

日本生態学会誌 45 : 99-111 (1995)

簡略表題「植生のベータ多様性」

垂直分布にみる植生のベータ多様性 *

伊 藤 秀 三

長崎大学教養部

BETA DIVERSITY OF ALTITUDINAL VEGETATION ZONATION IN JAPAN * Syuzo ITOW (Plant Ecology Laboratory, Faculty of Liberal Arts, Nagasaki University, Nagasaki 852, Japan). Japanese Journal of Ecology 45: 99-111 (1995)

1995 年 4 月 25 日受理

* 本研究の一部は、文部省科学研究費一般研究(C)04640609「環境傾度上の植生構造、ベータ多様性の解析的研究」による。

An analytical approach to determine beta diversity according to altitudinal zonation was applied to the forest vegetation of Yakushima and Mts. Inaodake, Tatera, Daisen, Hira, and Onnebetsu, Japan. The method consists of six steps: (1) vegetation sampling at altitudinal intervals of 50-100 m by the releve method, (2) matrix table of altitudinal difference in every pair of stands studied, (3) matrix table of similarities (here adopted Community Coefficient based on presence-absence data) in every pair of stands, (4) regressions of log CC values against the abscissa of altitudinal difference in the stands, (5) ATR (average turnover rate of species along the altitudinal gradient) represented as the slope of the regression line. The populations studied in steps (3) to (6) were trees and shrubs, and herb-layer plants (including liana and dwarf shrubs like chamephytes), if data were available, as well as phytocoenosis. It was found that all of the ATR-altitudinal difference relations were highly significantly correlated. Also, the ATR in the herb-layer plants was higher than that for trees and shrubs, indicating more rapid change in the herbaceous components than in the tree and shrub populations along the altitudinal gradient.

The coenocline length, represented by the ATR multiplied by the altitudinal difference, was almost completely correlated with WHITTAKER's half-change values.

Key Words: Altitudinal zonation, Average turnover rate of species, Beta diversity, Coenocline, Half-change

ま え が き

本稿は、植生の垂直分布帯の構造の研究に新しい視点を持ち込むべく計画し、進めてきた研究の成果である。

植生研究には、分類的アプローチと序列的アプローチがある（伊藤 1977）。本研究は後者の立場にたつ環境傾度分析（WHITTAKER 1960, 1972, 1977）のひとつである。従って、植物の垂直分布を群落の相観や優占種、群落単位の交代現象として把握するのではなく、また環境傾度分析であっても、垂直分布を個々の種個体群の分布行動として分析的に捕える立場には立たない。本研究では、一地域の垂直分布の全体構造を数値的特性として把握し表現して、それでもって地域比較を試みるものである。

この視点の中心概念がベータ多様性である。WHITTAKER(1977)は、ベータ多様性とは differentiation diversity のひとつで、一景域(landscape)の中にある群落の間において種の入れ替わりの多さと定義している。本研究では、彼のベータ多様性を二つの要素に分解して把握し、考察する。

同じ視点に立つ研究の一部は、既に公表してきた（ITOW 1991; 伊藤・清水 1995; 伊藤ほか 1992）。本稿ではそれらを引用しつつも、あらたに4つの山地の垂直分布帯を解析し報告するとともに、方法論の総合的な論議と、各地の植生の垂直分布の構造特性の比較を行いたい。

調査地と方法

調査地と資料

本稿は次の7地域の森林植生と対象としている。

1) 鹿児島県屋久島

入倉（1984）の表3を、本研究の解析の資料として用いた。この資料には、屋久島の南西側の大川林道と花山林道に沿って、海拔100mから1750mにわたり、海拔差ほぼ100m間隔で21個プロットが設置され（入倉 1984, 図2参照）、それぞれにおける胸高直径(DBH)>5cmの木本植物の断面積合計と相対優占度があげられている。垂直分布の大要は、海拔300mまではスダジイ林、800mまではイスノキ林、1700mまではスギを含むモミ/ツガ

林である。後述するように、本研究で用いた方法においては群落間の類似度がゼロになる海拔差以遠は同時には扱えないので、入倉(1984)の表 3 の 21 個のプロットのうち、第 2 プロット(海拔 200m)から第 17 プロット(海拔 1500m)までの海拔差 1300m にわたる 16 プロットだけを用いた。この海拔差は本稿で扱った最大の海拔差である。なお、この資料には草本が含まれていないので、木本植物(DBH>5cm)だけが解析の対象となった。

2) 鹿児島県大隅半島, 稲尾岳

IBP 調査の一部として私が行った植物社会学的調査の資料(ITOW 1973, Tables 1 and 2)を用いた。この植生資料には、稲尾岳の北側斜面の海拔 510m から 940m にわたって、スダジイ-ミミズバイ群集からイスノキ-ウラジロガシ群集を経てモミ-シキミ群集、アカガシ-ミヤマシキミ群集に至る照葉樹自然林が含まれている。後述するが、ベータ多様性の解析には調査面積を十分に広く設定した植物社会学的資料が適している。ここの調査は、同じ又は近接した海拔で 2 個ずつの植生資料がとられているので、それぞれ 2 個の植生資料を併せて 1 つの海拔の植生を代表させた。それは ITOW (1973) の Table 1 と 2 のスタンド番号で言うと、1+2, 3+4, 5+6, 8+9, 10+11, 14+15, 20+21 の 7 個の資料である。

植生の記録は植物社会学的の方式(鈴木ほか 1980)に従って、高木層、亜高木層、低木層、草本層ごとの測定である。ベータ多様性の解析にあたっては、まず全層群落を対象とした。さらに群落構成種を高木層～低木層の木本植物と草本層植物の 2 つに分けて解析した。このとき、草本層に出現した木本の幼苗は木本植物に含め、木本であっても生活計として低木層の高さに達し得ない矮低木(例: ヤブコウジ)やつる植物(例: テイカカズラ)は草本層植物に含めて解析した。

3) 長崎県対馬, 龍良山

龍良山には海拔 120m から 560m まで、自然度の高いスダジイ-ホソバカナワラビ群集、イスノキ-ウラジロガシ群集、アカガシ-ミヤマシキミ群集がある(伊藤ほか 1993)。ここの森林植生のベータ多様性に関してはすでに報告した(ITOW 1991; 伊藤ほか 1992)。本稿では、比較のためにそれを引用する。解析は稲尾岳と同じく、全層群落、木本植物、草本層植物に対して行った。

4) 鳥取県大山

大山には西日本で最も広い面積で自然度の高いブナ-クロモジ群集がある。そのベータ多様性研究のために、海拔 780m から 1320m にわたって 10 個の調査スタンドを設け、それぞれのスタンドでは 400 平方m程度の枠面積で植物社会学的調査を行った。解析の対象は、全層群落、木本植物、草本層植物である。この結果はすでに伊藤・清水(1995)に詳しく報告した。本稿ではそれらを引用し比較する。

5) 滋賀県比良山地

比良山地の釈迦岳において、西田(1991, 表 2)は群落の垂直分布を発表している。そこには、高海拔地から低海拔地に向かって、山頂部 1061m のブナ-イブキザサ群落から、ミズナラ群落、ウラジロガシ群落、海拔 233m のコナラ/アカマツ-シキミ群落を経て、海拔

110m のコジイ群落まで、10 の海拔地点における植生調査の結果が示してある。いずれも 100 平方mの調査区が設定されてあるが、海拔 950m と 110m の地点では 1 個、海拔 460m の地点では 3 個、ほかは 4 個の調査区によるものである。ここでは 1 個の調査区しか設定されていない 2 地点（海拔 950m と 110m）を除き、海拔 1061m（釈迦岳山頂）から 233m（出合小屋）にわたる 8 地点の間の垂直分布資料を本研究の解析の対象とした。西田(1991)の表 2 には、全構成種のラウンケア生活形（MM, M, N, Ch, H, G）が掲げている。ベータ多様性の解析では、全層群落のほか、木本植物（MM, M, N）、草本層植物（Ch, H, G）に分けて行った。

6) 北海道知床半島、遠音別岳

松井ほか（1985、表 2）は、遠音別岳のトドマツ/ダケカンバ林の木本群集の垂直分布を発表している。調査地点は海拔 150m から 700m におよぶ 9 地点である。隣接する調査地間の海拔差は 100m と 150m の箇所が 1 箇所ずつであるが、ほかはすべて 50m 感覚である。調査は 100m 線の接線法により樹高 1.3m 以上の木本植物について行われている。本研究の解析には表 2 の資料を用いた。

7) 南米 Galapagos 諸島

同じ視点と方法によって、ITOW (1992) においては Santa Cruz 島の南側斜面で海拔 10m から 140m までと、北側斜面では 90m から 640m までの垂直分布を解析している。また伊藤（1992）では Isabela 島の Alcedo 火山の海拔 5m から 1000m までを解析している。これらでは、乾燥低地帯の *Bursera graveolens* 林から移行帯を経て、Santa Cruz 島ではキク科の *Scalesia pedunculata* 高木林まで、Isabela 島では *Scalesia microcephala* 林に至る垂直分布が扱われている。Galapagos 諸島の植生の垂直分布は、気温の低下よりも雨量の増加に支配されている（ITOW 1992）。これらにおけるベータ多様性を日本の植生のベータ多様性との比較考察に供する。

方 法

1) 野外調査の方法

本稿にとりあげる上記 7 調査地のうち、研究の主たる目的がベータ多様性の解析におかれていたのは龍良山と大山だけである。それ以外の調査地では、それぞれの目的に応じた調査方法（方形区法や接線法、優占度調査や個体数・直径調査など）がとられている。しかし調査方法において全調査地に共通する点が 2 つある。第一はそれぞれにおいて調査対象とされた植物群に関しては全種が調査されていること（全層群落であれば各階層の全種、木本だけを対象とする場合にも DBH>5cm または H>1.5m の全種）、第二は垂直分布の解析のために海拔差 50m～100m 間隔で調査が行われている点である。

ベータ多様性の解析には、群落間の類似度の算出が含まれる（後述）。そのときに種の有無だけを扱うならば、野外調査には植物社会学的調査の方法（鈴木ほか 1985）が最適である。本稿で扱う調査地のうち、稲尾岳、龍良山の草本層、大山、比良山地に関しては、社

会学的な調査方法による資料である．種の量的組成の類似性をとりあげるならば，使用する量的類似度に適した量的組成の調査(毎木調査など)を行わなければならない．屋久島，龍良山の木本植物，遠音別岳，ガラパゴスでは，こうした調査が行われている．しかし本研究では，調査方法の相違の影響を受けない種の有無についてだけ解析する(後述)．

このように，本研究では調査地によって野外調査の方法にばらつきがあった．ベータ多様性の解析だけを目的とする場合には，大山における調査のように(伊藤・清水 1995)，それぞれの海拔における構成種を資料に取り込むべく方形枠の面積は大きめにとる方がよい．経験的には，日本の森林群落では 400 ~ 600 平方m が適当である．方形枠法による調査地 2 ~ 5 においては，この点を満たしている．また 1 つの調査地において，少なくとも 5 個の調査区を設定し，隣接する調査区は 50m ~ 100m の海拔差を取る必要がある．この条件は，いずれの調査地においても満たされている．

2) ベータ多様性の解析方法

ベータ多様性と言う視点は，WHITTAKER (1960) および WHITTAKER & NIERING (1965) において創案された．本研究では，WHITTAKER の方法を取り入れつつも，新しい考え方に基づく方法(ITOW 1991, 1992; 伊藤 1992; 伊藤ほか 1992)を採用する．また解析の対象としたのは，調査地 2 ~ 5 に関しては，全層群落，木本植物，草本層植物の 3 群であり，調査地 1, 6, 7 に関しては木本植物だけである．

以下は本研究で用いた解析方法である．

1. 調査地点間の海拔差マトリクスの作成．

2. 調査プロット(スタンド)間の組成類似度の算出とマトリクスの作成．

調査地ごとに，調査プロット(スタンド)間の組成類似度を算出する．類似度指数はいずれを用いてもよいが，本研究ではすべて種の有無に基づく類似度，すなわち次式の共通係数(CC: community coefficient)を用いた．この指数はしばしば Sorensen 指数ともよばれる．

$$CC = 200S_{xy} / (S_x + S_y)$$

ただし， S_x は x のプロットの出現種数， S_y は y のプロットの出現種数， S_{xy} は両者に共通する種数．

算出した指数値のマトリクスを作る．

群落類似度には構成種の量的関係を取り入れた指数がいく種類もある．それを本研究で用いなかっただのは，第一に，本研究でとりあげた 7 地域における構成種の量的記録には被度，頻度，個体数，基底断面積，相対優占度などがあって統一性がないこと，第 2 に量的類似度にはいく種類もの指数があることによる．本研究では，採用した量的測度と類似度指数によって指数値に相違が現れないように，種の有無による上記の指数を用いた．

3. 海拔差に対する類似度低下の相関関係

横軸に海拔差，縦軸に類似度(対数)をとり，上記の 2 つのマトリクスから相関図を作成し，相関係数と回帰直線を得る．本研究におけるこの作業には，脇本ほか(1984)のプ

ログラム"SREG"を改変して用いた。なお WHITTAKER(1960, 1972)法においては、この段階では横軸は海拔差の大小にかかわらず、調査した環境傾度幅の大小にかかわらず、つねに 10 区画に等分するが、本研究では横軸にはつねに海拔差を取った。このことに関しては、後で考察する。

4. 種変化率 (ATR: average turnover rate of species) と同質スタンド間類似度 (IA: Internal association)

種変化率とは、上記で得た回帰直線の勾配が海拔差 1 m に対する構成種の変化率（正確には構成種の類似度の低下率）である。数値が大きいほど海拔の変化に対して、急速に種が入れ代わることを表す。本稿では、10 のマイナス 3 乗を乗じた数値 ($\times 10^{-3}$) で表してある。

同質スタンド間類似度とは、同質スタンド (replicate stand) の間の類似度で、上記の回帰直線の Y 軸上の切片である (WHITTAKER 1960, 1972; WILSON & MOHLER 1990)。

5. 半数交代値 (HA: half-change)

WHITTAKER(1960, 1972)は、植生傾度の長さを半数交代値で表現した。次式で算出される。

$$HC = (\log IA - \log z) / \log 2$$

ただし z は、対象とした環境傾度の幅（本研究では海拔差）を 10 区画に区分したとき、10 区（傾度の右端）へ回帰直線を延長したときの類似度である。HC は、類似度が半減するのに要する区画数の逆数の 10 倍にあたる数値で、植生傾度の長さを表す。それは当然、対象とする海拔差と種変化率の両要素の影響を受ける。このことについても、後で考察する。

調査地の 2) 稲尾岳, 3) 龍良山, 4) 大山, 5) 比良山地においては、上記の解析ステップの 2, 3, 4, 5 において、全層群落だけでなく、それを木本植物と草本層植物に分けて解析した。これは、高木・低木類と草本層が垂直分布において同じ挙動を示すか否かをさぐるためである。調査地の 1) 屋久島, 6) 遠音別岳, 7) ガラパゴス諸島では、資料の内容により木本類だけが対象になった。

結 果

屋久島

屋久島の資料は、入倉(1984; 表 3)による海拔 100 から 1750m にまたがる 21 個のプロットに出現した DBH>5cm の木本植物であった。プロット間の類似度(CC)のマトリクスを Table 1 に示す。プロット 1 は他のいずれのプロットとの間にも類似度 50 を越える類似性は認められず、海拔差 100m で隣接するプロット 2 と比べてもかなり異質である。このため、本研究では解析の対象から除いた。プロット 2 から 21 までみると、類似度がゼロにならない線で 2 群に分ける事が可能である。すなわちプロット 2 から 17 まで(海拔差 1300m)と、8 から 21 まで(海拔差 950m)の 2 群である。種類組成(入倉 1984; 表 3)からみると、2~17

のプロット群は低海拔から高海拔に向かってスダジイ林 - イスノキ林 - スギ林にまたがっている．海拔差に伴う類似度の低下を解析するとき，類似度ゼロ以遠を含めてとりあげることは意味がない．上記の2つのプロット群のほかに，全体の植生傾度の中核にあたる5～16のプロットについての3通りの解析結果をTable 2に示す．いずれにおいても高い相関が認められ，平均種変化率(ATR)は $- .72E-03 \sim -.81E-03$ であった．Fig. 1は，そのうち最も広い海拔幅のプロット2～17の回帰直線である．

稲尾岳

稲尾岳では，ITOW (1973; Tables 1 & 2)による海拔差445mの照葉樹林の全層群落を対象であり，さらに構成種を木本植物と草本層植物に分けても解析した．これら3通りの解析の類似度マトリクスをTable 3-5に示し，全層群落(Table 3)についての分散図と回帰直線をFig. 2にあげる．この図には，Table 4と5から得た回帰直線も併せて示してある．これらの結果から指摘出来ることは，草本層植物の回帰直線の勾配(すなわち ATR)は木本植物のそれよりは大きい事である．これは海拔に伴って高木層～低木層の木本類よりも草本層の植物(草本類，つる植物，矮低木類)が急速に交代することを表している．全層群落，木本植物，草本層植物のそれぞれについて， $IA=71.3, 74.8, 99.9$ ， $ATR=1.18, 0.76, 3.48$ ($\times E-03$)であった．これらの値については，あとで比較考察する．

龍良山

調査範囲は海拔120～560mの照葉樹林であった．Fig. 3は伊藤ほか(1992)からの再録である．木本植物と草本層植物については回帰直線だけを示してある．ここにおいても，木本植物よりも草本層植物のATRが高い(直線の勾配が大きい)ことは，稲尾岳の場合と同様で注目に値する．IAおよびATRの値は，考察の項でまとめてあげる．

大山

対象としたブナ林(海拔780～1320m)の連続構造は，伊藤・清水(1995)において詳しく解析した．Fig. 4は、それからの再録である．ここには，全層群落についての分散図と回帰直線のほか，木本植物，草本層植物の回帰直線があげてある．ここにおいても，稲尾岳，龍良山と同様に，草本層植物の回帰直線の勾配が木本植物のそれよりも大きい．すなわち，海拔傾度に沿った種の交代は木本植物よりも草本層において急激に起きていることを表している．IAおよびATRの値は，考察の項でまとめてあげる．

比良山地

比良山地の釈迦岳における垂直分布(西田 1991; 表2)は，海拔差828mにまたがり，照葉樹を含むアカマツ/コナラ林からウラジロガシ林，ミズナラ林を経てブナ/イブキザサ林にいたる．種組成から判断して，下方の森林には二次林要素(例：アカマツ，コナラ，ネ

ジキ、コバノガマズミ、ヤマツツジ、コックバネウツギ等)が多く、自然度は高くないと見なされる。照葉樹林域からブナ林域にまたがる解析は、本稿のなかでは比良山地がただ一つの例である。Table 6、7、8 はそれぞれ、全層群落(原著の MM,M,N,Ch,H,G 植物のすべて)、木本植物(MM,M,N)、草本層植物(Ch,H,G)における類似度のマトリクスである。

全層群落、木本植物、草本層植物それぞれについて、 $IA=68.4, 77.6, 43.7$, $ATR=0.41, 0.42, 0.39$, $r=0.80, 0.82, 0.61$ であった。これまでの地域での結果とはやや異なり、全層群落と草本層植物は IA , ATR , r の値においてやや低く、木本植物においては ATR がやや低い(ただしいずれにおいても相関関係は $p<0.05$ で有意に認められる)。Fig. 5 は、これらの関係を示している。このような IA と ATR の数値の低さは、二次植生の要素がかなり広い範囲の海拔域に見られるので、この事が IA と ATR の値を引き下げたと考えられる。草本層植物の IA が特に低いのも同じ理由と考えられる。

遠音別岳

Table 9 は、海拔差 550mの針葉樹林の木本植物 ($h>1.5m$) (松井ほか 1985; 表 2) についての類似度マトリクスである。回帰式は $Y=1.9614 - 1.378E - 3$ ($r = -0.93$, $P<0.01$) であった。Figure 6 には分散図と回帰直線を示す。

考 察

多様性パラメータの比較

Table 10 には、日本列島の南から北にまたがって、上記 6 地域のベータ多様性についてまとめある。共通して言えることは、海拔差に対する組成類似度(本稿では CC)の低下は、比良山地の草本層を除き $r = -0.93 \sim -0.75$ と言う高い相関関係を有することである。全層群落についていえば、 $r = -0.80 \sim -0.93$ にあり、木本植物では $-0.79 \sim -0.93$ 、草本層植物では $-0.61 \sim -0.89$ である。これらの結果は、垂直分布において植生構造が有する秩序性を表している。

本研究では、4 地域では全層群落の組成を木本植物と草本層植物に分けて解析した。その結果、稲尾岳、龍良山、大山では木本植物よりも草本層植物の種変化率(ATR)が高い値を示し、比良山地の釈迦岳では両者はほぼ同じ値を示した。比良山地を除き、種変化率が木本植物で低く草本層植物で高いことは、後者が海拔傾度に沿って前者よりも急激に交代していることを示す。草本層の変化率が高いことは北アメリカの落葉樹林からも報告されている(BRATTON 1975)。またハワイ群島の火山ハレアカラの植生研究(KITAYAMA & MUELLER-DOMBOIS 1994)においては、WHITTAKER 法の改変方法(WILSON & MOHLER 1983)が用いられていて、その結果と本研究で得られた IA や ATR の値との直接的な比較は困難であるが、海拔傾度において明らかに下層植物($H<2m$)の変化率は上層植物($H>2m$)のそれ

よりは高い事が示されている (cf. KITAYAMA & MUELLER-DOMBOIS 1994: Table 2 & Fig. 2). これらのことは, 同じ群落内においても林床植生は上層の木本植物よりもきめ細かな組成の変化があることを示している. 植物社会学において林床植生の異同によって群集内にファシスを識別することは, この事実と一致する. ただし本研究では地域により木本植物と草本層植物の間の ATR の比率に 1.6 倍 (龍良山), 3.1 倍 (大山), 4.6 倍 (稲尾岳) とかなりの違いが見られる. この地域差の原因の解明には, それぞれの地域での微地形や微気候の違いに対応した詳細な植生調査が必要であろう.

対象地域のなかでは, 比良山地の数値は他の地域のそれらよりもかけ離れている. 全層群落, 木本植物, 草本層植物のいずれにおいても, ATR は明らかに低い. この理由は, 多分, 二次林の要素が低海拔の植生に広く分布しているためであろう. 同質スタン্ড類似度 (IA) についても, 比良山地で他よりも明らかに低いことが, これを物語る.

WHITTAKER 概念との対比

WHITTAKER (1977) は生態学的な多様性概念を, 対象地内の種数の多さを表す inventory diversity と, 対象地をまたいだときの種の入替わりの多さを表す differentiation diversity の 2 つのカテゴリーに分けた. その対象地を植生のレベル構造 (およびその種多様性) に従って micro-habitat sample (internal alpha diversity), community (alpha diversity), landscape (gamma diversity), geographic area (epsilon diversity) とした. このレベル構造の中で, landscape 内の community 間における differentiation diversity を beta diversity と定義した. 本稿においても, この概念規定に従っている.

これに先立ち, WHITTAKER (1960) はベータ多様性の最初の提案に際して, ベータ多様性の測度として前掲の式の Half Change (HC) (訳語: 半数交代値は伊藤 (1978) による) を提案している. そしてその値は landscape 内の総種数 (ガンマ多様性) を community の平均種数 (アルファ多様性) で除した数値 ($\text{HC} = \frac{\text{landscape total species}}{\text{community average species}}$) に比例するとした. これらの測度は, 植生傾度の長さ (length of vegetation gradient または coenocline length) を表わしている. 本研究では, ベータ多様性にかかわる要素を, 次項に記述するように, 分析的に扱ったのである.

ベータ多様性の 2 つの要素

本研究およびこれまでの私の研究 (ITOW 1991, 1992; 伊藤ほか 1992, 伊藤 清水 1995) は, WHITTAKER の研究 (1960, 1972, 1977) を引き継いでいるが, ベータ多様性にかかわる 2 つの要素をあげた. 1 は環境傾度の長さ (length of environmental gradient) (本研究では海拔差) であり, これは後でのべる植生傾度の長さ (vegetation length または coenocline length) と同義ではない. 2 はその環境傾度に沿った種の平均変化率 (ATR: average turnover rate of species) である. 両者は独立した概念で, 比喻で言えば, 前者は坂道の下と上の標高差, 後者は坂道の勾配である. 標高差が同じでも急な (短い) 坂道

もあれば、緩やかな(長い)坂道もある。逆に、勾配が同じでも長い(標高差の大きい)坂道もあれば、短い(標高差の小さい)のもある。植生傾度の長さ(CL: coenocline length)は、環境傾度の長さ(海拔差)と変化率の積である。WHITTAKER の HC も式の定義(前掲)から判断して、同じく、CL(勾配と長さの積)を表していると理解される。

このことを検証するために、ATR と海拔差の積(すなわち CL 値)を算出し、HC 値と比較してみた。それは Table 11 に HC と並べて CL の欄にあげてある。HC と CL の相関関係は極めて高く($r = 0.99$, $p < 0.01$)、このことは、HC が上記の 2 つの要素を「こみ」にして表現していることを良く示している。本研究のように、研究対象としていつも同じ長さの環境傾度を取り上げられるとは限らない。とくに本研究のように自然植生を対象とする場合にはそうである。垂直分布の構造的特性を把握するには、ベータ多様性の 2 要素を区別して把握しなければ、共通の基盤の上での比較は出来ない。

組成交代の予測

構成種の 50% ,80% ,95% が交代すると予測される海拔差を ,Table 10 の IA と ATR から算出し ,Table 11 には ,それぞれ AR50 ,AR80 ,AR95 としてあげてある。例えば ,屋久島では木本植物の 50% が入れ代わるには 370m の海拔差 ,80% が入れ代わるには 864m ,95% が入れ代わるには 1600m が必要である予測できる。Table 1 においては海拔差 800 ~ 1300m で類似度は 10 以下に落ちているから ,AR80 または AR95 の海拔が ,植生帯の交代を予測している。全層群落に関しては ,龍良山や大山では ,AR80 は 573 と 626 ,AR95 では 1067 と 1164 となった。これらの数値が現実をうまく表現しているかどうか ,あるいは植生帯の入れ替わりの海拔予測に適合しているかどうかは ,なお資料の集積を要するであろう。しかしここにおいても ,比良山地の $AR80 > 1600$, $AR95 > 3000$ の数値は異常に高く現実的でない。この山地に見る異常値は ,前記したように ,二次林要素が群落内に混在することによるのではないかと考えられる。このことは ,ベータ多様性の研究には ,まず ,高い自然度の幅広い植生域が必要であることを物語る。

外国の植生の例

本研究と同じパラメータで比較出来るような外国での植生研究は ,筆者のガラパゴス諸島の研究だけである(伊藤 1992; ITOW 1992)。Table 12 には ,同諸島の Santa Cruz 島の南側と北側斜面 ,および Isabela 島の Alcedo 火山について ,ATR および IA の値があげてある。興味深いのは ,Santa Cruz 島の南側斜面では北側斜面の 3 倍の ATR を示す。事実 ,*Scalesia pedunculata* 林に到達する海拔は ,南側では 180m ,北側では 3 倍の 540m である(ITOW 1992)。ここにおいても HC と CL を算出し ,両者の高い相関が認められた。

垂直分布帯の構造

ここまで述べてきた研究の結果や考察から ,ベータ多様性研究が植生構造の解析と記

載の方法として重要である事は明らかであろう。植物群落は生活形や生理的要求あるいは耐性の異なる多数の種の共存システムである。群落のアルファ多様性（種多様性）は、環境傾度の上のある点における共存システムの構造の1つの側面を表している。

垂直分布帯は、海拔傾度に沿った群落の連続構造である。それは相観の上では、異なる生活形の群落への順次の移行であり、優占種からみれば次の優占群落への移行である。この移行現象は個々の種の個体群の分布行動に分解しても把握できる。それは、生理的要求あるいは耐性の異なる多数の種が、それぞれ正規分布型分布曲線を描く分布行動の重なりあった構造となる（WHITTAKER 1972, 1977）。ベータ多様性とは、こうした連続性を内部にもつ地域植生（coenocline）の全体的な構造である。それは、環境傾度に沿った多数種の共存システムの高次構造である。そこには、少なくとも本稿の Fig. 1~7, Table 10~11 に見たように、地域を越えた共通の構造があることは明らかとなった。

今後課題としては、まず研究法の確立をすすめなければならないであろう。この方面への研究者が世界的に少ない現在、本研究の方法論はなお改良に向かって検討が求められる。視点と手法のことなる研究の推進も望ましいことである。方法論を確立すると共に、植生の垂直分布構造の解明を日本列島各地、世界各地で行わなければならない。理論上は、同じ視点と手法は水平分布構造にも適用可能なはずである。そうすることによって、日本列島ならびに世界の植生構造の全体像へせまる道が拓けてくるであろう。

摘 要

1. 植生の垂直分布帯において、海拔に伴う種の変化率の研究法を提案した。
2. その方法を、照葉樹林域においては屋久島、稲尾岳、龍良山、照葉樹林域～夏緑林域においては比良山地、夏緑林域においては大山、針葉樹林域においては遠音別岳に適用した。
3. 総ての対象山地において、海拔差に対する群落類似度(C C) (対数) は高い有意の相関関係を示して直線的に低下した。
4. 全層群落を木本植物と草本層植物に分けて解析した稲尾岳、龍良山、大山においては、草本層植物の変化率の方が木本植物よりも高い値を示した。しかし二次林要素の混じる比良山地では、そうはならなかった。
5. ベータ多様性研究における本研究と WHITTAKER 概念を比較考察し、植生傾度長 (coenocline length) は、環境傾度幅 (海拔差) と種平均変化率 (ATR) の積で表現され、それは WHITTAKER (1960, 1972, 1977) の半数交代値 (HC: half-change) と同等であることを示した。