扇ノ山のブナ林におけるササ被度と林床植生の種組成および種多様性の関係

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2019-03-04 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 石田, 弘明, 高比良, 響, 武田, 義明, 栃本, 大介, 内田, 圭, 服部, 保, Ishida, Hiroaki, Takahira, Hibiki, Takeda, Yoshiaki, Tochimoto, Daisuke, Uchida, Kei, Hattori, Tamotsu メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.24517/00053330

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 3.0 International License.

Journal of Phytogeography and Taxonomy **55** : 17-28, 2007
©The Society for the Study of Phytogeography and Taxonomy 2007

石田弘明[1]・高比良　響[2]・武田義明[3]・栃本大介[4]・内田　圭[5]・服部保[1]：扇ノ山のブナ林におけるササ被度と林床植生の種組成および種多様性の関係

[1]〒669–1546　兵庫県三田市弥生が丘 6　兵庫県立大学自然・環境科学研究所；[2]〒665–0842　兵庫県宝塚市川面 6–9–9；[3]〒657–8501　兵庫県神戸市灘区鶴甲 3–11　神戸大学発達科学部；[4]〒654–0037　神戸市須磨区行平町 3–1–31　財団法人ひょうご環境創造協会；[5]〒700–0033　岡山市島田本町 2–5–35　株式会社ウエスコ

Hiroaki Ishida[1], Hibiki Takahira[2], Yoshiaki Takeda[3], Daisuke Tochimoto[4], Kei Uchida[5] and Tamotsu Hattori[1]: Relationship of the species composition and richness of forest floor vegetation with dwarf bamboo coverage in a beech（*Fagus crenata*）forest on Mt Oginosen, Japan

[1]Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo, Yayoigaoka 6, Sanda 669–1546, Japan ; [2]Kawamo 6–9–9, Takarazuka 665–0842, Japan ; [3]Faculty of Human Development, Kobe University, Tsurukabuto 3–11, Kobe 657–8501, Japan ; [4]Hyogo Environmental Advancement Association, Yukihira 3–1–31, Kobe 654–0037, Japan ; [5]Wesco Co., Ltd., Shimadahonmachi 2–5–35, Okayama 700–0033, Japan

Abstract

In order to examine the effect of dwarf bamboo coverage on forest floor vegetation in a beech（*Fagus crenata* Blume）forest, we investigated the relationship of species composition and richness of forest floor vegetation with dwarf bamboo coverage in such a forest on Mt Oginosen, Japan. We set a total of 260 quadrats（area of each quadrat, 5 m×5 m）in the forest and identified all the vascular plant species. In case of forest floor plants, stand scores obtained by using detrended correspondence analysis（DCA）showed a significant correlation with dwarf bamboo coverage. However, this correlation coefficient was very low, indicating that dwarf bamboo did not have a substantial effect on the species composition of the forest floor. The presence of dwarf bamboo did not affect the frequency of occurrence of other forest floor plants. The number of species of forest floor plants per quadrat had no significant correlation with dwarf bamboo coverage. From these results, we concluded that the effect of dwarf bamboo coverage on the species composition and richness of forest floor vegetation was extremely limited. Also, we considered that the forest floor vegetation mainly comprised shade-tolerant species capable of coexisting with dwarf bamboo, explaining the above results.

Key words : beech forest, dwarf bamboo, forest floor vegetation, species compositon, species richness.

はじめに

ブナ属の樹木が優占する森林は北半球の冷温帯に広く分布しているが，林床にササが優占するタイプは東アジアに限られる（大場 1985；福嶋他 1995；福嶋 2005）。日本ではこのタイプの森林，すなわちブナ *Fagus crenata* Blume 林がよく発達していることから，ササ型林床を持つことは日本のブナ林の大きな特徴の一つであるといえる（福嶋他 1995；原 1996）。

わが国のブナ林は日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林という二つのタイプに区分することができ，それらのタイプの間にはササの種類に大きな違いがあることがよく知られている（佐々木 1973；中西 1983；大場 1985；藤田 1986；福嶋他 1995；原 1996；島野 1999）。つまり，日本海型ブナ林ではチシマザサ *Sasa kurilensis*（Rupr.）Makino et Shibata やチマキザサ（クマイザサ）*Sasa palmata*（Marliac ex N. E. Br.）Nakai が優占し，太平洋

型ブナ林ではスズタケ *Sasa borealis*（Hack.）Nakai やミヤコザサ *Sasa nipponica*（Makino）Makino et Shibata が群生する。藤田（1986）は，太平洋型ブナ林ではスズタケがほぼ 100% の被度で林床を鬱閉するが，日本海型ブナ林ではそのようなことはなく，チシマザサとチマキザサの被度には場所によってかなりのばらつきがあることを報告している。

ブナ林に関してはこれまでに数多くの研究が行われており，例えば，分布や生育環境，種組成については鈴木（1949），Sasaki（1970），佐々木（1973），中西（1983），武田・中西（1984），福嶋他（1995）などの報告が，群落構造や更新動態については Nakashizuka and Numata（1982），Hara（1985），Nakashizuka（1987, 1988），島野・沖津（1994），Yamamoto et al.（1995），蛭間・福嶋（2001）などの報告がある。しかし，ブナ林の林床植生の種組成と種多様性に対するササの影響について検討した例は，Nagaike et al.（1999）を除くとほとんどみあたらない。Nagaike et al.（1999）は，北陸・東北地方（新潟県と福島県）に分布する 2 タイプのブナ林，すなわち（1）ブナ原生林と（2）皆伐母樹保残方式によって伐採されたブナ原生林の二次林（以下，天然更新施業林）を調査し，ササの繁茂がブナ林の林床植生の種組成と種多様性に少なからぬ影響を及ぼしていることを報告している。

一般に，ブナ林の林床に生育する植物の種数は上層の植物種数よりもかなり大きいので（Nagaike et al. 1999），ブナ林の種組成および種多様性とその影響要因，維持機構などについてより深く理解するためには，林床植生とその優占種であるササとの関係を詳しく検討することが必要である。また，日本のブナ林は北海道黒松内低地帯から鹿児島県高隈山までの広い範囲に分布し，かつ地域によって種組成やササの種類・優占状態が大きく異なるので（藤田 1986；福嶋他 1995），地域や森林タイプが異なればササの影響の程度やその影響のメカニズムも変化すると予想される。

そこで本研究では，ブナ林の林床植生の種組成と種多様性に対するササの影響を明らかにするために，中国山地のほぼ東端に位置する扇ノ山のブナ林を対象として，ササ被度と林床植生の種組成および種多様性の関係を調査した。扇ノ山のブナ林を選択した主な理由は，（1）類似研究（Nagaike et al. 1999）の調査地である新潟県および福島県と地理的に離れており，種組成についても植物社会学上の群集レベルの違いがあること，（2）同じ林内でも場所によってササ被度が大きく異なるため，ササ被度と林床植生の関係を調査するのに適していることである。

なお，Nagaike et al.（1999）の研究では，ブナ林の林床植生の種組成および種多様性とササの出現頻度との関係が調査されているが，本研究ではササの優占状態をより的確に表すと考えられるササ被度を独立変数として取り扱った。また，種多様性という用語の概念には，（1）種の豊かさと（2）種間の優占度の均等性という二つの要素が含まれているが（伊藤・宮田 1977；伊藤 1979），本研究では種多様性を種の豊かさ（種数）という概念で使用した。種の学名は，顕花植物については大井・北川（1992）に，シダ植物については中池（1992）にしたがった。

方法

調査地の概要

扇ノ山は兵庫県美方郡新温泉町と鳥取県鳥取市の県境に位置し（Fig. 1），氷ノ山後山那岐山国定公園の一部に指定されている。山頂の標高は 1,310 m で，地質は第四紀起源の火山岩類（玄武岩，安山岩および火砕岩類）から構成されている。最寄の気象観測所（村岡，標高 213 m）における年平均気温は 13.0℃，暖かさの指数は 103.4℃・月，寒さの指数は 7.7℃・月，最寒月の月平均気温は 1.5℃，年降水量は 2,267 mm，冬期降水量（12 月－2 月）は 744 mm である（気象庁 1958，1959）。調査地一帯は冷温帯に属し，多量の積雪で特徴づけられる日本海型気候の影響下にある（鈴木 1962）。

扇ノ山の冷温帯域（ブナクラス域）はもともとブナの原生林によって広く覆われていたが，第二次世界大戦後に行われた樹木の伐採や植林，農地開発によって多くの原生林が失われてしまった。しかし，扇ノ山の兵庫県側には原生林もしくはそれに近い状

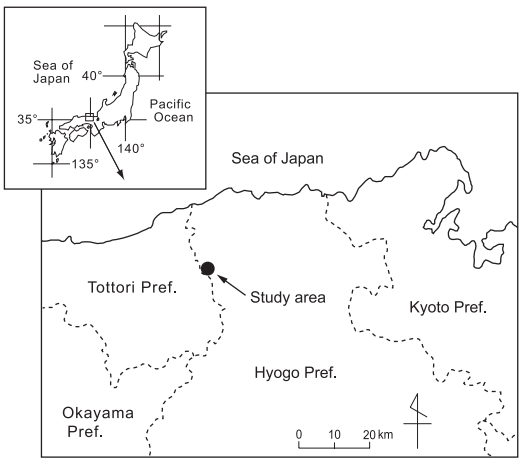

Fig. 1. Location of the study area.

態のブナ林が大小様々な面積で残されている。本研究ではこれらのブナ林を調査対象とした。

調査ブナ林は日本海型ブナ林（福嶋他 1995）に該当し，林冠層ではブナが圧倒的に優占している。林床にはチシマザサが生育し，ササ型林床を呈しているが，チシマザサの茂り具合は場所によって大きく異なっており，全面的にチシマザサが繁茂しているわけではない。福嶋他（1995）によるブナ林群落の植物社会学的分類体系にしたがうと，調査ブナ林はブナ－クロモジ群集に位置づけられる。

調査方法

ブナ林の林内に，斜距離に基づく 100 m^2 の調査区を合計 65 区設置した。設置場所の標高は 950 m から 1,130 m までの範囲とした。調査区の形は基本的に 10 m×10 m の正方形としたが，地形条件やギャップの存在などによりそれが困難な場合は 20 m×5 m の長方形とした。調査区の設置にあたっては，ブナの大径木を含む閉鎖林分でかつ地形的に均質な場所を選択した。種組成と種多様性に対する地形条件や土壌条件の影響をできるだけ排除するために，谷底面や急傾斜地の林分は調査対象から除外した。調査区間の水平距離は 10 m 以上とした。

調査では，まず 100 m^2 の調査区を 4 つの小方形区（5 m×5 m）に分割した。そして，小方形区ごとに林分の階層を地上高 2 m で 2 層（上層植生と林床植生）に区分し，階層ごとに維管束植物の出現種のリストを作成した。地上高 2 m で階層を区分したのは，扇ノ山のブナ林ではチシマザサの高さが 2 m 前後となるために，林分の階層がその高さで明瞭に区分されることによっている。

次に，小方形区ごとにチシマザサの被度（%）を目測により記録した。チシマザサの高さが 2 m を超える場所もあったが，測定にあたっては階層の区分は行わず，小方形区内のすべてのチシマザサを対象とした。最後に，調査林分の立地条件として調査区設置場所の標高，斜面傾斜，斜面方位を記録した。標高の測定には高度計と地形図を，斜面傾斜と斜面方位の測定にはクリノメーターを使用した。調査は 2004 年および 2005 年の 10 月におこなった。

データ解析

小方形区での植生調査によって得られた 260 区のデータをもとに解析をおこなった。統計解析には SPSS 13.0 J（エス・ピー・エス・エス株式会社）を使用した。本研究の目的は林床植生の種組成と種多様性に対するササの影響を明らかにすることであるが，ブナなどの樹木の更新がササによって強く阻害されているという報告（柳谷他 1971 ; Nakashizuka and Numata 1982；藤田 1986 ; Nakashizuka 1988；橋詰 1991 など）があるように，ササの繁茂は林床植生への影響を介して上層植生を構成する木本類（以下，上木）の種組成・種多様性にも何らかの影響を与えていることが予想される。そこで本研究では，林床植生と上木のそれぞれについて，種組成および種多様性に関する解析をおこなった。

まず，ササ被度と種組成の関係を検討するために，全種の種の有無に基づいて，DCA（Hill 1979）によるスタンドの序列化をおこなった。2 つの小方形区では上層の出現種が全くみられなかったので，上木の序列化にはその 2 区を除く 258 区のデータを使用した。DCA には PC-ORD 5（Multivariate analysis of ecological data. Version 5. MjM Software Design, Gleneden Beach.）を使用した。

DCA によって得られた第 1 軸および第 2 軸のスタンドスコアとササ被度，標高，斜面傾斜の関係について単回帰分析をおこない，ピアソンの相関係数を算出した。なお，斜面方位については，斜面傾斜の平均値が 12.7 度と小さいので，その影響は無視できると判断し，解析の対象とはしなかった。このことは以下の解析においても同じである。

林床植生および上木のスタンドをチシマザサの被度（%）によって 5 つのスタンド群（A～E 群）に区分し，出現種の出現頻度を群間で比較した。各群の小方形区数とササ被度の範囲は次のとおりである：A 群（77 区），0%≦被度＜20% ; B 群（58 区），20%≦被度＜40% ; C 群（62 区），40%≦被度＜60% ; D 群（37 区），60%≦被度＜80% ; E 群（26 区），80%≦被度≦100%。また，5 群間での出現頻度の差の有意性を検定するために，フィッシャーの正確確率検定をおこなった。この検定では「5 群の出現頻度は等しい」または「出現頻度とササ被度は独立である」という帰無仮説をたてているので，有意確率が有意水準（P=0.05）を下回っている場合の解釈は，「出現頻度は 5 群間で異なる」または「出現被度とササ被度の間には何らかの関連がある」ということになる。

ササ被度と種多様性の関係を検討するために，林床植生と上木のそれぞれについて，25 m^2 あたりの出現種数を算出した。ササ被度と種数の関係は出現種の生態的特性によって変化する可能性が予想されたので，出現種を葉の性質と生活形によって複数の種群に分類し，種群ごとに種数を求めた。葉の性質と生活形の判定は宮脇他（1994）に基づいた。葉の性質は常緑と落葉に，生活形は高木，低木，地生草本，地生シダ，着生，藤本に分類した。各種群の種数とササ被度，標高，斜面傾斜の関係について単回帰分析をおこなった。

結果

種組成

1）林床植生

25 m² あたりのチマザサの被度は 0% から 100% までの範囲にあり，平均値±標準偏差は 36.7±25.0% であった。総出現種数は 102 種で，クロモジ *Lindera umbellata* Thunb. とチシマザサの出現頻度が最も高く，そのあとにオオカメノキ *Viburnum furcatum* Blume ex Maxim.，ヤマソテツ *Plagiogyria semicordata*（C. Presl）H. Christ subsp. *matsumureana*（Makino）Nagaike，ハイイヌツゲ *Ilex crenata* Thunb. var. *paludosa*（Nakai）H. Hara が続いた。DCA による各軸の固有値は 1 軸が 0.157，2 軸が 0.125，3 軸が 0.102 であった。DCA の第 1 軸および第 2 軸のスタンドスコアとササ被度，標高，斜面傾斜の相関係数を Table 1 に示す。1 軸スコアとササ被度の間には有意な正の相関がみられたが，相関係数は 0.256 と低く，標高の方がやや高い値を示した。2 軸スコアとササ被度の間には有意な相関はみられなかった。

ササ被度によって区分した 5 つのスタンド群の間で，出現種の出現頻度を比較した。その結果を Table 2 に示す。出現頻度に有意（P<0.05）な差が認められたのは，チシマザサ，イワガラミ *Schizophragma hydrangeoides* Siebold et Zucc.，ヒメモチ *Ilex leucoclada*（Maxim.）Makino，マルバマンサク *Hamamelis japonica* Siebold et Zucc. var. *obtusata*（Makino）Matsum.，エゾユズリハ *Daphniphyllum macropodum* Miq. var. *humile*（Maxim. ex Franch. et Sav.）K. Rosenthal，ツルリンドウ *Tripterospermum japonicum*（Siebold et Zucc.）Maxim.，ツノハシバミ *Corylus sieboldiana* Blume.，ツルシキミ *Skimmia japonica* Thunb. var. *intermedia* A. Komatsu f. *repens*（Nakai）H. Hara，タニギキョウ *Peracarpa carnosa*（Wall.）Hook. f. et Thomson var. *circaeoides*（F. Schmidt ex Miq.）Makino，コバノフユイチゴ *Rubus pectinellus* Maxim.，ツリバナ *Euonymus oxyphyllus* Miq.，コマユミ *E. alatus*（Thunb. ex Murray）Siebold f. *ciliato dentatus*（Franch et Sav.）Hiyama，ミズナラ *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. var. *grosseserrata* Miq.，ミヤマイボタ *Ligustrum tschonoskii* Decne.，サルナシ *Actinidia arguta*（Siebold et Zucc.）Planch. ex Miq.，テツカエデ *Acer nipponicum* H. Hara の 15 種で，総出現種数の 15.7% を占めていた。しかし，チシマザサを除くいずれの種についても，ササ被度の増加にともなう出現頻度の明らかな減少傾向または増加傾向は認められなかった。

Table 1. Simple correlation coefficients between the stand scores of axes 1 and 2 obtained by DCA and independent variables

	Axis 1	Axis 2
Forest floor vegetation		
DBC	0.256***	−0.062
ALT	−0.271***	−0.087
SLD	−0.040	0.360***
Upper vegetation（trees and shrubs）		
DBC	0.320***	−0.103
ALT	−0.035	−0.050
SLD	−0.067	−0.158*

DBC, Dwarf bamboo coverage（%）; ALT, Altitude（m）; SLD, Slope degree（°）.
*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001.

2）上木

上木の総出現種数は 29 種であった。出現頻度はチシマザサが最も高く，そのあとにブナ，オオカメノキ，リョウブ *Clethra barbinervis* Siebold et Zucc.，ハウチワカエデ *Acer japonicum* Thunb. が続いた。DCA の固有値は 1 軸が 0.375，2 軸が 0.323，3 軸が 0.282 であった。DCA の第 1 軸スコアとササ被度の間には有意な正の相関がみられたが，相関係数は 0.320 と低かった（Table 1）。2 軸スコアとササ被度の間には有意な相関はみられなかった。

出現種の出現頻度を A 群から E 群の間で比較した結果，チシマザサ，クロモジ，ミズキ *Cornus controversa* Hemsl. については有意な差が認められた（P< 0.05, Table 3）。これらの種の総出現種数に占める割合は 10.3% であった。しかし，ササ被度の増減にともなう出現頻度の変化を種別にみると，チシマザサを除くいずれの種についても明瞭な変化パターンは認められなかった。

種多様性

1）林床植生

25 m² あたりの出現種数を 9 つの種群（全種，常緑，落葉，高木，低木，地生草本，地生シダ，着生，藤本）ごとに算出した。その平均値と標準偏差を Table 4 に示す。また，種数とササ被度，標高，斜面傾斜の相関係数を Table 5 に示す。全種の種数の平均値は 20.1 種であった。Fig. 2 に全種の種数とササ被度の関係を示したが，種数とササ被度の間にはいずれの種群についても有意な相関はみられなかっ

Table 2. Frequency (%) of occurrence of forest floor plants in each of the 5 stand groups classified by dwarf bamboo coverage (%)

Stand groups	A	B	C	D	E	
Number of quadrats	77	58	62	37	26	
Dwarf bamboo coverage (%)	<20	<40	<60	<80	≦100	
Lindera umbellata	97.4	100	93.5	91.9	92.3	
Sasa kurilensis	88.3	100	98.4	100	96.2	**
Viburnum furcatum	98.7	96.6	95.2	94.6	84.6	
Plagiogyria semicordata subsp. *matsumureana*	97.4	94.8	91.9	91.9	100	
Ilex crenata var. *paludosa*	93.5	93.1	96.8	91.9	92.3	
Schizophragma hydrangeoides	97.4	93.1	85.5	91.9	100	*
Arachniodes mutica	93.5	91.4	91.9	86.5	80.8	
Ilex leucoclada	89.6	89.7	79.0	70.3	92.3	*
Rhus ambigua	81.8	79.3	80.6	89.2	73.1	
Acer micranthum	83.1	79.3	75.8	81.1	76.9	
Prunus grayana	74.0	70.7	82.3	78.4	88.5	
Disporum smilacinum	77.9	82.8	71.0	81.1	73.1	
Clethra barbinervis	72.7	70.7	66.1	64.9	50.0	
Acanthopanax sciadophylloides	57.1	53.4	67.7	59.5	57.7	
Smilacina japonica	55.8	51.7	59.7	70.3	69.2	
Fagus crenata	49.4	55.2	61.3	62.2	69.2	
Fraxinus lanuginosa	62.3	55.2	41.9	43.2	38.5	
Magnolia salicifolia	48.1	39.7	32.3	40.5	34.6	
Acer japonicum	36.4	29.3	46.8	32.4	38.5	
Mitchella undulata	39.0	48.3	29.0	27.0	30.8	
Goodyera foliosa	32.5	32.8	25.8	43.2	53.8	
Lycopodium serratum	36.4	32.8	24.2	48.6	34.6	
Oxalis griffithii	31.2	36.2	38.7	21.6	26.9	
Symplocos chinensis var. *leucocarpa* f. *pilosa*	27.3	29.3	24.2	24.3	42.3	
Sorbus commixta	24.7	36.2	21.0	27.0	34.6	
Rhus trichocarpa	33.8	27.6	19.4	18.9	15.4	
Hydrangea petiolaris	27.3	24.1	16.1	24.3	19.2	
Ilex geniculata	23.4	20.7	14.5	24.3	19.2	
Viburnum urceolatum var. *procumbens*	23.4	20.7	17.7	13.5	26.9	
Hamamelis japonica var. *obtusata*	22.1	12.1	11.3	37.8	19.2	*
Daphniphyllum macropodum var. *humile*	15.6	12.1	16.1	18.9	42.3	*
Paris tetraphylla	23.4	19.0	12.9	16.2	7.7	
Vaccinium japonicum	22.1	17.2	12.9	16.2	7.7	
Struthiopteris nipponica	16.9	17.2	19.4	10.8	15.4	
Symplocos coreana	19.5	19.0	14.5	13.5	11.5	
Tripterospermum japonicum	15.6	15.5	14.5	35.1	0	**
Corylus sieboldiana	13.0	3.4	21.0	13.5	26.9	*
Leptorumohra fargesii	13.0	15.5	11.3	16.2	11.5	
Skimmia japonica var. *intermedia* f. *repens*	10.4	13.8	3.2	18.9	30.8	**
Peracarpa carnosa var. *circaeoides*	3.9	10.3	6.5	16.2	38.5	***
Acer rufinerve	7.8	12.1	12.9	13.5	7.7	
Dryopteris expansa	2.6	13.8	11.3	18.9	15.4	
Sorbus alnifolia	13.0	10.3	6.5	10.8	11.5	
Acer shirasawanum	5.2	3.4	11.3	16.2	7.7	
Leptorumohra miqueliana	11.7	3.4	4.8	2.7	3.8	
Acer mono	3.9	5.2	8.1	5.4	7.7	
Cornus controversa	2.6	5.2	1.6	13.5	15.4	
Styrax obassia	3.9	6.9	4.8	2.7	3.8	
Athyrium clivicola	2.6	3.4	3.2	5.4	11.5	
Polystichum tripteron	1.3	3.4	4.8	5.4	0	

Table 2.（Continued）

Rubus pectinellus	1.3	0	1.6	2.7	15.4	**
Cryptomeria japonica	1.3	6.9	1.6	0	0	
Euonymus oxyphyllus	0	0	3.2	2.7	11.5	**
Dryopteris sabaei	3.9	3.4	1.6	0	0	
Euonymus alatus f. *ciliato-dentatus*	0	0	4.8	0	7.7	
Polygonatum falcatum	3.9	0	3.2	0	0	
Cephalotaxus harringtonia var. *nana*	2.6	3.4	0	2.7	0	
Quercus mongolica var. *grosseserrata*	0	0	1.6	10.8	0	**
Ligustrum tschonoskii	1.3	0	0	0	15.4	***
Polypodium fauriei	1.3	5.2	0	0	0	
Smilax nipponica	2.6	0	0	5.4	0	
Thelypteris japonica	2.6	0	0	2.7	3.8	
Athyrium wardii	0	0	4.8	2.7	0	
Thelypteris laxa	1.3	1.7	1.6	0	3.8	
Hydrangea macrophylla var. *megacarpa*	1.3	3.4	0	0	0	
Plectranthus shikokianus var. *occidentalis*	1.3	1.7	0	0	3.8	
Platanthera florentii	2.6	1.7	0	0	0	
Aucuba japonica var. *borealis*	0	1.7	0	2.7	3.8	
Magnolia obovata	0	1.7	0	5.4	0	
Carex dolichostachya var. *glaberrima*	1.3	1.7	1.6	0	0	
Dryopteris monticola	3.9	0	0	0	0	
Callicarpa japonica	1.3	1.7	0	2.7	0	
Euonymus lanceolatus	2.6	0	0	2.7	0	
Hydrangea macrophylla var. *acuminata*	0	1.7	3.2	0	0	
Menziesia ciliicalyx	0	0	0	5.4	0	
Carex morrowii	0	0	1.6	2.7	0	
Polystichum retroso-paleaceum	2.6	0	0	0	0	
Actinidia arguta	0	0	0	0	7.7	**
Osmunda japonica	0	1.7	1.6	0	0	
Polystichum ovato-paleaceum	0	0	1.6	2.7	0	
Acer nipponicum	0	0	0	0	7.7	**
Arisaema sp.	0	1.7	1.6	0	0	
Panax japonicus	1.3	1.7	0	0	0	
Sambucus sieboldiana	0	1.7	1.6	0	0	
Leptogramma pozoi subsp. *mollissima*	1.3	0	1.6	0	0	
Lepisorus ussuriensis var. *distans*	0	3.4	0	0	0	
Asarum sieboldii	1.3	0	0	0	0	
Shortia soldanelloides var. *magna*	1.3	0	0	0	0	
Diplazium squamigerum	0	0	1.6	0	0	
Aster glehnii var. *hondoensis*	0	0	1.6	0	0	
Viola vaginata	0	1.7	0	0	0	
Thelypteris glanduligera	0	1.7	0	0	0	
Eupatorium chinense var. *simplicifolium*	0	0	1.6	0	0	
Rubus buergeri	0	0	0	2.7	0	
Disporum sessile	1.3	0	0	0	0	
Athyrium iseanum	0	0	1.6	0	0	
Betula grossa	1.3	0	0	0	0	
Polygonum thunbergii	0	0	0	2.7	0	
Polygonum debile	1.3	0	0	0	0	
Laportea bulbifera	0	0	0	0	3.8	
Tricyrtis affinis	0	0	1.6	0	0	
Arachniodes standishii	0	0	0	2.7	0	

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001.

Table 3. Frequency (%) of occurrence of woody plants in the upper vegetation in each of the 5 stand groups classified by dwarf bamboo coverage (%)

Stand groups	A	B	C	D	E	
Number of quadrats	77	58	62	37	26	
Dwarf bamboo coverage (%)	<20	<40	<60	<80	≦100	
Sasa kurilensis	29.9	56.9	72.6	86.5	92.3	***
Fagus crenata	66.2	62.1	62.9	54.1	34.6	
Viburnum furcatum	45.5	50	29	35.1	26.9	
Clethra barbinervis	37.7	31	37.1	29.7	26.9	
Acer japonicum	27.3	27.6	22.6	21.6	15.4	
Acanthopanax sciadophylloides	20.8	25.9	17.7	21.6	19.2	
Acer micranthum	13	17.2	21	16.2	23.1	
Hamamelis japonica var. *obtusata*	10.4	15.5	21	18.9	15.4	
Sorbus commixta	10.4	6.9	11.3	0	19.2	
Lindera umbellata	3.9	10.3	3.2	10.8	23.1	*
Prunus grayana	5.2	10.3	4.8	13.5	7.7	
Magnolia salicifolia	5.2	8.6	6.5	2.7	0	
Fraxinus lanuginosa	6.5	3.4	3.2	5.4	7.7	
Rhus trichocarpa	0	3.4	3.2	5.4	7.7	
Betula grossa	2.6	0	6.5	0	0	
Sorbus alnifolia	2.6	0	3.2	0	3.8	
Acer mono	0	3.4	3.2	0	3.8	
Magnolia obovata	0	3.4	0	5.4	3.8	
Cryptomeria japonica	0	5.2	1.6	0	0	
Styrax obassia	1.3	5.2	0	0	0	
Acer rufinerve	1.3	0	3.2	0	0	
Cornus controversa	0	0	0	5.4	3.8	*
Symplocos chinensis var. *leucocarpa* f. *pilosa*	3.9	0	0	0	0	
Corylus sieboldiana	0	0	3.2	2.7	0	
Ilex geniculata	1.3	1.7	1.6	0	0	
Phellodendron amurense	0	0	0	2.7	0	
Acer tenuifolium	0	0	1.6	0	0	
Symplocos coreana	1.3	0	0	0	0	
Ilex leucoclada	0	0	0	2.7	0	

*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001.

Table 4. The number of plant species per 25 m^2

	Forest floor vegetation		Upper vegetation (trees and shrubs)	
	Mean	S.D.	Mean	S.D.
All species	20.1	4.0	4.1	2.2
Leaf type				
Evergreen	5.0	1.2	1.1	0.9
Deciduous	15.1	3.5	3.0	1.8
Life form				
Tree	5.7	2.1	2.0	1.3
Shrub	6.5	1.4	1.3	0.9
Ground herb	3.0	1.7	—	—
Ground fern	2.9	0.9	—	—
Epiphyte	0.02	0.2	—	—
Climber	2.0	0.7	—	—

Table 5. Simple correlation coefficients between the number of plant species per 25 m² and independent variables

	All species	Leaf type		Life form					
		Eg	D	T	S	Gh	Gf	E	C
Forest floor vegetation									
DBC	0.005	−0.021	0.013	−0.021	0.091	0.000	−0.030	−0.046	−0.044
ALT	0.513***	0.277***	0.488***	0.355***	0.379***	0.356***	0.009	−0.053	0.211***
SLD	−0.213***	−0.162**	−0.187**	0.047	−0.192**	−0.295***	−0.001	−0.089	−0.212***
Upper vegetation（trees and shrubs）									
DBC	−0.031	0.150*	−0.110	−0.080	0.222***	−	−	−	−
ALT	0.179**	0.073	0.190**	0.118	0.202***	−	−	−	−
SLD	0.057	−0.027	0.084	0.138*	−0.032	−	−	−	−

DBC, Dwarf bamboo coverage（%）; ALT, Altitude（m）; SLD, Slope degree（°）; Eg, Evergreen ; D, Deciduous ; T, Tree ; S, Shrub ; Gh, Ground herb ; Gf, Ground fern ; E, Epiphyte ; C, Climber.
*P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001.

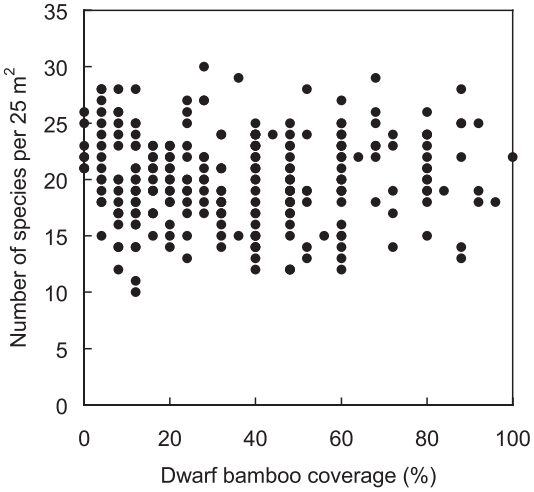

Fig. 2. Relationship of the number of plant species per 25 m² of forest floor with dwarf bamboo coverage（%）.

た。しかし，標高との間には多くの種群について有意な相関がみられ，特に全種の種数については比較的強い正の相関があった。

2）上木

全種の出現種数の平均値は 4.1 種であった（Table 4）。単回帰分析の結果，常緑および低木の種数とササ被度の間に有意な相関がみられたが，相関係数は 0.222 以下と低かった（Table 5）。標高と斜面傾斜についても幾つかの種群で有意な相関がみられたが，相関係数はいずれも低かった。

考察

林床植生に対するチシマザサの影響

ブナ林や亜高山帯林の更新動態に関する研究では，ササの繁茂は林床の照度を低下させ，樹木実生や稚樹の生存率および密度の低下を引き起こし，その結果として樹木の更新を阻害することが報告されている（柳谷他1971；Nakashizuka and Numata 1982；藤田1986；Nakashizuka 1988；橋詰1991；Peters et al. 1992；Yamamoto et al. 1995；Takahashi 1997；石橋 1998；Narukawa and Yamamoto 2001；丸山他2004）。また，北陸・東北地方に分布するブナ原生林と天然更新施業林におけるササの出現頻度と林床植生の関係を調査した Nagaike et al.（1999）によると，ササの出現頻度が高くなるほど原生林構成種が減少する傾向があるという。一方，ヤブツバキクラス域の里山放置林（夏緑二次林）では，ササの繁茂による林床植物の密度低下や林床植生の種組成の貧化（種多様性の低下）が生じており（服部他 1995；Iida and Nakashizuka 1995；中川 1996；奥富 1998；山本他 2000；倉本 2001），このことは里山の生物多様性を保全する上での大きな問題となっている。このように，ササの繁茂は様々な森林の林床植生の種組成に大きな影響を及ぼしていることが知られている。

しかし，本研究では，林床植生に関する DCA スタンドスコアとササ被度の相関はとても弱く（Table 1），この結果からは林床植生の種組成に対するチシマザサの影響はほとんど認められなかった。また，林床植物の出現頻度とササ被度の関係について検討した結果，チシマザサを除くいずれの種についても明らかな対応関係はみられなかった（Table 2）。

これらのことから，本調査地のブナ林では，林床植生の種組成に及ぼすチシマザサの影響は極めて小さいと考えられる。

既往の研究では，ササの繁茂が林床植物の種数の減少を招くことが報告されている（Taylor and Qin 1988 ; Iida and Nakashizuka 1995 ; Taylor et al. 1996；山本他 2000；山崎他 2000；津田他 2002；斉藤他 2004；畠瀬他 2006）。しかし，本研究では，ササ被度と林床植物の種数との間に有意な相関はみられなかった（Table 5, Fig. 2）。このことは，チシマザサの繁茂が林床植物の種数にほとんど影響を及ぼしていないことを示唆している。また，種数と標高の間に比較的強い正の相関がみられたことから，林床植物の種数に対するチシマザサの影響は標高の影響よりもはるかに小さいものであると考えられる。

Nagaike et al.（1999）は，北陸・東北地方に分布する（1）ブナ原生林と（2）天然更新施業林に 10 m×150 m（または 140 m）の調査区を合計 22 区設置するとともに，各調査区内に 1 m×1 m の小方形区を合計 60 区設置し，林床植物の 60 m^2 あたりの出現種数とササの出現頻度との関係を調査した。その結果によると，（1）全種の種数と出現頻度の間には有意な相関はみられないが，（2）原生林構成種の種数については負の相関がみられ，逆に，（3）天然更新施業林構成種の種数については正の相関がみられるという。本研究ではブナ原生林だけを調査対象としており，また 25 m^2 あたりの出現種数とササ被度の関係について調査をおこなっているので，本調査結果と Nagaike et al.（1999）の調査結果を直接的に比較することはできないが，全種の種数に対するササの影響がほとんど認められないという点は共通している。しかし，上記の（2）および（3）の結果については相違が認められる。なぜなら，本研究では，前述したようにチシマザサを除くいずれの種についてもササ被度の増加に伴う出現頻度の明らかな減少傾向または増加傾向がみられなかったからである。本研究と Nagaike et al.（1999）の研究とでは調査方法が大きく異なるため，調査結果の相違が地域や森林タイプの違いにもとづくものなのか，あるいは単に調査方法の違いによるものなのかは現段階では判断できない。この問題を解決するためには，同じ方法論に基づく調査を様々な地域のブナ林でおこない，その結果を比較する必要がある。

以上のように，本研究では既往研究と違って林床植生の種組成と種多様性に対するササの影響はほとんど認められなかった。この理由は次のように考えられる。すなわち，本調査地のブナ林の閉鎖林冠下に生育する林床植物の多くは高い耐陰性をもっており，チシマザサ型林床によく適応しているからと考えられる。現に，福嶋他（1995）が発表した日本のブナ林群落の組成表をみると，クロモジ，オオカメノキ，ヤマソテツ，ハイイヌツゲ，イワガラミ，シノブカグマ *Arachniodes mutica*（Franch. et Sav.）Ohwi，ヒメモチ，ツタウルシ *Rhus ambigua* Lavallée ex Dippel，コミネカエデ *Acer micranthum* Siebold et Zucc.，ウワミズザクラ *Prunus grayana* Maxim. など本研究で確認した林床植物の大半（出現頻度 2% 以上の種の 90% 以上；Table 2）が，様々な地域に分布するチシマザサ・チマキザサ型林床のブナ林に高い頻度で出現しており，これらの種が高い耐陰性を有していることが容易にうかがえる。また，Table 2 をみると，今回調査した林床植生には，中国山地のブナクラス域に分布する伐採跡地群落（タラノキークマイチゴ群集）や先駆性低木群落（ダイセンヤナギーアキグミ群集），マント群落（ヤマブドウーキクバドコロ群集，ハスノハイチゴ群落）の主要構成種であるクマイチゴ *Rubus crataegifolius* Bunge，タラノキ *Aralia elata*（Miq.）Seem.，ヌルデ *Rhus javanica* L.，ナガバモミジイチゴ *Rubus palmatus* Thunb. ex Murray，ヤブデマリ *Viburnum plicatum* Thunb. var. *tomentosum*（Thumb. ex Murray）Miq.，ノリウツギ *Hydrangea paniculata* Siebold，タニウツギ *Weigela hortensis*（Siebold et Zucc.）K. Koch，ハスノハイチゴ *Rubus peltatus* Maxim.，ウツギ *Deutzia crenata* Siebold et Zucc.，キブシ *Stachyurus praecox* Siebold et Zucc.，ヤマブドウ *Vitis coignetiae* Pulliat ex Planch.，サンカクヅル *V. flexuosa* Thunb.，ノブドウ *Ampelopsis brevipedunculata* Trautv.，サルナシ *Actinidia arguta*（Siebold et Zucc.）Planch. ex Miq.，ツルニンジン *Codonopsis lanceolata*（Siebold et Zucc.）Trautv.，ヨツバヒヨドリ *Eupatorium chinense* L. var. *sachalinense* Kitam.，ヒヨドリバナ *E. chinense* L. var. *simplicifolium* Kitam.，タチツボスミレ *Viola grypoceras* A. Gray，オカトラノオ *Lysimachia clethroides* Duby，ヨモギ *Artemisia princeps* Pamp.，フキ *Petasites japonicus*（Siebold et Zucc.）Maxim.，ウド *Aralia cordata* Thunb.，ススキ *Miscanthus sinensis* Andersson などがほとんど出現していないことがわかる（宮脇 1983）。このような陽地を好む種（耐陰性の低い種）の林床での分布量がとても少ないことが，今回の調査結果をもたらした主な原因であるといえる。逆に，ヤブツバキクラス域の里山放置林（夏緑二次林）においてササの繁茂による林床植物の種数の減少が著しいのは，林床植物の大半が陽地性の夏緑植物であるためと考えられる。

今回の研究では地形条件の影響をできるだけ排除するために緩傾斜地や平坦地に分布するブナ林を調査対象としたが，多雪地域の急傾斜地では雪の重みで倒伏したチシマザサによってブナ林の林床がほぼ完全に覆われてしまっている様子がよくみられるので,このような場所では林床植生の種組成の貧化(種多様性の低下）が生じている可能性がある。よって，今後はチシマザサと地形の複合作用についても調査・研究をおこなう必要があると思われる。また，前述したように，既往研究ではササの繁茂による林床植物の密度低下が報告されているので，優占度（個体数や被度）に基づく種組成および種多様性とササ被度の関係を調査すれば，両者の間には今回の結果よりも強い相関が見出される可能性がある。例えば，本研究では林床植物の種数に対するチシマザサの明らかな影響はみられなかったが，優占度を考慮した多様度指数（例えば Simpson の D や Shannon-Wiener の H'など）を種多様性の尺度として使用すれば林床植生の種多様性に対するチシマザサの影響をある程度検出することができるかもしれない。換言すれば，チシマザサは林床植物の種数にはほとんど影響を与えていないが，優占度のバランスを変えることによって林床植生の種多様性に少なからぬ影響を及ぼしている可能性が考えられる。本研究では，第一段階として種の有無に焦点をしぼって調査をおこなったが，次の段階では優占度という視点も加えて調査・研究をおこないたい。

上木に対するチシマザサの影響

「データ解析」の項で述べたように，ササの繁茂は林床植生への影響を介して上木の種組成や種多様性にも何らかの影響を与えている可能性が考えられる。しかし，本研究の結果をみると，DCA スタンドスコア，樹木種数ともにササ被度との相関は非常に弱かった（Tables 1, 5)。また，チシマザサを除く全木本種の出現頻度とササ被度の間にも明らかな対応関係はみられなかった（Table 3)。本研究では調査区の面積が 25 m^2 と小さいため，調査区内に出現する上木の個体数は必然的に少なくなる。このため，上木の種組成や種多様性に対するチシマザサの影響が数値として十分にあらわれなかった可能性がある。しかし，林床植生に対するチシマザサの影響がほとんど認められないという上述の調査結果を考え合わせると，上木に対するチシマザサの影響はかなり小さいと評価するのが妥当であると考えられる。

前述したように，本調査地のブナ林の林床に生育する木本種の多くは耐陰性がとても高いと考えられることから，これらの種はチシマザサに被陰されてもある程度生存することが可能であると共に，そのような悪条件下でも伸長生長をおこなってチシマザサの上層に抜け出すことができるのではないかと思われる。このため，本研究ではササ被度と上木の種組成および種数との間に強い相関がみられなかったと推察される。

おわりに

本研究の結果，扇ノ山のブナ林では，チシマザサの被度と林床植生の種組成および種多様性との間に明瞭な相関関係が成り立っていないことが明らかとなった。わが国では，「ササの繁茂は常に林床植生の種組成を変化させ，種多様性に負の影響を与える」という認識が広く定着しているように思われるが，今回の研究により，ササの繁茂は必ずしも林床植生の種組成と種多様性に大きな変化をもたらすわけではないことが示された。このことから，ササの繁茂と林床植生の種組成および種多様性との関係は従来考えられていたよりも複雑で，色々な条件によって大きく変化するものであると思われる。また，この方面に関する詳細な研究はこれまでにわずかしか行われていないので，両者の間にはまだ知られていない関係が存在する可能性がある。今後のさらなる研究が望まれる。

謝辞

本論文をまとめるにあたり，調査資料の整理とデータ入力にご協力いただいた兵庫県立人と自然の博物館の柏谷　泉氏に厚く御礼申し上げる。

本研究には，日本学術振興会科学研究費補助金基盤研究（C)（課題番号 10680550）の一部を使用した。

引用文献

藤田　昇．1986．日本海型ブナ林と太平洋型ブナ林の構造と組成．種生物学研究（10)：1–12.

Hara, M. 1985. Forest response to gap formation in a climax beech forest. Jap. J. Ecol. **35**: 337–343.

原　正利．1996．日本のブナとブナ林．原　正利（編)．ブナ林の自然誌，pp.38–54．平凡社，東京．

橋詰隼人．1991．種子の形成．村井　宏・山谷孝一・片岡寛純・由井正敏（編)．ブナ林の自然環境と保全，pp.53–58．ソフトサイエンス社，東京．

畠瀬頼子・大江栄三・小栗ひとみ・松江正彦・宇津木栄津子．2006．東北地方のブナクラス域，国営みちのく杜の湖畔公園における森林管理と林床

植生の変化．ランドスケープ研究 **69** : 571–576.
服部　保・赤松弘治・武田義明・小舘誓治・上甫木昭春・山崎　寛．1995．里山の現状と里山管理．人と自然 **6** : 1–31.
Hill, M.O. 1979. DECORANA. A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. 52 pp. Ecology and Systematics, Cornell University, New York.
蛭間　啓・福嶋　司．2001．長野県北東部におけるブナ林の構造と更新に関する平坦面と斜面間の差異．植生学会誌 **18** : 23–30.
福嶋　司．2005．ブナ林の分布と体系．福嶋　司・岩瀬　徹（編）．図説日本の植生，pp.70–75．朝倉書店，東京．
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．日本生態学会誌 **45** : 79–98.
Iida, S. and Nakashizuka, T. 1995. Forest fragmentation and its effect on species diversity in sub-urban coppice forests in Japan. For. Ecol. Manage. **73** : 197–210.
石橋　聡．1998．北方系針広混交林における天然更新と地況・林況要因との関係．日本林学会誌 **80** : 74–79.
伊藤秀三．1979．植生学における多様性概念ー展望と課題ー．生物科学 **31** : 200–206.
伊藤秀三・宮田逸夫．1977．群落の種多様性．伊藤秀三（編）．群落の組成と構造，pp.76–111．朝倉書店，東京．
気象庁（編）．1958．気象庁観測技術資料第 10 号 全国気温資料・月別累年平均値．178 pp．気象庁，東京．
気象庁（編）．1959．気象庁観測技術資料第 13 号 全国降水量資料・月別累年平均値．183 pp．気象庁，東京．
倉本　宣．2001．林床植物．全国雑木林会議（編）．現代雑木林事典，pp.280–281．百水社，東京．
丸山立一・丸山まさみ・紺野康夫．2004．北海道の針葉樹林におけるトドマツ・エゾマツ実生の定着に対する林床植生とリターの阻害効果．日本生態学会誌 **54** : 105–115.
宮脇　昭（編）．1983．日本植生誌　中国．540 pp．至文堂，東京．
宮脇　昭・奥田重俊・望月陸夫．1994．日本植生便覧　改訂新版．910 pp．至文堂，東京．
Nagaike, T., Kamitani, T. and Nakashizuka, T. 1999. The effect of shelterwood logging on the diversity of plant species in a beech (*Fagus crenata*) forest in Japan. For. Ecol. Manage. **118** : 161–171.
中川重年．1996．再生の雑木林から．205 pp．創森社，東京．
中池敏之．1992．新日本植物誌　シダ篇　改訂増補版．868 pp．至文堂，東京．
中西　哲．1983．ブナ・ミズナラ林の植生と植物．中西　哲・大場達之・武田義明・服部　保（編）．日本の植生図鑑Ⅰ森林，pp.77–108．保育社，大阪．
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. and Numata, M. 1982. Regeneration process of climax beech forests 1. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. Jap. J. Ecol. **32** : 57–67.
Narukawa, Y. and Yamamoto, S. 2001. Effects of dwarf bamboo (*Sasa* sp.) and forest floor microsites on conifer seedling recruitment in a subalpine forest, Japan. For. Ecol. Manage. **163** : 61–70.
大場達之．1985．日本と世界のブナ林　その植生．梅原　猛・安田喜憲・南木睦彦・岡本素治・渡辺誠・市川健夫・太田　威・石川純一郎・中川重年・斉藤　功・大場達之・西口親雄・泉　祐一・四手井綱英（編）．ブナ帯文化，pp.201–230．思索社，東京．
大井次三郎・北川政夫．1992．新日本植物誌　顕花篇．1716 pp．至文堂，東京．
奥富　清．1998．二次林の自然保護．沼田　眞（編）．自然保護ハンドブック，pp.392–417．朝倉書店，東京．
Peters, R., Nakashizuka, T. and Ohkubo, T. 1992. Regeneration and development in beech-dwarf bamboo forest in Japan. For. Ecol. Manage. **55** : 35–50.
斉藤　修・星野義延・辻　誠治・菅野　昭．2004．関東地方におけるコナラ二次林の 20 年以上経過後の種多様性及び種組成の変化．植生学会誌 **20** : 83–96.
Sasaki, Y. 1970. Versuch zur systematischen und Buchenwaldgesellschaften. Vegetatio **20** : 214–249.
佐々木好之．1973．温帯（冷温帯）の植物社会．佐々木好之（編）．植物社会学，pp.26–33．共立出版，東京．

島野光司．1999．日本海型ブナ林における雪の働き．植物地理・分類研究 **47** : 97–106.

島野光司・沖津　進．1994．関東周辺におけるブナ自然林の更新．日本生態学会誌 **44** : 283–291.

鈴木秀夫．1962．日本の気候区分．地理学評論 **35** : 205–211.

鈴木時夫．1949．北海道檜山地方のブナ林に就いて．日本林学会誌 **31** : 133–145.

Takahashi, K. 1997. Regeneration and coexistence of two subalpine conifer species in relation to dwarf bamboo in the understorey. J. Veg. Sci. **8** : 529–536.

武田義明・中西　哲．1984．北海道のブナ林に関する植物社会学的研究．神戸大学教育学部研究集録（72）：145–154.

Taylor, A. H. and Qin, Z. 1988. 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. and Liu, J. 1996. Structure and dynamics of subalpine forests in the Wang Lang Natural Reserve, Sichuan, China. Vegetatio **124** : 25–38.

津田　智・後藤　晋・高橋康夫・笠原久臣・澤田佳宏・安島美穂．2002．北海道中央部の針広混交林における山火事から 87 年が経過した森林群落の植生．植生学会誌 **19** : 125–130.

山本勝利・趙　賢一・大塚生美・福留晴子・加藤好武・大久保　悟．2000．比企丘陵における里山林の構造と変化が林床植物に及ぼす影響．ランドスケープ研究 **63** : 765–770.

Yamamoto, S., Nishimura, N. and 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.

山崎　寛・青木京子・服部　保・武田義明．2000．里山の植生管理による種多様性の増加．ランドスケープ研究 **63** : 481–484.

柳谷新一・金豊太郎・小西　明．1971．ブナ天然林の林床植生と更新の特性，とくにササ植相について．日本林学会誌 **53** : 146–148.

（Received May 18, 2007 ; accepted August 16, 2007）