayana</i>	MSS
エゴノキ	<i>Styrax japonica</i>	PLA
エゾアジサイ	<i>Hydrangea serrata var. megacarpa</i>	INF
エゾユズリハ	<i>Daphniphyllum macropodum var. humile</i>	GEN
オオイタヤメイゲツ	<i>Acer shirasawanum</i>	INF
オオバクロモジ	<i>Lindera umbellata</i>	PSS
オオバスノキ	<i>Vaccinium smallii</i>	INF
オオバボダイジュ	<i>Tilia maximowicziana</i>	GEN
オオヤマザクラ	<i>Prunus sargentii</i>	INF
オクチョウジザクラ	<i>Prunus apetala ssp. pilosa</i>	SFS
オニグルミ	<i>Juglans mandshurica var. sachalinensis</i>	INF
カスミザクラ	<i>Prunus varecunda</i>	SFS
ガマズミ	<i>Viburnum dilatatum</i>	INF
カマツカ	<i>Pourthiaea villosa var. laevis</i>	INF
カラマツ植	<i>Larix kaempferi plantation</i>	INF
カントウマユミ	<i>Enonymus sieboldianus var. sanguineus</i>	GEN
キツタ	<i>Hedera rhombea</i>	PLA
キハダ	<i>Phellodendron amurense</i>	PLA
キブシ	<i>Stachyurus praecox</i>	PLA
キリ	<i>Paulownia tomentosa</i>	PLA
クサギ	<i>Clerodendrum trichotomum</i>	PLA
クズ	<i>Pueraria lobata</i>	GEN

クマイチゴ	<i>Rubus cretaegifolius</i>	PLA	バッコヤナギ	<i>Salix bakko</i>	INF
クマシデ	<i>Carpinus japonica</i>	INF	ハナイカダ	<i>Helwingia japonica</i>	INF
クリ	<i>Castanea crenata</i>	GEN	ハナヒリノキ	<i>Leucothoe grayana</i>	INF
クロヅル	<i>Tripterygium regelii</i>	BFG	ハリギリ	<i>Kalopanax pictus</i>	INF
ケナシヤブデマリ	<i>Viburnum plicatum f. glabrum</i>	INF	ハルニレ	<i>Ulmus davidiana var. japonica</i>	INF
ケヤキ	<i>Zelkova serrata</i>	SFS	ヒトツバカエデ	<i>Acer distylum</i>	SFS
ケンボナシ	<i>Hovenia dulcis</i>	INF	ヒノキ植	<i>Chamaecyparis Plantation</i>	SFS
コカモメヅル	<i>Tylophora floribunda</i>	INF	ヒメモチ	<i>Ilex leucocada</i>	INF
コシアブラ	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	MSS	フウリンウメモドキ	<i>Ilex geniculata</i>	INF
コナラ	<i>Quercus serrata</i>	SFS	フジ	<i>Wisteria floribunda</i>	SFS
コハウチワカエデ	<i>Acer sieboldianum</i>	SFS	ブナ	<i>Fagus crenata</i>	MSS
コブシ	<i>Magnolia praecocissima</i>	INF	ヤイトバナ	<i>Paederia scandens</i>	INF
コマユミ	<i>Euonymus alatus f. stiatius</i>	SFS	ホオノキ	<i>Magnolia obovata</i>	GEN
コミネカエデ	<i>Acer micranthum</i>	INF	ホツツジ	<i>Elliottia paniculata</i>	INF
サルトリイバラ	<i>Smilax china</i>	INF	ホナガクマヤナギ	<i>Berchemia longeracemosa</i>	INF
サルナシ	<i>Actinidia arguta</i>	GEN	マタタビ	<i>Actinidia polygama</i>	PLA
サワグルミ	<i>Pterocarya rhoifolia</i>	BFG	マツブサ	<i>Schisandra nigra</i>	INF
サワシバ	<i>Carpinus cordata</i>	SFS	マルバアオダモ	<i>Fraxinus sieboldiana</i>	GEN
サワフタギ	<i>Symplocos chinensis</i>	BFG	マルバゴマギ	<i>Viburnum sieboldii var. obovatifolium</i>	INF
サンカクヅル	<i>Vitis flexuosa</i>	INF			
サンショウ	<i>Zanthoxylum piperitum</i>	GEN	マルバマンサク	<i>Hamamelis japonica var. obtusata</i>	SFS
シナノキ	<i>Tilia japonica</i>	INF			
スギ	<i>Cryptomeria japonica</i>	INF	ミズキ	<i>Swida controversa</i>	BFG
スギ植	<i>Cryptomeria Plantation</i>	PLA	ミズナラ	<i>Quercus crispula</i>	SFS
ズミ	<i>Malus toringo</i>	INF	ミズメ	<i>Betula grossa</i>	INF
タカノツメ	<i>Evodiopanax innovans</i>	SFS	ミツバアケビ	<i>Akebia trifoliata</i>	SFS
タニウツギ	<i>Weigela hortensis</i>	GEN	ミネカエデ	<i>Acer tschonoskii</i>	MSS
タムシバ	<i>Magnolia salicifolia</i>	MSS	ミヤマガマズミ	<i>Viburnum wrightii</i>	SFS
タラノキ	<i>Aralia elata</i>	PLA	ミヤマハハソ	<i>Meliosma tenuis</i>	PLA
チャボガヤ	<i>Torreya nucifera var. radicans</i>	INF	ムシカリ	<i>Viburnum furcatum</i>	MSS
ツタ	<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	PLA	ムラサキシキブ	<i>Callicarpa japonica</i>	PLA
ツタウルシ	<i>Rhus ambigua</i>	PLA	ムラサキヤシオ	<i>Rhododendron alrehtii</i>	INF
ツノハシバミ	<i>Corylus sieboldiana</i>	BFG	メグスリノキ	<i>Acer nikoense</i>	SFS
ツリバナ	<i>Euonymus oxyphyllus</i>	GEN	モミジイチゴ	<i>Rubus palmatus var. coptophyllus</i>	PLA
ツルアジサイ	<i>Hydrangea petiolaris</i>	BFG			
ツルウメモドキ	<i>Celastrus orbiculatus</i>	INF	ヤチダモ	<i>Fraxinus mandshurica var. japonica</i>	INF
ツルマサキ	<i>Euonymus fortunei</i>	INF			
テツカエデ	<i>Acer nipponicum</i>	PSS	ヤマウルシ	<i>Rhus trichocarpa</i>	MSS
トチノキ	<i>Aesculus turbinata</i>	BFG	ヤマグワ	<i>Morus australis</i>	GEN
ナツハゼ	<i>Vaccinium oldhamii</i>	INF	ヤマツツジ	<i>Rhododendron obtusum var. kaempferi</i>	SFS
ナナカマド	<i>Sorbus commixta</i>	BFG			
ニワトコ	<i>Sambucus racemosa ssp. Sieboldiana</i>	INF	ヤマノイモ	<i>Dioscorea japonica</i>	GEN
			ヤマブドウ	<i>Vitis coignetiae</i>	PSS
ヌルデ	<i>Rhus javanica var. roxburghii</i>	GEN	ヤマボウシ	<i>Benthamedia japonica</i>	GEN
ネムノキ	<i>Albizia julibrissin</i>	INF	ヤマモミジ	<i>Acer amoenum var. matsumurae</i>	SFS
ノブドウ	<i>Ampelopsis brevipedunculata var. heterophylla</i>	GEN			
			ユキグミツバツツジ		
ノリウツギ	<i>Hydrangea paniculata</i>	GEN		<i>Rhododendron lagopus var. niphophilum</i>	SFS
ハイイヌガヤ	<i>Cephalotaxus harringtonia</i>	GEN			
ハイイヌツゲ	<i>Ilex crenata var. paludosa</i>	GEN	ユキツバキ	<i>Camellia japonica var. decumbens</i>	GEN
ハウチワカエデ	<i>Acer japonicum</i>	MSS			
ハクウンボク	<i>Styrax obassia</i>	GEN	リョウブ	<i>Clethra berrineruis</i>	MSS