関西自然保護機構会誌 28（2）：141－161，2007

原　著

兵庫県北部におけるトチノキ林の種多様性

神戸大学大学院総合人間科学研究科* 窪　田　圭　多
神戸大学発達科学部　武　田　義　明

A study on plant diversity of *Aesculus turbinate* forest in northern Hyogo Prefecture, Japan. Kubota Keita（*Guraduate School of Cultural Studies and Human Sciences, Kobe University*）and Yoshiaki Takeda（*Faculty of Human Development, Kobe University*）

To clarify the species diversity of plants in *Aesculus turbunata* forest, We surveyed the vegetation phytosociologically and examined the number of species per area in *A. turbunata* forest and *Fagus crenata* forest of Northern area of Hyogo Prefecture. From phytosociological records of these forests, *Polystichum tripteron-Aesculus turbinata* community and *Sasa kurilensis* - *Fagetum crenatae* community were recognized by floristic compositon. And the former was distinguished to *Meliosma tenuis* lower unit and *Pterocarya rhoifolia* lower unit, and the latter divided into *Meliosma tenuis* lower unit and *Pterocarya rhoifolia* lower unit. The number of species in the stands（quadrat size 100㎡）was compared among the four lower units. Consequently, there is the highest number of species in *M. tenuis* lower unit（46.0 species / 100㎡），and following by *M. salicifolia* lower unit（33.5），*A. rufinerve* lower unit（28.0），and *P. rhoifolia* lower unit（27.5）. The diversity index 1/D and J' of the *A. turbinate* forest are larger than the *F. crenata* forest. We assumed that it is because of thick coverage of *Sasa kurilensis* making the degree of equality down in the *F. crenata* forest, while the *A. turbinata* forest has the various micro-environments that formed by disturbance. As a reason of why species diversity of the stands of *M. tenuis* lower unit is higher than that of *P. rhoifolia* lower unit, following two points are considered.（1）Since many rocks occupy the surface of stands of *P. rhoifolia* lower unit, there is little soil that required for a plant, so few species can grow in it.（2）In the stands of *M. tenuis* lower unit, because some trees other than *A. turbinata* were removed by human activities, it is considered that the herb layer had been received much sunlight.

はじめに

近年，河川環境の保全が叫ばれ，その保全事業が進められるなか，渓畔林，山地河畔林，河畔林，湿性林などの水辺林研究のニーズが高まっている（崎尾，2002）。水辺域における植物の種多様性は，一般に，他と比較して高いといわれているものの，河川周辺の河畔林は高度な土地利用政策によって，また，渓流域の渓畔林は伐採や針葉樹の一斉拡大造林，さらに道路建設によって減少しており（崎尾ほか，1995），早急にその種多様性の現状を明らかにし，保全する必要がある。

崎尾（2002）は，渓畔林を河川上流域の谷底や谷底斜面に成立する水辺林と定義しており，北日本や日本海側の積雪地帯では，サワグルミ（*Pterocarya rhoifolia*），トチノキ（*Aesculus turbinata*），カツラ（*Cercidiphyllum japonicum*）が林冠の主要な構成種となる。兵庫県北部地域では，トチノキ

関西自然保護機構業績　第397号　関西自然保護機構研究助成No.71　＊現所属　滋賀県東近江地域振興局

やサワグルミの優占する渓畔林がみられる。

渓畔林の種多様性については，Suzuki et al.（2002）の研究があり，渓畔林の種多様性は，多様な撹乱によってつくりだされた複雑な土壌環境が異なる種のニッチを提供しているからであるということを述べている。しかし，この研究は樹木種のみを対象としており，シダ類をはじめ，湿性地を好む草本が極めて多いといわれる渓畔林（中西ほか，1983）のシダ類と草本類も含めた種多様性はまだ明らかにされていない。また，谷沿いのササ類の少ない湿った林では，春植物が出現することがあるため（大場，1985），春植物のような季節的消長を示す種を含めた種多様性も明らかにする必要がある。また，トチノキは，その堅果が食糧となることから，トチノキ林は食糧供給源として積極的に守られた自然林といわれ（守山，1988），その生態系の成立維持の要因に人為的な影響が含まれている可能性がある。トチノキ林の種多様性を明らかにする上で，トチノキ林の成立や生態系の維持プロセスおける人為影響も考慮する必要がある。兵庫県北部地域では，現在でもトチの実をトチ餅などの食糧として利用する文化があり，今後のトチノキ林の種多様性の保全と利用を考える上でも，トチノキ林の種多様性の現状を明らかにすることは重要であると考える。そこで本研究では，トチノキ林の種組成と種多様性を明らかにし，また，トチノキ林の種多様性に大きな影響をおよぼす要因について明らかにすることを目的とした。また，トチノキ林の比較対象として，同地域の代表的な自然林であるブナ林を用いて比較，検討を行った。

本論文をまとめるにあたり，姫路工業大学自然・環境科学研究所の服部保博士，石田弘明氏，兵庫県立人と自然の博物館の橋本佳延氏，神戸大学植生学研究室の卒業生の方々には，有益な助言をいただいた。園田学園女子大学短期大学部の前田常雄助教授，兵庫県立農林水産技術センターの谷口真吾氏，民宿「まるや山荘」主人の田中眞雄氏，兵庫県温泉町役場には，調査地の情報をいただいた。また，神戸大学発達科学部植生学研究室の学生諸氏には現地調査・資料整理などで協力いただいた。皆様に心よりお礼申し上げます。なお，本研究の一部には，関西自然保護機構の研究助成金（平成15年度）を使用した。

調査地概要

調査地の位置

調査地は兵庫県北部の但馬地域（城崎郡，養父郡，美方郡※）と，西播磨地域（宍粟郡※）の山地渓谷に点在する，22ヶ所のトチノキ優占林（海抜440m～890m）と，鳥取県との県境近くに位置する，扇ノ山および氷ノ山のブナ優占林（標高1060m～1280m）である（図1，表1）。（※ 調査地の地名については、調査時における合併前の地名で表す）

調査地の地質

本調査地は中国山地の東端に位置しており，地質は兵庫県土木地質図編纂委員会（1996）によると，但馬地域南部に，古生代の地層である舞鶴帯が南西方向に広がっており，その間に，古第三紀の和田山花崗岩が貫入している。一方，その北部の蘇武岳（1074m），妙見山（1139m）の山塊は古第三紀末から新第三紀初期の山陰型花崗岩や北但馬層群（火山岩と礫岩・凝灰岩の互層）からなっている。また，扇ノ山（1309m）から氷ノ山（1510m）に至る山塊では上記の北但馬層群の上に，火山噴出物や礫岩などを主体とした照来層群が被い，さらにその後に噴出したと考えられる鮮新世火山岩類や第四期火山岩類が現在の表層を形づくっている。

調査地の気候・気象

調査地の気候は裏日本気候区から準裏日本気候区（鈴木，1962）に属する。各調査地点から比較的近い村岡（美方郡村岡町，北緯35° 27′，東経134° 36′，海抜213m）の気象データ（気象庁編1958）から気温減率を用いて，暖かさの指数と寒さの指数（吉良，1948）を計算すると，今回調査したトチノキ優占林では，暖かさの指数73～93℃・month，寒さの指数－23～－13℃・month であり，同様に今回調査したブナ優占林では，暖かさの指数55～63℃・month，寒さの指数－36～－29℃・month である。年降水量は村岡において2267㎜であり（気象庁，1959），12月から3月は降雪が多く，積雪の深さの最大は約1mに達する。

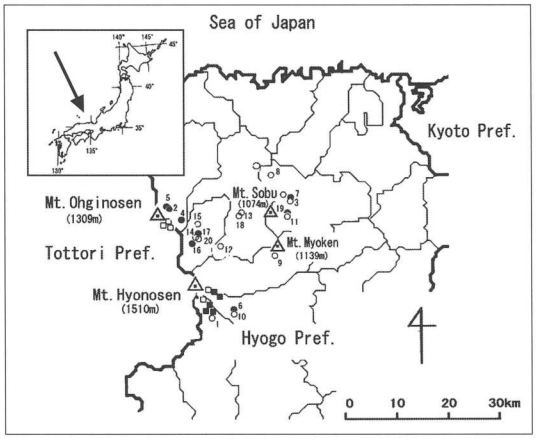


図1. 兵庫県北部におけるトチノキ林とブナ林の調査地点．○：トチノキ－ジュウモンジシダ群落・ミヤマハハソ下位単位．●：トチノキ－ジュウモンジシダ群落・サワグルミ下位単位．□：ブナ－チシマザサ群落・タムシバ下位単位．■：ブナ－チシマザサ群落・ウリハダカエデ下位単位．

表1. 兵庫県北部において調査したトチノキ林の概要．

調査地No.	地名	面積（㎡）	種数	標高（m）	植生のタイプ
1	波賀町坂ノ谷	10,798	145	820-890	ミヤマハハソ下位単位
2	温泉町霧ヶ滝	10,500	73	650-700	サワグルミ下位単位
3	日高町万場	9,515	139	700-780	ミヤマハハソ下位単位
4	温泉町菅原	8,590	62	810-840	サワグルミ下位単位
5	温泉町赤滝	7,390	69	690-730	サワグルミ下位単位
6	大屋町横行	3,465	92	630-660	ミヤマハハソ下位単位
7	日高町万場	3,460	74	670-700	サワグルミ下位単位
8	日高町稲葉	2,640	115	590-610	ミヤマハハソ下位単位
9	日高町妙見山	2,230	105	600-660	ミヤマハハソ下位単位
10	大屋町横行	2,080	47	600-630	サワグルミ下位単位
11	日高町阿瀬渓谷	2,000	98	440-460	ミヤマハハソ下位単位
12	村岡町大沼	1,980	102	840-850	ミヤマハハソ下位単位
13	村岡町瀞川	1,200	107	710-730	ミヤマハハソ下位単位
14	美方町吉滝	1,200	86	630-650	ミヤマハハソ下位単位
15	美方町小長タワ	1,140	96	770-800	ミヤマハハソ下位単位
16	美方町仏ノ尾	1,000	46	700-730	サワグルミ下位単位
17	美方町吉滝	800	59	630-640	ミヤマハハソ下位単位
18	村岡町瀞川	540	78	690-710	ミヤマハハソ下位単位
19	日高町阿瀬渓谷	418	48	420-440	サワグルミ下位単位
20	美方町吉滝	390	41	630-640	サワグルミ下位単位

調査地の植生

但馬地域の植生は古くからさまざまな形で人間の影響を受けてきたため，現存植生は平地では水田や畑に，また，丘陵や山地ではアカマツ，コナラ，アベマキなどの二次林や，スギ，ヒノキの植林などの代償植生によって占められている。したがって，その土地本来の自然植生は人手の及びにくい場所にごく断片的に残っているのみである。山地の自然植生は，ブナやミズナラの優占する夏緑樹林が氷ノ山や扇ノ山などの山地上部にみられる。また，比較的標高の高い渓谷では，サワグルミ，トチノキ，フサザクラなどからなる渓畔林がみられる。

調査方法および解析方法

植生調査

調査はトチノキが林冠の被度50%以上を占めるトチノキ優占林と，ブナが同様に優占するブナ優占林で行った。2002年4～10月，2003年4～8月に，地形や群落相観が一様な部分に面積100㎡の調査区（10m×10m）を合計86地点に設置し，植物社会学的手法（Braun-Blanquet，1964）による調査を行った。各調査区において群落の階層を，高木層（T1：Tree layer），亜高木層（T2：Subtree layer），第1低木層（S1：1st shrub layer），第2低木層（S2：2nd shrub layer），草本層（H：Herb layer）に区分し，それぞれの階層の高さおよび全植被度と，各階層に出現した維管束植物の優占度と群度を測定した。ただし，階層構造は相対的で林分の状態により決定したため，調査地ごとに異なる。

植物の学名および種名は，大井・北川（1992）および中池（1992）に従った。

本調査で得た夏季（7月から10月）と春季（4月から6月）の植生資料について，それぞれ表操作を行い，群落を区分した（Mueller-Dombois & Ellenberg，1974）。

露岩率調査

上記の植生調査の際，各調査地点の環境傾度として地表面の岩塊の量を測定した。トチノキ林の地表面の状態は露出した岩塊が多くみられる所からほとんど岩塊がない所まで様々であり，岩塊の量が林床植生の種組成と種多様性に影響を与えている可能性がある。岩塊の量と植生の関係については，亜高山帯針葉樹林の成立要因に関する研究がある（Franklin et al.，1979；浅見ほか，1987）。岩塊の量の測定について，本研究では浅見ほか（1987）の方法に従い，直径20㎝以上の岩が調査地の表面を占める割合（%）として定義し，目測により推定した。本研究ではこの値を岩塊率（Stoniness ratio）とし，さらに，岩のサイズに関係なく露出するすべての岩が占める割合を露岩率（Rock ratio）と定義し（栗山，未発表），同様に推定した。また，直径20㎝以下の岩については，転石率（Gravel ratio）とした。これは，転石率＝露岩率－岩塊率によって求められる。

植物相調査

2002年7～10月と，2003年7～8月に，20箇所のトチノキ優占林分（図1，表1）において，2～3人で林内をできる限りくまなく歩き，出現した維管束植物の種名を記録した。

林分面積の測定

トチノキ林の種多様性と面積の関係を調査するために各トチノキ優占林分の面積を測定した。トチノキ優占林分は林冠の植被率50%以上でトチノキが優占する樹林範囲とした。ブナ林についても同様に設定した。小面積の林分は実測し，大面積の林分は現地調査によって2万5千分の1の地形

図上に林分の広がりを記入し，室内でプラニメーターを用いて面積を計測した。

種多様度の解析方法

種多様性の2つの側面である，“種の豊かさ”と“均等性”を評価するために以下の指数を用いた。

（1）種数を表示する指数

（a）種数－面積関係に基づくGleason（1922）のモデル

計算式は以下の通りである。

$S = C + Z \log A$

S：種数，A：面積，C，Z：定数

なお，本研究では，トチノキ林の比較対象として，扇ノ山の孤立ブナ林（森　未発表）を用いた。

（b）単位面積あたりの出現種数

上記の植生調査の結果から単位面積（100㎡）あたりの出現種数を求めた。また，植生調査の際に設定した5つの階層ごとにそれぞれの出現種数を求めた。

（2）各種の優占度を考慮した指数

（a）逆Simpson指数（1/D）

各種の優占度は相対被度Piを用いた。相対被度Piは，植生調査の際に記録した各種の被度階級値を中央値（被度5＝87.5%，被度4＝62.5%，被度3＝37.5%，被度2＝17.5%，被度1＝7.5%，被度＋＝2.5%）に変換して求めた。計算式は以下の通りである。

$D = 1/\Sigma(pi)^2$　　Pi：相対被度

（b）均衡度指数（J'）

各種の相対優占度は上記と同様に相対被度Piを用いた。計算式は以下の通りである。

$J' = H'/H'_{max}$ ただし $H'_{max} = \ln S$

$H' = -\Sigma(Pi)\ln(Pi)$　Pi：相対被度

J'は値が0～1で構成種すべてが同じ相対優占度のとき最大値1をとる。

聞き取り調査・文献調査

トチノキ林における種多様性と人為影響の関係を調べるため，トチノキ林の維持管理に直接関わっていた人を対象に，過去のトチノキ林の維持管理等について聞き取り調査を行った。また，トチノキ林に関する人文地理学的な文献も人為影響の参考とした。

結　果

群落区分

夏期（7～10月）に得られた植生調査資料を表操作によって整理した結果，以下に示すように，トチノキ林はトチノキ－ジュウモンジシダ群落に，ブナ林はブナ－チシマザサ群落に区分された。それぞれの群落はさらに下位単位に区分された。（表2）。

A．トチノキ－ジュウモンジシダ群落
　A－1．ミヤマハハソ下位単位
　A－2．サワグルミ下位単位
B．ブナ－チシマザサ群落
　B－1．タムシバ下位単位
　B－2．ウリハダカエデ下位単位

A．トチノキ－ジュウモンジシダ群落（表2）

識別種：

トチノキ，エゾアジサイ，ハイイヌガヤ，ジュウモンジシダ，ウリノキ，サカゲイノデ，ミゾシダ，キヨタキシダ，マタタビ，ハナイカダ，ミヤマイラクサ，リョウメンシダ，ヤブデマリ，ムカゴイラクサ，チャボガヤ，ミズヒキ

表2． 夏～秋季のトチノキ－ジュウモンジシダ群落とブナ－チシマザサ群落の総合常在度表.

A :トチノキ－ジュウモンジシダ群落 *Polystichum tripteron* –*Aesculus turbinata* community
A-1 : ミヤマハハソ下位単位 *Meliosma tenuis* lower unit
A-2 : サワグルミ下位単位 *Pterocarya rhoifolia* lower unit
B :ブナ－チシマザサ群落 *Sasa kurilensis* – *Fagetum crenatae* community
B-1 : タムシバ下位単位 *Magnolia salicifolia* lower unit
B-2 : ウリハダカエデ下位単位 *Acer rufinerve* lower unit

Community		A		B	
Subordinate unit		A-1	A-2	B-1	B-2
No. of Releve		31	17	16	15
Differential Species of *Polystichum tripteron* –*Aesculus turbinata* community トチノキ－ジュウモンジシダ群落識別種					
Aesculus turbinata	トチノキ	V	V	·	·
Hydrangea macrophylla var. *megacarpa*	エゾアジサイ	V	IV	II	II
Cephalotaxus harringtonia var. *nana*	ハイイヌガヤ	V	V	·	·
Polystichum tripteron	ジュウモンジシダ	V	V	·	·
Alangium platanifolium var. *trilobum*	ウリノキ	V	V	·	·
Polystichum retroso-paleaceum	サカゲイノデ	V	V	·	·
Leptogramma pozoi subsp. mollissima	ミゾシダ	V	III	·	·
Diplazium squamigerum	キヨタキシダ	IV	III	I	·
Actinidia polygama	マタタビ	V	II	·	·
Helwingia japonica	ハナイカダ	IV	II	·	·
Laportea macrostachya	ミヤマイラクサ	IV	II	·	·
Arachniodes standishii	リョウメンシダ	III	IV	·	·
Viburnum plicatum var. *tomentosum*	ヤブデマリ	II	IV	·	·
Laportea bulbifera	ムカゴイラクサ	III	II	·	·
Torreya nucifera var. *radicans*	チャボガヤ	III	II	·	·
Polygonum filiforme	ミズヒキ	III	II	·	·
Differential Species of *Meliosma tenuis* lower unit ミヤマハハソ下位単位識別種					
Oxalis griffithii	ミヤマカタバミ	II	II	·	·
Meliosma tenuis	ミヤマハハソ	V	II	II	I
Disporum sessile	ホウチャクソウ	V	I	I	I
Sambucus sieboldiana	ニワトコ	IV	II	I	I
Euonymus oxyphyllus	ツリバナ	IV	I	I	I
Viola vaginata	スミレサイシン	IV	I	·	·
Styrax obassia	ハクウンボク	III	I	I	·
Plectranthus longitubus	アキチョウジ	IV	I	·	·
Ligustrum tschonoskii	ミヤマイボタ	IV	I	I	I
Carex dolichostachya var. *glaberrima*	ミヤマカンスゲ	III	I	I	I
Dioscorea septemloba	キクバドコロ	IV	I	·	·
Panax japonicus	トチバニンジン	III	·	I	I
Astilbe thunbergii var. *congesta*	トリアシショウマ	III	I	·	·
Aucuba japonica var. borealis	ヒメアオキ	III	·	I	·
Cacalia delphiniifolia	モミジガサ	III	I	·	·
Sasa palmata	チマキザサ	III	I	·	·
Chloranthus serratus	フタリシズカ	III	I	·	·
Elatostema umbellatum var. *majus*	ウワバミソウ	III	I	·	·
Zanthoxylum piperitum	サンショウ	III	I	·	·
Dumasia truncata	ノササゲ	III	·	·	·
Cornus kousa	ヤマボウシ	II	·	·	I
Osmunda japonica	ゼンマイ	III	·	·	·
Salvia nipponica	キバナアキギリ	II	·	·	·
Differential Species of *Pterocarya rhoifolia* lower unit サワグルミ下位単位識別種					
Deinanthe bifida	キンバイソウ	I	III	·	·
Dryopteris crassirhizoma	オシダ	r	III	·	I
Pterocarya rhoifolia	サワグルミ	I	III	·	·
Ulmus laciniata	オヒョウ	I	III	·	·
Asplenium scolopendrium	コタニワタリ	·	II	·	·
Diplazium nipponicum	オニヒカゲワラビ	·	II	·	·
Euonymus melananthus	サワダツ	·	II	·	·
Pilea japonica	ヤマミズ	·	II	·	·

r : 出現率5%以下

表２．続き

Community		A		B	
Subordinate unit		A-1	A-2	B-1	B-2
No. of Releve' s		31	17	16	15
Differential Species of *Sasa kurilensis – Fagetum crenatae* community ブナ－チシマザサ群落識別種					
Fagus crenata	ブナ	r	·	V	V
Sasa kurilensis	チシマザサ	r	·	V	V
Viburnum furcatum	オオカメノキ	II	I	V	V
Ilex crenata var. *paludosa*	ハイイヌツゲ	I	I	V	V
Clethra barbinervis	リョウブ	I	I	V	IV
Smilacina japonica	ユキザサ	III	·	V	V
Acanthopanax sciadophylloides	コシアブラ	r	·	V	V
Prunus grayana	ウワミズザクラ	II	·	IV	IV
Sorbus commixta	ナナカマド	r	I	IV	V
Arachniodes mutica	シノブカグマ	·	·	V	III
Acer micranthum	コミネカエデ	r	·	V	III
Ilex leucoclada	ヒメモチ	r	·	V	II
Tripterospermum japonicum	ツルリンドウ	I	·	IV	II
Symplocos coreana	タンナサワフタギ	r	·	III	II
Skimmia japonica var. *intermedia f. repens*	ツルシキミ	·	·	II	II
Hydrangea paniculata	ノリウツギ	·	·	II	II
Peracarpa carnosa var. *circaeoides*	タニギキョウ	r	·	II	II
Rubus pectinellus	コバノフユイチゴ	·	·	II	II
Differential Species of *Magnolia salicifolia* lower unit タムシバ下位単位識別種					
Plagiogyria semicordata subsp. *matsumureana*	ヤマソテツ	II	·	V	II
Magnolia salicifolia	タムシバ	·	·	IV	·
Acer japonicum	ハウチワカエデ	I	·	IV	I
Fraxinus lanuginosa	コバノトネリコ	I	I	III	I
Disporum smilacinum	チゴユリ	I	·	IV	II
Struthiopteris niponica	シシガシラ	I	·	V	I
Rhus trichocarpa	ヤマウルシ	·	·	V	I
Hamamelis japonica var. *obtusata*	マルバマンサク	I	·	IV	·
Vaccinium japonicum	アクシバ	r	·	IV	I
Lepisorus ussuriensis var. *distans*	ミヤマノキシノブ	r	·	III	I
Ribes ambiguum	ヤシャビシャク	·	I	III	I
Ilex geniculata	フウリンウメモドキ	r	·	III	·
Goodyera foliosa	アケボノシュスラン	I	I	II	·
Viscum album var. *coloratum*	ヤドリギ	·	·	III	·
Sorbus alnifolia	アズキナシ	·	·	III	·
Lycopodium serratum	トウゲシバ	r	·	II	·
Viburnum urceolatum var. *procumbens*	ミヤマシグレ	·	·	II	·
Differential Species of *Acer rufinerve* lower unit ウリハダカエデ下位単位識別種					
Acer rufinerve	ウリハダカエデ	I	·	I	V
Quercus mongolica var. *grosseserrata*	ミズナラ	I	·	I	III
Euonymus lanceolatus	ムラサキマユミ	II	·	·	II
Acer shirasawanum	オオイタヤメイゲツ	I	·	I	III
Monotropastrum globosum	キンリョウソウ	·	·	I	III
Tilia japonica	シナノキ	·	·	I	III
Companions 随伴種					
Lindera umbellata	クロモジ	V	III	V	V
Rhus ambigua	ツタウルシ	IV	IV	V	V
Hydrangea petiolaris	ゴトウヅル	IV	IV	IV	II
Schizophragma hydrangeoides	イワガラミ	III	II	V	V
Polypodium fauriei	オシャグジデンダ	III	IV	II	I
Cornus controversa	ミズキ	II	II	III	II
Stachyurus praecox	キブシ	III	II	·	I
Callicarpa japonica	ムラサキシキブ	II	III	·	I
Euonymus alatus f. ciliato-dentatus	コマユミ	III	II	I	I
Acer mono	イタヤカエデ	II	II	·	II
Paris tetraphylla	ツクバネソウ	I	·	III	II
Polygonum cuspidatum	イタドリ	II	·	I	II
Acer sieboldianum	コハウチワカエデ	I	I	II	II
Arisaema sp.	テンナンショウsp.	II	II	·	I

r：出現率5%以下

上記の識別種によりトチノキ－ジュウモンジシダ群落が区分された。

本群落はさらに以下の2下位単位に分けられた。

A－1．ミヤマハハソ下位単位

識別種：

ミヤマハハソ，ミヤマカタバミ，ホウチャクソウ，ニワトコ，ツリバナ，スミレサイシン，ハクウンボク，アキチョウジ，ミヤマイボタ，ミヤマカンスゲ，キクバドコロ，トチバニンジン，トリアシショウマ，ヒメアオキ，モミジガサ，チマキザサ，フタリシズカ

本下位単位は，上記の識別種を持つことで次のサワグルミ下位単位と区分された。階層構造は3～5層で亜高木層や第一低木層を欠くものが多く，高木層は平均23mである。高木層の植被率は平均94%であり，トチノキが優占する。亜高木層は，高さが平均13m，植被率が平均12%であり，ゴトウヅル，ツタウルシなどのつる植物や，オシャグジデンダなど，着生のシダ類の出現頻度は比較的高いものの，ミズキやエゾエノキなどの高木種や亜高木種の出現頻度は低い。第1低木層は高さが平均4.6m，平均植被率が23%であり，ツリバナやハクウンボク，ミヤマハハソなどが出現し，第2低木層は，高さが平均1.8m，平均植被率が41%であり，ハイイヌガヤ，ウリノキ，クロモジなどが出現する。また，草本層は高さが平均0.6m，平均植被率が53%であり，ミヤマカタバミ，スミレサイシンなどのほか，ジュウモンジシダやキヨタキシダなどのシダ類が多い。100㎡あたりの出現種数は，14～82種（平均47.6種）である。本下位単位の成立する地形的な立地は，主に下部谷壁斜面や谷頭凹地の急斜面（平均傾斜角33.5°）であり，日高町，村岡町，関宮町に比較的多く見られる。

A－2．サワグルミ下位単位

識別種：

ギンバイソウ，オシダ，サワグルミ，オヒョウ，コタニワタリ，オニヒカゲワラビ，サワダツ，ヤマミズ

本下位単位は，上記の識別種を持つことによって区分された。階層構造は3～5層で，亜高木層や第一低木層を欠く地点が比較的多く，高木層の高さは平均24mである。高木層の平均植被率は91%であり，トチノキとサワグルミが優占する。亜高木層の高さは平均12mであり，平均植被率は8%であり，ミヤマハハソ下位単位と同様に，木本つる植物や着生シダ類が出現する。第1低木層は高さが平均4.8m，平均植被率が15%であり，エゾエノキやサワグルミなどが出現するが出現頻度は低い。第2低木層は高さが平均1.9m，平均植被率が35%であり，ミヤマハハソ下位単位と同様にハイイヌガヤ，ウリノキ，クロモジが出現するほか，オヒョウが出現する。草本層は，高さが平均0.7m，平均植被率が45%であり，オシダ，サカゲイノデ，ミヤマイラクサ，ギンバイソウなどが出現する。100㎡あたりの出現種数は，15～36種（平均28.1種）である。本下位単位の成立する地形的な立地は，主に下部谷壁斜面や谷底面の岩角地で平均傾斜角は29.5°である。温泉町，美方町，大屋町に比較的多くみられる。

B．ブナ－チシマザサ群落（表2）

標徴種および識別種：

チシマザサ，ブナ，リョウブ，コシアブラ，ナナカマド，ウワミズザクラ，コミネカエデ，ヒメモチ，ノリウツギ，シノブカグマ，ツルリンドウ

上記の識別種によりブナ－チシマザサ群落が区分された。高木層のほとんどでブナが優占するが，

ミズナラが優占する地点もみられる。低木層でチシマザサが優占し，オオカメノキ，ナナカマド，コシアブラのほか，ヒメモチなどが高い出現頻度でみられる。また，草本層は，ユキザサや，シノブカグマが生育する。本群落はさらに以下の2下位単位に分けられた。

B－1．タムシバ下位単位

識別種：

ヤマソテツ，タムシバ，ハウチワカエデ，コバノトネリコ，シシガシラ，ヤマウルシ，マルバマンサク，アクシバ，ミヤマノキシノブ，ヤシャビシャク，フウリンウメモドキ，アケボノシュスラン，ヤドリギ，アズキナシ，トウゲシバ，ミヤマシグレ

本下位単位は，上記の識別種を持つことによって区分された。階層構造は4～5層で，高木層の高さは平均23mである。高木層の平均植被率は85%であり，ブナが優占する。亜高木層と第1低木層は，コシアブラ，オオカメノキ，ハウチワカエデ，リョウブなどがみられ，亜高木層は，高さが平均12m，平均植被率が10%であり，第1低木層は，高さが平均6m，平均植被率が35%である。第2低木層は，高さが平均2.5m，平均植被率73%であり，チシマザサが高い被度で繁茂している。草本層は高さが平均0.6m，平均植被率24%であり，ハイイヌガヤやヒメモチのほか，ユキザサ，シノブカグマ，ヤマソテツなどがみられる。出現種数は，29～47種（平均34.4）である。本下位単位は氷ノ山と扇ノ山のやや湿潤な斜面中腹にみられた。平均傾斜角は，28.6°である。

B－2．ウリハダカエデ下位単位

識別種：

ウリハダカエデ，ミズナラ，ムラサキマユミ，オオイタヤメイゲツ，ギンリョウソウ，シナノキ

本下位単位は，上記の識別種を持つことによって区分された。階層構造は4～5層で，高木層の高さは平均25mである。高木層の平均植被率は80%であり，ブナが優占し，ミズナラも混生する。亜高木層を欠くことが多く，高さが平均9m，平均植被率が11%である。低木層は背の高いチシマザサが高い被度で被っており，そのほかクロモジ，ウリハダカエデ，コシアブラ，リョウブなどがみられる。第1低木層の高さは平均6m，平均植被率は35%であり，第2低木層の高さは平均2.5m，平均植被率73%である。草本層は，高さが平均0.6m，平均植被率24%であり，ハイイヌツゲやツタウルシ，ユキザサなどが出現する。現種数は，15～36種（平均26.7種）である。本下位単位は，氷ノ山の緩傾斜地（平均傾斜角度15.9°）に比較的多くみられた。

トチノキ林とブナ林の春季相

春季（4～6月）に調査した地点の植生資料を表操作した結果，以下に示すように，トチノキ林はのトチノキ－ジュウモンジシダ群落に，ブナ林はブナ－チシマザサ群落に区分され，トチノキ－ジュウモンジシダ群落は，さらに，2下位単位に区分された（表3）。

A．トチノキ－ジュウモンジシダ群落

A－1．ミヤマハハソ下位単位

A－2．典型下位単位

B．ブナ－チシマザサ群落

A．トチノキ－ジュウモンジシダ群落（表3）

識別種：

トチノキ，ハイイヌガヤ，ジュウモンジシダ，スミレサイシン，サカゲイノデ，ウリノキ，ヒメアオキ，ツリバナ，ミヤマイボタ，ミヤマイラクサ，ウバユリ，オシャグジデンダ，ハナイカダ，ホウチャクソウ，ヤマルリソウ，ギンバ

表3．春季のトチノキ－ジュウモンジシダ群落とブナ－チシマザサ群落の総合常在度表.

A : *Polystichum tripteron*－*Aesculus turbinata* community　トチノキ－ジュウモンジシダ群落
A-1 : *Meliosma tenuis* lower unit　ミヤマハハソ下位単位
A-2 : Typical lower unit　典型下位単位
B : *Sasa kurilensis* － *Fagetum crenatae* community　ブナ－チシマザサ群落

Community		A		B
Subordinate unit		A-1	A-2	
No. of Releve		13	5	10
Differential Species of *Polystichum tripteron* －*Aesculus turbinata* トチノキ－ジュウモンジシダ群落識別種				
Aesculus turbinata	トチノキ	V	V	·
Cephalotaxus harringtonia var. *nana*	ハイイヌガヤ	V	V	·
Polystichum tripteron	ジュウモンジシダ	V	IV	·
Viola vaginata	スミレサイシン	IV	I	·
Polystichum retroso-paleaceum	サカゲイノデ	IV	I	·
Alangium platanifolium var. *trilobum*	ウリノキ	IV	III	·
Aucuba japonica var. *borealis*	ヒメアオキ	IV	I	I
Euonymus oxyphyllus	ツリバナ	IV	II	·
Ligustrum tschonoskii	ミヤマイボタ	III	III	·
Laportea macrostachya	ミヤマイラクサ	III	III	·
Lilium cordatum	ウバユリ	III	I	·
Polypodium fauriei	オシャグジデンダ	II	III	·
Helwingia japonica	ハナイカダ	III	I	·
Plectranthus inflexus	ヤマハッカ	II	II	·
Disporum sessile	ホウチャクソウ	II	I	·
Omphalodes japonica	ヤマルリソウ	II	I	·
Deinanthe bifida	キンバイソウ	II	II	·
Paeonia japonica	ヤマシャクヤク	II	I	·
Sasa palmata	チマキザサ	II	II	·
Cremastra appendiculata	サイハイラン	II	I	·
Anthriscus sylvestris	シャク	II	I	·
Differential Species of *Meliosma tenuis* lower unit ミヤマハハソ下位単位識別種				
Anemone pseudo-altaica	キクザキイチゲ	III	·	·
Corydalis linearilobа	ヤマエンゴサク	III	·	·
Anemone flaccida	ニリンソウ	III	·	·
Anemone nikoensis	イチリンソウ	II	·	·
Viburnum plicatum var. *tomentosum*	ヤブデマリ	III	·	·
Arachniodes standishii	リョウメンシダ	III	·	·
Stellaria diversiflora	サワハコベ	III	·	I
Meliosma tenuis	ミヤマハハソ	III	·	·
Carex dolichostachya var. *glaberrima*	ミヤマカンスゲ	III	·	·
Stachyurus praecox	キブシ	II	·	·
Differential Species of Sasa kurilensis － Fagetum crenatae community ブナ－チシマザサ群落識別種				
Fagus crenata	ブナ	r	·	V
Sasa kurilensis	チシマザサ	·	·	V
Clethra barbinervis	リョウブ	·	·	V
Sorbus commixta	ナナカマド	·	I	IV
Acanthopanax sciadophylloides	コシアブラ	·	·	IV
Acer shirasawanum	オオイタヤメイゲツ	·	·	IV
Ilex leucoclada	ヒメモチ	·	·	IV
Cornus controversa	ミズキ	I	·	III
Acer micranthum	コミネカエデ	·	·	III
Acer rufinerve	ウリハダカエデ	r	·	III
Monotropastrum globosum	キンリョウソウ	·	·	III
Rhus trichocarpa	ヤマウルシ	·	·	III
Fraxinus lanuginosa	コバノトネリコ	·	·	III
Arachniodes mutica	シノブカグマ	·	·	III
Polygonatum macranthum	オオナルコユリ	·	·	II
Dryopteris expansa	シラネワラビ	·	·	II

r : 出現率5%以下

イソウ，ヤマシャクヤク，チマキザサ，サイハイラン，シャク

上記の識別種によりトチノキ－ジュウモンジシダ群落が区分された。

本群落はさらに以下の2下位単位に分けられた。

A－1．ミヤマハハソ下位単位

識別種：

キクザキイチゲ，ヤマエンゴサク，ニリンソウ，イチリンソウ，ヤブデマリ，リョウメンシダ，サワハコベ，ミヤマハハソ，ミヤマカンスゲ，キブシ

本下位単位は，上記の識別種を持つことで次の典型下位単位と区分された。階層構造は3～5層であり，亜高木層を欠く4層の地点が最も多かった。高木層は，トチノキが優占し，亜高木層は，ツタウルシやゴトウヅルなどの藤本が多い。また，低木層は，ハイイヌガヤ，ウリノキ，ツリバナ，ヤブデマリなどが多く，このほか，チマキザサの出現する地点もみられた。草本層は，サワハコベやミヤマカンスゲのほか，キクザキイチゲ，ヤマエンゴサク，ニリンソウ，イチリンソウといった春植物が出現し，ニリンソウは植被率50%を越える地点もみられた。

A－2．典型下位単位

本下位単位は特に識別種をもたず，ミヤマハハソ下位単位の識別種の欠如によって，同下位単位と区分できる。階層構造は3～5層であり，亜高木層を欠く4層の地点が最も多かった。高木層においてトチノキが優占するほか，亜高木層，低木層の出現種はミヤマハハソ下位単位とほぼ同様であるが，草本層では春植物が出現せず，ジュウモンジシダやミヤマイラクサなどが出現する。

B．ブナ－チシマザサ群落（表3）

識別種：

ブナ，チシマザサ，リョウブ，ナナカマド，コシアブラ，オオイタヤメイゲツ，ヒメモチ，ミズキ，コミネカエデ，ウリハダカエデ，ギンリョウソウ，ヤマウルシ，コバノトネリコ，シノブカグマ，オオナルコユリ，シラネワラビ

本下位単位は，上記の識別種を持つことによって区分された。階層構造は4～5層で，亜高木層を欠く4層の地点が最も多かった。高木層はブナが優占し，亜高木層は，ツタウルシやゴトウヅルなどの藤本が多い。第1低木層は，リョウブ，ナナカマド，コシアブラなどがみられ，第2低木層には，チシマザサが高い被度でみられた。草本層は，オオナルコユリやユキザサなどが出現する。春植物は確認されなかった。

種多様性

（1） 種数面積関係

林分面積調査の結果，ミヤマハハソ下位単位の面積は540～10,800㎡，サワグルミ下位単位は，390～10,500㎡（表1），孤立ブナ林は，870～73,480㎡であった（森，未発表）。植物相調査の結果，各林分に出現した種数は，ミヤマハハソ下位単位のトチノキ優占林分は78～145種，サワグルミ下位単位のトチノキ優占林分は，41～73種，ブナ－チシマザサ群落の孤立林は，34～106種であった。

（2）単位面積あたりの種多様性

（a）単位面積あたりの種数

各植生単位の平均出現種数を表4に示す。出現種数の平均値が大きいものから順に示すと，ミヤマハハソ下位単位（47.6種），タムシバ下位単位（34.4種），ウリハダカエデ下位単位（26.7種），サワグルミ下位単位（26.7種）であった（表4）。ミヤマハハソ下位単位は，出現種数の最少と最大が27～82種と，出現種数のばらつきが大きいもの

表4．100㎡あたりの平均出現種数と多様度指数（1/D，J'）の比較．

	地点数	平均出現種数 (/100㎡)	1/D	J'
トチノキ－ジュウモンジシダ群落				
ミヤマハハソ下位単位	31	47.6	9.5	0.79
サワグルミ下位単位	17	26.7	6.7	0.75
ブナ－チシマザサ群落				
タムシバ下位単位	16	34.4	6.2	0.70
ウリハダカエデ下位単位	15	26.7	5.0	0.68

の，他の群落に比べて出現種数の多い傾向がみられた。またウリハダカエデ下位単位とサワグルミ下位単位は，ほぼ同じ程度の傾向を示し，比較的出現種数が少ない。

（b）逆 Simpson 指数（1/D）

各植生単位における逆 Simpson 指数（1/D）の平均値を表 4に示す。逆 Simpson 指数の平均値の大きいものから順に示すと，ミヤマハハソ下位単位（9.5），サワグルミ下位単位（6.7），タムシバ下位単位（6.2），ウリハダカエデ下位単位（5.0）であった。上記の単位面積あたりの種数で最も多様度の低かったサワグルミ下位単位が 2 番目に高い多様度として評価された。

（c）均衡度指数（J'）

各植生単位における均衡度指数（J'）の平均値を表 4 に示す。均衡度指数（J'）の中央値が大きいものから順に示すと，ミヤマハハソ下位単位（0.79），サワグルミ下位単位（0.75），タムシバ下位単位（0.70），ウリハダカエデ下位単位（0.68）であった。上記の逆 Simpson 指数における結果と同じ順に群落の種多様度が評価された。

露岩率

トチノキ－ジュウモンジシダ群落ミヤマハハソ下位単位の19地点と，サワグルミ下位単位が 6 地点で露岩率，岩塊率を測定した。それぞれの露岩率，岩塊率，転石率の平均を（表 5）に示す。この結果，ミヤマハハソ下位単位の露岩率は，0～40％の範囲であったが，平均値は7.1％と露出している岩石は比較的少なく，一方，サワグルミ下位単位は，35～90％の範囲で，平均値が80.0％と高い値を示した。今回調査した25地点において，露出する岩石は，ほとんどが直径20㎝以上の岩塊であったため，露岩率は，岩塊率とほぼ同じ範囲の値を示し，岩塊率の平均値はミヤマハハソ下位単位で4.3％，サワグルミ下位単位で78.3％であった。また，転石率はミヤマハハソ下位単位で2.8％，サワグルミ下位単位で1.7％と，いずれも低い値を示した。以上のようにトチノキ林では，露岩のほとんどが直径20cm 以上の岩塊であり，ま

表5．トチノキ－ジュウモンジシダ群落の地表面における露岩率，岩塊率，転石率の比較．

	地点数	平均露岩率（％）	平均岩塊率（％）	平均転石率（％）
トチノキ－ジュウモンジシダ群落				
ミヤマハハソ下位単位	19	7.1	4.3	2.8
サワグルミ下位単位	6	80.0	78.3	1.7

た，ミヤマハハソ下位単位では，岩塊が比較的少なく，一方のサワグルミ下位単位では，ミヤマハハソ下位単位に比べて岩塊が多いという傾向がみられた（図2，図3）。

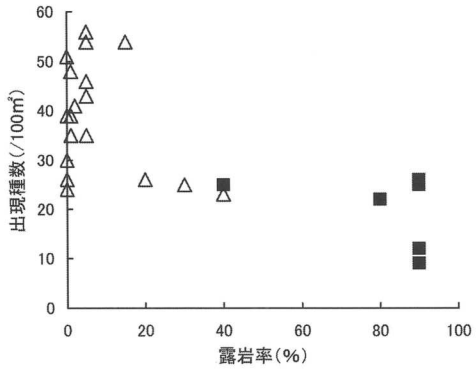


図2． トチノキ－ジュウモンジシダ群落における露岩率と出現種数の関係．△はミヤマハハソ下位単位，■はサワグルミ下位単位を表す．

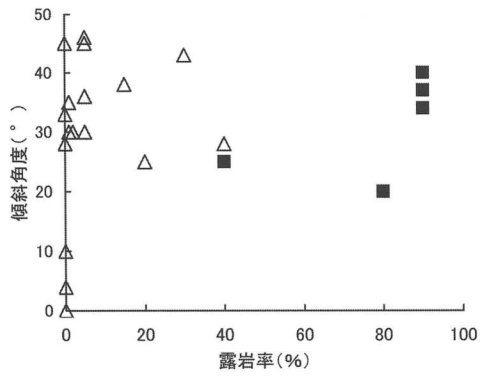


図3． トチノキ－ジュウモンジシダ群落における露岩率と傾斜角度の関係．△はミヤマハハソ下位単位，■はサワグルミ下位単位を表す．

トチノキ林における人間活動

過去のトチノキ林における人間活動について，トチノキ林の維持管理に直接関わった経験を持つ70～80歳代の男性4名から聞き取り調査によって得られた情報を以下に示す。

- 本研究で植生調査を行った15個所のトチノキ林うち過去の所有形態が確認できた8林分（日高町万場，日高町稲葉，関宮町妙見，村岡町大沼，村岡町瀞川，美方町吉滝，三方町小長タワ，大屋町横行）は，すべて集落の共有林であった。
- トチの実を拾うための特別な森林管理はなかった。（日高町万場，村岡町板仕野，村岡町大笹）
- トチノキの伐採は禁止されていた。（日高町万場）
- トチノキ以外の樹木を伐出する際に，トチノキ林内において，障害となる低木等を除くことはあった。（日高町万場）
- トチノキ林で，昭和30年代後半まで炭焼きが行われていた。（日高町万場）
- トチノキは木炭の材料として不適当なため，炭焼きには利用していなかった。（日高町万場）

考　察

トチノキ林の立地

ミヤマハハソ下位単位とサワグルミ下位単位の種組成と種多様性の違いを生じさせる要因として，立地の違いが予想される。両下位単位ともトチノキが優占しているが，サワグルミ下位単位のほうがサワグルミの優占度，出現頻度が高いためである。トチノキとサワグルミの生育立地の違いについては，広木（1987）や大嶋ほか（1990）などの研究がある。大嶋ほか（1990）は，河川の地形を河川撹乱の影響を高頻度で受けている河川部，河川本流の影響を受けない斜面部，これらの移行部的存在を段丘部に区分し，トチノキが斜面部，サワグルミは河川部にそれぞれ分布の中心域をもつことを報告している。さらに，V字状の谷では谷底部平坦地（段丘部，河川部）を欠くために斜面部に成立するトチノキの優占する割合が高くなり，また，河床勾配の緩やかな幅の広い谷では，河川

部に加えて段丘部が広く発達することによりトチノキとサワグルミの双方に生息場所が供給され，全体としては混生する割合が高くなるという（大嶋ほか，1990）。これらの傾向は，本調査地にも当てはまり，ミヤマハハソ下位単位はV字谷の斜面部に，サワグルミ下位単位は河川部から段丘下部に多くみられた。また，各地点の環境傾度として，林床の岩塊率を測定した結果（表6），ミヤマハハソ下位単位では露岩率が低く，土壌が比較的厚く堆積していたが，サワグルミ下位単位は高い露岩率を示し，林分全体の広い範囲にわたって，大量の岩塊が地表面を覆っていた。サワグルミ下位単位のほとんどの林分において，斜面上部に露出した岩盤がみられることから，この岩盤の崩壊によって岩塊が供給されたと推測する。サワグルミは，洪水，山崩れなどの大規模撹乱によってできた裸地に先駆的に一斉同齢林を形成する（佐藤，1992，1995；Sakio et al.，2002）ように，先駆的な性質をもつことから，サワグルミ下位単位も，比較的大規模な地表撹乱を受けた可能性が高い。サワグルミ林は，長期間，立地の安定状態が続けばトチノキ林に置き換わっていくとされ（崎尾，2002），トチノキとサワグルミが混生するサワグルミ下位単位も遷移が進むと，より土壌の厚いミヤマハハソ下位単位へと移り変わる可能性も考えられる。中村（1990）は，河川本流の影響を受けない斜面部の地表変動頻度を101〜102年としている。また，佐藤（1988，1995）は，サワグルミ林が成立できる要因として，表土の移動を伴うギャップまたは開放地が100年以下の間隔で生じることをあげている。一方，ミヤマハハソ下位単位は，下部谷壁斜面から麓部斜面の比較的急な斜面（平均33.5°）に多くみられることから，表層の小崩壊など小規模な撹乱が，ブナ林に比べて比較的頻繁に発生していることが予想される。地表変動由来の撹乱は，森林の階層構造の下層から上層へとその影響が広がるため，林冠の破壊を伴わない場合でも，林床の構造や更新基盤に大きな影響を与えうるという（伊藤，1994）。また，地表変動はサイズ，強度や生育環境への影響度に関し幅広いレンジをもつため，森林群集の多様性に大きく貢献していると考えられる（伊藤，1994）。サワグルミ下位単位における高い露岩率は，撹乱強度が大きいことを示していると考えられる。ミヤマハハソ下位単位における撹乱の詳細については，サワグルミ下位単位に比べて大規模撹乱の発生頻度が低く，かつ小規模撹乱の発生しやすい立地であることが推測できる。一方，サワグルミ下位単位では，高木のトチノキが維持されても，林床の地表撹乱が大きく，生育可能な種が制限されるために，種多様性が低いと考えられる。また，光資源が多い場所では競争が激しく，早く定着した種の得られる資源量が遅く定着した種よりもかなり大きい（Canham & Marks，1985）ため，その場所を占める種数は少なくなる。さらに，そこに種子を散布できる種は限られていることからも，その場所を占める種数は少なくなる（Connell，1978）という理由が考えられる。

トチノキ林とブナ林の種多様性

（1）種数－面積関係

ミヤマハハソ下位単位，サワグルミ下位単位，ブナ－チシマザサ群落の3タイプの林分について種数と面積の関係をGleason（1922）のモデルに基づいて解析した（図4）。

この結果，ミヤマハハソ下位単位は，$r = 0.88$（$P < 0.01$），サワグルミ下位単位は，$r = 0.85$（$P < 0.03$），ブナ－チシマザサ群落は，$r = 0.87$（$P < 0.001$）と，それぞれ種数と面積の間に高い正の相関が認められた。ミヤマハハソ下位単位は同一面積において，孤立ブナ林や孤立コナラ二次林（石田ほか，2002）よりも高い種多様性を示した。

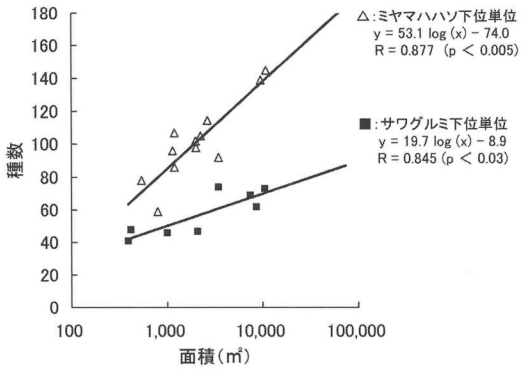


図4. 種数と林分面積の関係．図の右に各林分のGleasonモデルの回帰式と相関係数（R），危険率（p）を示す．

（2）単位面積（100㎡）当たりの出現種数と多様度指数

トチノキ－ジュウモンジシダ群落のミヤマハハソ下位単位とサワグルミ下位単位の2群落にブナ－チシマザサ群落の2群落を加えて，複数の指標に基づく種多様性を比較した結果（表5），ミヤマハハソ下位単位は，100m 2当たりの出現種数と，多様度指数（1/D，J'）において最も高い値を示した。よって，ミヤマハハソ下位単位が最も種多様性が高いと考える。さらに，ミヤマハハソ下位単位においてのみ春植物が確認されたが（表3），今回の多様度の解析に春植物を含めていないため，ミヤマハハソ下位単位の実際の種多様性は，今回示した多様度の数値よりも高いといえる。今回調査した100㎡当たりの平均出現種数は，それぞれ，ミヤマハハソ下位単位が平均47.6種，サワグルミ下位単位が平均26.7種，タムシバ下位単位が平均34.4種，ウリハダカエデ下位単位が平均26.7種であった。さらに，ミヤマハハソ下位単位に春植物が1～2種加わるであろう。

（3）各階層の出現種数

単位面積あたりの出現種数を階層ごとに分けた結果と各階層の平均植被率を図3に示す。トチノキ林，ブナ林ともに，草本層における出現種数が他の階層に比べて最も多く，特にトチノキ林で顕著であった。一方，植被率の分布ではトチノキ林とブナ林に階層構造の違いがみられた。トチノキ林は，草本層の植被率が比較的高いのに対し，ブナ林では，草本層の植被率が低く，また，タムシバ下位単位の第2低木層と，ウリハダカエデ下位単位の第1低木層において，それぞれ非常に高い植被率を示した。これらブナ林の低木層における高い植被率の値は，大部分がチシマザサによるものであった。単位面積あたりの出現種数に対して，草本層の影響が大きいことから，草本層に焦点を当ててさらに解析を行った。

（a）草本層の被度

図3に示した各植生単位の草本層の被度をみると，トチノキ林の草本層の被度は比較的高く，ブ

表6. 草本層における100㎡あたりの平均出現種数と多様度指数（1/D，J'）の比較．

	地点数	平均出現種数 (/100㎡)	1/D	J'
トチノキ－ジュウモンジシダ群落				
ミヤマハハソ下位単位	31	39.9	23.1	0.93
サワグルミ下位単位	17	20.5	10.8	0.87
ブナ－チシマザサ群落				
タムシバ下位単位	16	28.4	23.6	0.98
ウリハダカエデ下位単位	15	22.1	18.6	0.97

ナ林では比較的低いという傾向を示し，ミヤマハハソ下位単位，サワグルミ下位単位，タムシバ下位単位，ウリハダカエデ下位単位の順に被度が高かった（表6）。

（b）草本層の出現種数

各植生単位における草本層の出現種数の平均値を表5に示す。出現種数の平均値の多いほうから，ミヤマハハソ下位単位（39.9），タムシバ下位単位（28.4），ウリハダカエデ下位単位（22.1），サワグルミ下位単位（20.1）となり，全階層での結果に似た傾向を示した（表6）。

（c）草本層の逆Simpson指数（1/D）

各植生単位における草本層の逆Simpson指数を表6に示す。この結果，それぞれの平均値を比較すると，タムシバ下位単位（23.6），ミヤマハハソ下位単位（23.1），ウリハダカエデ下位単位（18.6），サワグルミ下位単位（10.8）となり，全階層の結果と異なる結果であった。これは，この指数が各種の被度の均等度を示し，出現種数が反映されていないためであり，草本層の被度が大きく，それぞれの被度に変異が大きいトチノキ林において比較的低い均等度となり，全体の植被率が低く，各種の差が小さいブナ林で均等度の大きい値を示した。特に，サワグルミ下位単位は，高い被度をもつ2，3種によって草本層の大部分が占められているため，低い均等度を示した。

（d）草本層の均衡度指数（J'）

各植生単位における草本層の均衡度指数（J'）を表6に示す。この結果，それぞれ平均値を比較すると，タムシバ下位単位（0.98），ウリハダカエデ下位単位（0.97），ミヤマハハソ下位単位（0.93），サワグルミ下位単位（0.87）となり，ブナ林で比較的高く，トチノキ林で比較的低い値が示された。特に，サワグルミ下位単位の値が最も低い値を示した。この理由は，逆Simpson指数とほぼ同様と考えた。

一方，今回用いた多様度指数，1/DとJ'の結果は，出現種数の結果と大きく異なっており，これら結果が種多様性の評価として適当であるか，考察する必要がある。

この均衡度指数（J'）の問題点として，伊藤・佐藤（2002）は以下の点を指摘している。J'は，値が0～1で構成種すべてが同一個体数，（本研究では，同一被度）のとき最大値1をとる。したがって，たった2種からなるサンプルでも被度が等しければ$J'=1$となり，多数の種からなるサンプルでも種間にわずかな違いがあるには$J'<1$になるという欠点がある。

また，伊藤・佐藤（2002）は，多様度指数は生物多様性の1側面にすぎず他の角度からの検証も必要であると述べている。

トチノキ林とブナ林の林分構造と林床の光環境

トチノキ林とブナ林の階層構造を比較したところ，高木層はどの植生タイプも高い植被率を示していたが，低木層と草本層において両者に違いがみられた。トチノキ林の草本層の植被率が比較的高いのに対し，ブナ林では，低木層の植被率が高い（図5）。これらの違いは，ブナ林の全ての地点に出現し，林床に高密度で生育するチシマザサの影響が大きいと考えられる。植生調査の被度階級値から，チシマザサの平均植被率を推定すると，タムシバ下位単位の第2低木層が57%，ウリハダカエデ下位単位の第1低木層が70%であった。これによりブナ林の草本層に届く光が少なく，耐陰性の弱い種が生育できないために，種多様性が低いと考えられる。一方，トチノキ林のミヤマハハソは29%の地点でチマキザサが出現した。植被率50%以上となる地点もみられたが，平均被度は草

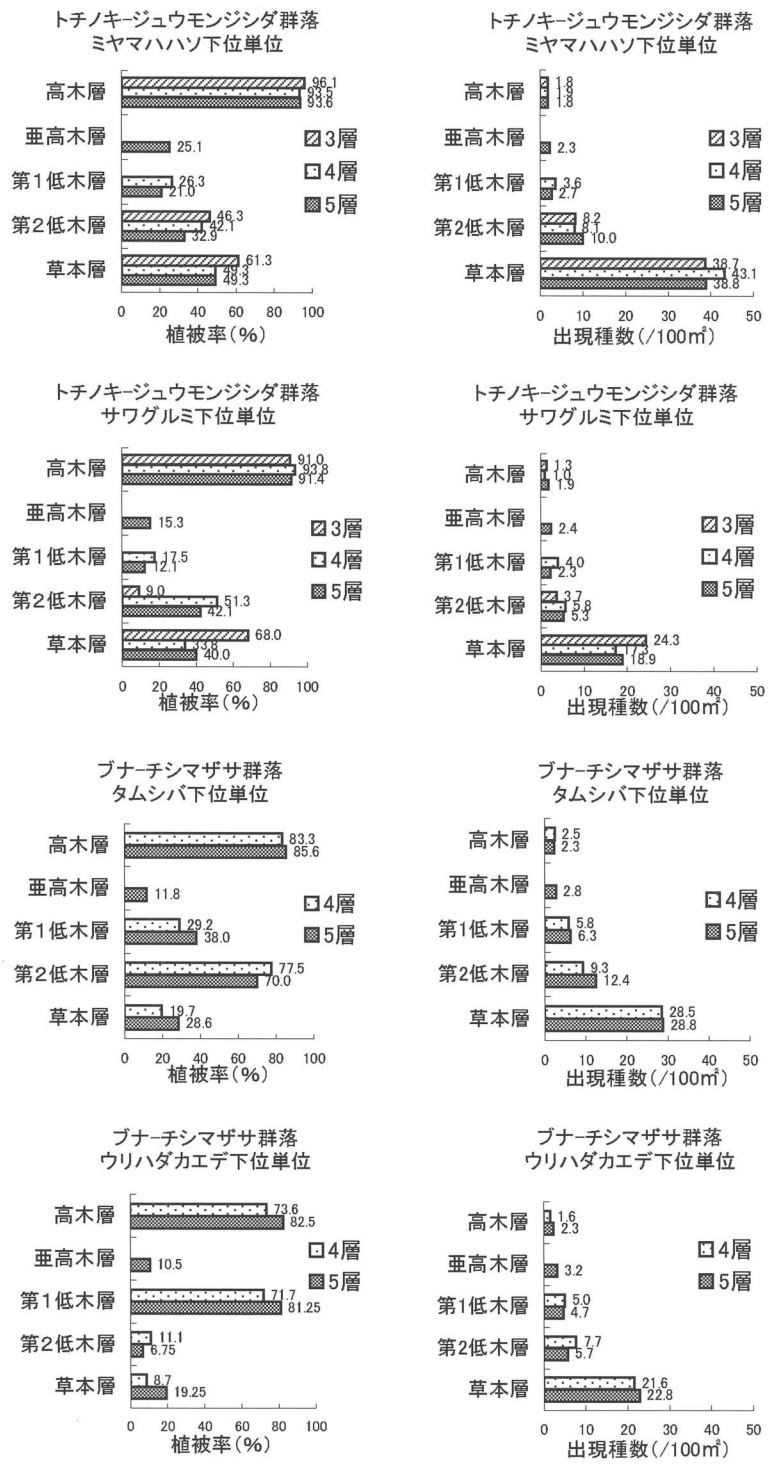


図5. トチノキ林とブナ林における各階層の植被率と出現種数の比較.

本層で29%，第2低木層で20%と比較的低く，草本層への影響は小さいと推測される。なぜミヤマハハソ下位単位でチマキザサの生育が制限されているのかは明らかでないが，谷部の急斜面という不安定な立地や，地中の岩塊の量，撹乱とギャップのでき方などの要因が予想される。チマキザサの制限要因はミヤマハハソ下位単位の種多様性を維持する重要なプロセスと考えられるため今後明らかにする必要がある。

なお，ササ以外にトチノキ林とブナ林の草本層の光環境を左右する要因として積雪の影響も考えられる。トチノキ林はブナ林に比べて標高が低く，春季における雪解けが比較的早いために春植物など林床植物の生育に有利であると予想される。

歴史的要因と人為影響について

トチノキ林の人為影響を把握することが，地域の生態系と種多様性の維持プロセスや，また，今後の生態系保全や利活用などに重要であると考え，聞き取り調査と文献調査を行った。

トチノキの堅果は大きく，大量に結実落下するため，縄文時代から重要な食料源であり，稲作社会においても，とりわけ飢饉の際には，救荒食として広く利用されていた（荏戸，1944）。トチノキは一度破壊されると短期間には回復できないため近世では，トチノキの伐採制限や，実の採取解禁日が決められていたという（市川・斎藤，1984）。しかし，食糧事情の好転に伴い伐採が解禁され出し（辻，1989），戦後，トチ板（松山，1982）やパルプ材（前田，1990）などの木材需要により伐採され，さらに，スギやヒノキの植林事業とそれにともなうトチノキの伐採は，トチノミ食の衰退を早めたという（辻，1997）。トチノミ食は，北は青森県から西は島根県・広島県に至るまで広く分布するものの（渡辺，1981），今日，トチノミ食が最も盛んな地域は，飛騨高地周辺と兵庫県但馬地方の2地域であるという（辻，1997）。トチノキ林に関する研究として，守山（1988）はトチの実採集における「山の口」制度や共有林制度の発達をトチノキの種子捕食動物の行動など生態学的な視点から論じており，トチノキ林は食糧供給源として積極的に守られた自然林であると紹介している。

民俗学分野の研究者である，辻（1993）は，中国山地におけるトチノミ食とその地域差を調べ，本研究の調査地の1つである大屋町横行において，“山の口明け”と呼ばれる慣行があったことを報告している。辻（1997）によると，食糧としてのトチノミに大きく依存してきた地域には，トチノミにかかる細かい採取規制やトチノキの特殊な管理がみられ，また，トチノキが保護されるので，巨木が分布する傾向にあるという。但馬地域において，今回の調査を行った15のトチノキ林のうち，採取規制が確認できたのは，この大屋町横行だけであったが，但馬地域がトチノミに対する依存度が比較的高いものであったことが推測できる。また，過去の所有形態を確認できた8つのトチノキ林は，すべて集落の共有林であり，大屋町横行と同様に巨木が分布していた。残りの7林分では所有形態を調べていないが，どれも巨木の分布がみられた。大屋町横行のトチノキ林では，調査の結果，ミヤマハハソ下位単位のタイプと，サワグルミ下位単位のタイプの両方が確認された。共有林であったトチノキ林の8つのうち，ミヤマハハソ下位単位のみからなるトチノキ林が5林分，ミヤマハハソ下位単位とサワグルミ下位単位の両方を含むトチノキ林が3林分で，サワグルミ下位単位のみのトチノキ林はなかった。また，聞き取り調査から，トチノミを拾う場所が主にミヤマハハソ下位単位の林分であることが分かった。以上のことからミヤマハハソ下位単位は，集落の共有林として維持されてきたトチノキ林であると考えた。

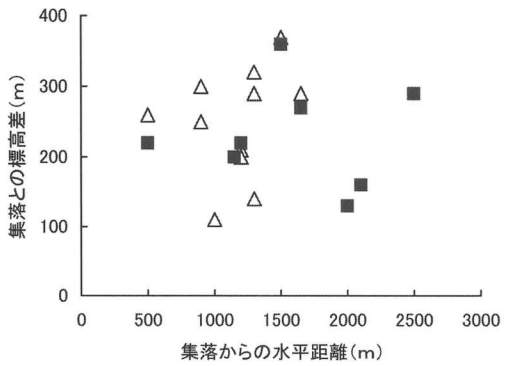


図6． 集落からトチノキ林までの距離．△はミヤマハハソ下位単位，■はサワグルミ下位単位を表す．

集落からトチノキ林までの距離を，水平距離と，標高差で表した（図6）。この結果，ミヤマハハソ下位単位のトチノキ林は集落から1.7キロメートル以内にあった。辻（1989）は，岐阜県飛騨地方で，トチノミの採集地までの所用時間を聞き取りによって調べており，その平均所用時間は47分としている。本調査では時間を測定していないが，集落から比較的のアクセスしやすい立地にトチノキ林があると考えられた。今回，人為影響の影響力は定量化できなかったが，昭和30年代まで，トチノキ林内でトチノキ以外の樹木を伐採し，炭焼きを行っていたことがわかった。また，トチノキ以外の樹木を伐出する際に，トチノキ林内において，障害となる低木等を除くこともあったという。これらは，林床に良好な光環境をもたらし，種多様性にプラスの影響を与えていた可能性が高い。

また，ミヤマハハソ下位単位は比較的集落に近い位置にあることから，薪炭林や針葉樹の植林など土地利用の違いに起因する異質な植生パッチが比較的近くにあり，種の交流が行われている可能性も考えられる。このような間接的な人為影響を含めた，広域的な種多様性についても今後検討すべきであると考える。

引用文献

浅見佳世・武田義明・服部保．1987．亜高山帯針葉樹林の分布と立地条件－正準相関分析を用いて－．中西哲博士追悼植物生態・分類論文集．神戸群落生態研究会，325-336.

Braun-Blanquet,J. 1964. Pflanzensoziologie, 3 Aufl. 865pp. Springer-Verlag, Wein.

Franklin, J. F., Maeda, T., Matsui, M., Yagi, H. & Hawk, G. M. 1979. Subalpine coniferous forest of Central Honsyu, Japan. Ecol. Monogr. , 49：311-334.

Gleason, H. A. 1922. On the relation between species and area. Ecology, 3：158-162.

広木詔三．1987．穂高岳右俣谷におけるトチノキとサワグルミの関係．中西哲博士追悼植物生態・分類論文集．神戸群落生態研究会，319－323.

堀川芳雄・佐々木好之．1959．芸北地方（三段峡及びその周辺）植生の研究．「三段峡と八幡高原総合学術研究報告書」，85-107．広島県教育委員会，広島.

兵庫県土木地質図編纂委員会．1996．361兵庫の地質－兵庫県地質図解説書・地質編－．361pp. 財団法人兵庫県建設センター，兵庫県.

石田弘明・服部保・小舘誓治．2001．日本海側における孤立化した照葉樹林の樹林面積と種多様性，種組成の関係．植物地理・分類研究，49：149－161.

石田弘明・戸井可名子・武田義明・服部保．2002．大阪府千里丘陵一帯に残存する孤立二次林の樹林面積と種多様性，種組成の関係．植生学会誌，19：83－94.

伊藤哲・中村大士．1994．地表変動に伴う森林群集の撹乱様式と更新機構．森林立地，36（2）：31－40.

伊藤嘉昭・佐藤一憲．2002．種の多様性比較のた

めの指数の問題点．生物科学，53（4）：204－220.
金子有子．1995．山地渓畔林の撹乱体制と樹木個体群への撹乱の影響．日本生態学会誌，45：311－316.
Kikuchi, T. 1968. Forest communities along the Oirase Valley, Aomori Prefecture. Ecological Review 17 (2) : 87-94.
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．178pp．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．185pp．気象庁，東京.
吉良竜夫．1948．温量指数による垂直的な気候帯のわかちかたについて－日本の高冷地の合理的利用のために－．寒地農学，2：143－173.
Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. Oikos, 76：5－13.
栗山みどり 未発表．冷温帯下部夏緑林の種組成分化と地形に関する研究．1999年度 神戸大学大学院総合人間科学研究科修士論文.
森上総 未発表．兵庫県北西部の孤立ブナ林に関する保全生態学的研究．2002年度 神戸大学発達科学部人間環境科学科卒業論文.
森下正明．1996．種多様性指数値に対するサンプルの大きさの影響．日本生態学会誌46：269－289.
守山弘．1988．照葉樹林の北上と縄文人．「自然を守るとはどういうことか」，59－69．農山村文化協会，東京.
Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. 1974. Aim and method of vegetation ecology. 547 pp. John Wiley & Sons, New York.
中池敏之．1992．新日本植物誌シダ篇訂増補版．868pp．至文堂，東京.
中村太士．1990．地表変動と森林の成立についての一考察．生物科学，42：57－67.
大場達之．1985．日本と世界のブナ林．「ブナ帯文化」（梅原 猛・市川健夫・四手井綱英・他11名 著），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．1716pp．至文堂，東京.
Ohno, K. 1982. A Phytosociological Study of The Valley Forests in The Chugoku Mountains, Southwestern Honshu, Japan. Japanese Journal of Ecolgy, 32：303-324.
大嶋有子・山中典和・玉井重信・岩坪五郎．1990．芦生演習林の天然林における渓畔林優占高木種－トチノキ，サワグルミ－に関する分布特性の種間比較．京都大学農学部演習林報告，62：15－27.
Peet, R. K. 1974. Variation in species richness and species pool size across a pH gradient in forests of the southern Blue Rige Mountains. Ann.Rev.Ecol.Syst.5:285-307.
Pielou, E. C. 1969. An Introduction to Mathematical Ecology. 292pp. Wiley, New York.
崎尾均・中村太士・大島康行．1995．河畔林・渓畔林研究の現状と課題．日本生態学会誌 45：291－294.
崎尾均・山本福壽（編）．2002．水辺林の生態学．206pp．東京大学出版会，東京.
佐藤創1992．サワグルミ林構成種の稚樹の更新特性．日本生態学会誌42：203－214.
佐藤創1995．北海道南部のサワグルミ林の成立維持機構に関する研究．北海道立林業試験場研究報告．32：55－96.
※鈴木時夫・結城嘉美・大木正夫・金山俊昭．1956．月山の植生．月山朝日山系総合学術報告

書，144－199．山形県，山形．
鈴木秀夫．1962．日本の気候区分．地理学評論，35，205－211．
Suzuki，W.，Osumi，K.，Masaki，T.，Takahashi，K.，Daimaru，H. & Hosizaki. K．2002．Disturbance regimens and community structures of a riparian and an adjacent terrace stand in the Kanumazawa Riparian Forest，northern Japan．Forest Ecology and Manegement，157：285-301．
辻稜三．1993．中国山地におけるトチノミ食とその地域差について．人文地理，45：186－191．
辻稜三．1997．トチノミ食から見た三信遠国境山地・身延山地・秩父山地周辺の地域差．地理学評論，70A-1：28－42．
辻稜三．1989．飛騨高地周辺におけるトチノミ食の地域的特性について．立命館地理学，1：93－110．
※荏戸善政．1944．「かてもの」（復刻版）．9pp．泉書房，
渡辺誠．1985．縄文文化の発達とブナ帯．「ブナ帯文化」（梅原 他13名著），7－98．思索社，東京．
（※印をつけたものは直接参照できなかった）