

## ブナ・スギ混交林におけるシダ植物の分布と生態戦略

大杉周<sup>1)</sup>・佐藤利幸<sup>2)</sup>

1)信州大学大学院総合工学研究科 2) 信州大学理学部

### 背景

現在の地球上で約 13600 種、日本では約 700 種のシダ植物がいると予想されており（佐藤・宋, 2006）、低地より山岳地帯に膨大な種数が生息している（Tryon, 1986; Moran, 1995）。山岳地帯に集中する理由は、日光や風雨による浸食、多種多様な微地形、標高など数多くの要因から成る大規模な環境の不均質性と言われる（Moran, 1995）。また標高ごとの植物種数に関しても、低地（800m未満）から中間の標高帯（800m－2000m）にかけて増加し、山頂（森林限界）に向かうに連れて減少する（Michael Kessler, 2000; James et al, 2006）。以上のことから、山岳地域の森林生態系はシダ植物の重要なハビタットである事は明らかである。

そのため、シダ植物の分布を森林内の環境から求める研究は多く、土壌条件（Costa et al. 2005）や微地形（村上ら, 2003）などの林床の要素から、山火事の跡地（深山・後藤, 2000）などの大規模攪乱まで、様々な要因との対応が挙げられてきた。逆に、特定のシダ植物を指標種とし、その分布によって環境や植物群落を説明しようとした例もある（佐藤・酒井, 1978; 中池, 1983; 渡辺・梶原, 2007）。

本研究では、森林の林冠層、上層を覆う樹木群の違いが下層植生に与える影響に着目した。森林植生学において、上層木と下層植生の相関性は重要なテーマである。森林の種類を林冠層の種構成と造林までの過程から「スギ・人工林」といった森林タイプに区分して纏めることで、森林の環境や植生の区分や評価に使われている。しかし、それらの異なる森林タイプが隣接した場合、境界線上におけるシダ植物の分布動態がどのように反応するか、は未知の部分が多い。

そこで今回の調査は、針葉樹と広葉樹の森林が隣接する境界線上に調査区を置き、シダ植物の分布と環境要因の差異を地図上で示す。最後にそれらを比較することで、シダ植物の分布に最も影響を与える環境要因と、森林タイプごとのシダ植物の生息状況を特定する。ここで、環境要因は林冠だけでなく、林床由来の要素（微地形や斜面角度）などを含めることで、森林環境の詳細な区分を目指した。

### 調査方法

#### 調査地

新潟県中魚沼郡津南町下船渡における河岸段丘、農と縄文の体験実習館「なじょもん」の南西に位置する斜面を調査区とした（北緯 37°02'16.3" 東経 138°40'04.7" 標高 257m）。市街地と信濃川に挟まれた立地で、段丘上の林道と下の道路を繋ぐ作業道が設置されてい

る。斜面の森林は、大部分を覆うブナ二次林と、斜面下部のスギ人工林の 2 種類の林で構成されている。また、ユキツバキ・ヒメアオキ・エゾユズリハ・ヒメモチなどの日本海要素の低木が多く自生しており、ブナ二次林と合わせて積雪の影響が非常に強いことが伺える。津南町には 108 種のシダ植物が自生し、風穴などの特殊な環境に適応したシダ植物の多く存在する（津南町教育委員会,1994）。

#### 調査手法

50m×50m のコドラート設置と、その範囲内における植生と環境要素の調査を行った。前年度（平成 28 年）に、コドラートの設置と以下の 3 つの条件を考慮した。①三角測量の手法に則り、水準距離で 50m×50m を測定する。②ブナ二次林とスギ人工林、それらの境界線をコドラート内に含む。③作業道がコドラート内を縦断する。

植生の調査は、シダ植物群と林冠を構成する高木を対象とした。シダ植物群は一株ごとの位置を、高木は幹とそこから拡張する林冠が覆う範囲を、紙面でのコドラートマップに記録した。後にコドラートを 1 m<sup>2</sup>で区切った時、シダ植物群は 1 m<sup>2</sup>マスごとに種数と個体数を記録した。高木層は、林冠が重なる 1 m<sup>2</sup>マスを 1、重ならないマスを 0 と設定した在・不在データで座標に記録した。

環境要素の調査は林床の特徴を捉えるために、微地形(Micro landforms)と落葉層を対象とした。微地形は菊池多賀夫の地形植生誌を参考とし、斜面・水路・道・道端・斜面（道）の 5 種類に設定し、それらの存在する範囲を紙面上の地図に写し取った。斜面と水路は自然に形成された微地形であり、道・道端・斜面（道）は、人為的に形成された微地形である。ここで、人間による踏圧を受ける場所を道、斜面との境であり踏圧を受けにくい場所を道端、道と道の間の法面である場所を斜面（道）、の 3 つに分けて、林冠と同様に、1 m<sup>2</sup>マスごとの在否データに置き換えた。同時に、それぞれの微地形の斜面角度も測定した。落葉層は、地表面（A 層）より上の厚さを測った。落葉層には、積雪によって分解されず、植物の根や糸状菌による補強で強靱になった古い層も含まれており、それを“フィルター層”と呼称した。この調査では、当年性の落葉層とのフィルター層を区分して、それぞれの厚さを計測した。落葉の直後である 2016 年の冬と、落葉層が攪乱された後の 2017 年の初夏の 2 回に分けて行った。第 1 回は、5m×5 m のマス内から複数回計測し、その平均を記録した。5m×5 m のマス内に複数の微地形が混在するときは、その微地形ごとに計測した。第 2 回は、越冬後の地表面の攪乱を調査するため、1 m<sup>2</sup>マスごとに厚さを計測した。

#### 統計解析

##### 単変量解析

全ての調査結果を 1 m<sup>2</sup>マスデータに置き換えた後、シダ植物群の分布に対する環境要因の相関について解析を行った。

1 m<sup>2</sup>マスの 7 種ごとの個体数、全種の総和と種数を目的変数、環境要因を従属変数に指定

し、スピアマンの順位相関係数を算出した。スピアマンの順位相関係数を選択した理由は、線形の相関関係で表せないデータにも応用できるからである。ただし、マス数が 25 箇所(約 1%) に満たない 5 種は、偶然出現した可能性を排除するために目的変数から外した。

#### nMDS 及び指標種分析

シダ植物種組成の類型化及び環境要因との関係の解析を、非計量的多次元尺度法 (nMDS : Non-metric multidimensional scaling) によって行った。分析は、1 m<sup>2</sup>マスごとのシダ植物種組成行列データを元に行った。Bray-Curtis Index (類似度指数) によるマスの種組成の類似性 (β 多様性) をお互いの距離として算出し、相互関係を 2 次元平面上に投影した上、順位に基づく non-parametrics 型の検定によってサンプルクラスターの識別を行った。

次に、nMDS の結果を座標値に利用して、「k-means 法」に基づいた非階層的クラスター分析を行った。最適なクラスター数 (k) は、cascadeKM 関数によるクラスター内の分散の比とクラスター間の分散の比から求めた (Calinski-Harabasz, 1974)。

加えて、類型化したグループを特徴付ける種を抽出するために、指標種分析 (INSPAN: indicator species analysis) を行った。

## 結果

### 現地調査

シダ植物群は 12 種、7389 個体が確認された (表.1)。個体数の順から上位 7 種を挙げると、ミゾシダが 4994、ホソバナライシダが 975、ゼンマイが 364、シシガシラが 343、クジャクシダが 303、リョウメンシダが 253、ジュウモンジシダが 113 となった。出現した個体数、またはマス数が 25 以下、コドラート面積の 1%未満の種類は、サカゲイノデ、トラノオシダ、ミヤマイトチシダ、シケシダ、イノデとなった。

林冠層は、ブナと重なる 1 m<sup>2</sup>マスが 1375 個、スギが 772 個、ホオノキが 98 個、ヤマモミジが 30 個、そして林冠が開いたマスが 273 個であった。全体的な分布は、左下のスギ人工林に対して、ホオノキとヤマモミジを含めたブナ二次林が取り囲む配置になっていた (図.1)。

微地形は、中央下から左上にかけて作業道が通り、左右が自然の斜面となっている (図.2)。自然の微地形は、斜面の 1 m<sup>2</sup>マスが 1489 個、水路が 20 個である。一方で人為的な微地形は、斜面 (道) が 485 個、道端が 257 個、道が 249 個であった。

斜面角度と落葉層は、林冠木と微地形ごとに算出した (表.2)。以下の数値は、全て平均

値を引用する。

林冠木を比較した時、ブナは斜面角度が  $40.5^\circ$ 、落葉層は 2016 年が 4.2 cm、2017 年が 1.6 cm と、急斜面かつ落葉層が薄いことがわかった。フィルター層は、2016 年で 6.2 cm と 5.7 cm、2017 年で 4.0 cm と 2.5 cm であった。0.5、2017 年で 0.3 と、他の林冠木よりも高かった。一方のスギは斜面角度（平均）が  $33.9^\circ$ 、落葉層は 2016 年が 6.1cm、2017 年が 2.8 cm と、緩斜面で落葉層が厚いがフィルター層は両年度とも 0 であった。ホオノキとヤマモミジは落葉層が厚いが、斜面角度はヤマモミジが  $41.0^\circ$  と高く、フィルター層はホオノキのみに 0.3 cm と 0.1 cm で存在した。

微地形を比較した場合、斜面と斜面（道）の角度が  $40.8^\circ$ 、 $42.6^\circ$  と急であり、逆に道と水路は  $16.9^\circ$ 、 $22^\circ$  と緩やかであった。落葉層は水路と斜面が厚く、2016 年で 6.2 cm と 5.7 cm、2017 年で 4.0 cm と 2.5 cm であった。逆にフィルター層は道（端）と道で厚く、2016 年で 2.0 cm と 1.0 cm、2017 年で共に 0.3 cm であった。

最後に、落葉層の厚さを図.5、上位 7 種を含めたシダ植物の分布マップを図.6 に示した。

#### 統計解析

シダ植物の出現頻度と環境要因との単変量解析の結果を、表.3 で示した。林冠木の場合、ブナがシシガシラを除いた殆どのシダ植物に対して負の相関を示し、一方でスギは正の相関を示した。これは、今回出現したシダ植物の大多数が、ブナ林でなくスギ林に偏在していたことを示唆している。

微地形の場合、種毎に自然と人工でそれぞれ対応が分かれた。ミゾシダとホソバナライシダの 2 種のみが、斜面と水路、自然の微地形に対して正の相関を示した。ミゾシダは道（端）とも正の相関を示したので、ミゾシダは水の通りの湿潤な環境に定着していた可能性が示唆された。しかし、ホソバナライシダは全ての人工的な微地形に負の相関を示し、人工的な環境を避ける傾向を見せた。ゼンマイ・シシガシラ・クジャクシダ・リョウメンシダ・ジュウモンジシダの 5 種は、斜面（道）に正の相関を示し、人工的な斜面に偏在することが示唆された。一方でリョウメンシダは、道に対して正の相関を示した唯一の種であった。

斜面角度では、シシガシラが正の相関を示し、ミゾシダとリョウメンシダが負の相関を示した。シダ植物全体の個体数も斜面角度と負の相関を示したが、これは最多のミゾシダが同様の傾向を示したことも理由の一つと推測できる。

落葉層では、フィルター層は完全にシダ植物と負の相関を示した。当年の落葉層では、シシガシラが負の相関を示し、落葉層が薄い、もしくは欠落している場所に多いことが示唆された。

#### nMDS 及び指標種分析

nMDS によるシダ植物群落の類型の結果は図.3.4、表.4 に示した。シダ植物の種組成は 7

つの集団に類型化された。No.7 はシダ植物が出現しなかったマスが該当した。No.1.2.3.4.5.6 は、ミゾシダが出現した No.1.2.5.6 と、ミゾシダが出現しなかった No.3.4 に区分された。No.1.2.5.6 は、ミゾシダのみ出現した No.2、ミゾシダとホソバナライシダの 2 種で構成された No.1、複数の種が混在する No.5、そしてホソバナライシダ以外の複数の種が混在する No.6、に区分された。No.3.4 は、ホソバナライシダかシシガシラが最も多く他の種も同時に混在する No.3 と、単一種のみの No.4 に区分された。

シダ植物の種と環境要因の nMDS 得点を表 4 で示した。第 1 軸は、ブナ、フィルター層が負方向に、スギが正方向に当てはまることから、ブナ～スギの林冠の環境勾配を表現していると考えられる。第 2 軸は、落葉層が負の方向に、微地形の斜面と斜面角度が正の方向に当てはまることから、斜面角度と落葉層の厚さの環境勾配を表現していると考えられる。

シダ植物のほぼ全ての種は、第 1 軸に対して正の値を取っているため、今回出現したシダ植物は、ブナを避けて、スギに集中していることがわかった。第 2 軸に対しては、上位 7 種で個体数の最多のミゾシダが負の方向だったのに対し、シシガシラとホソバナライシダなど他 5 種は正の方向に当てはまり、クジャクシダはほぼ 0 に近かった。このことから、ミゾシダとクジャクシダ以外のシダ植物は、急勾配かつ土壌の薄い場所に偏在していることがわかった。

## 考察と今後の予定

今回の調査から、スギ林と人為的な微地形がシダ植物にとって、重要な生息地となることが実証された。人工的な微地形に対してシダ植物が分布する傾向は、先行研究と一致した(村上健太郎他 2003)。また、本調査地は林道が階段状の地形となっており、作業道におけるシダ植物の分布の違いについては、積雪地における階段造林の先行研究を参考にした(高橋 1970)。平坦部分である道は、排水の悪さと積雪量の増加によって雪害を受けやすい。本調査の道端にあたる盛土法面側の路肩部分は、排水の良さと積雪の影響の小ささの面で優れており、斜面(道)にあたる切土法面・盛土法面は積雪の移動による雪圧を受けやすい。ただし、作業道でもあるため、人の通行による踏圧と攪乱も考慮しなければならない。

ブナ林とフィルター層においては、シダ植物が分布していないことが顕著であった。nMDS の結果からも、ブナ・フィルター層はどのシダ植物に対しても不利な環境であることは明らかである。シシガシラも第 1 軸で 0 に限りなく近いものの正の値であり、ブナ林そのものに対して選好性があるとは言えない。

しかし、図 4(左)のグリッドマップを見ると、ブナ林の範囲であってもシダ植物は分布しており、特に No.3 と No.4、シシガシラとホソバナライシダを中心とした種組成パターンが集中している。シシガシラとホソバナライシダは、単相関と nMDS の結果から、急勾配の場所に集中していたことが明らかになっている。さらに、フィルター層はブナ林内で形成されること、シシガシラは 2016 年度の落葉層の厚さに対して強い負の相関を示していたことなどから、ブナ林であっても、急勾配かつ土壌の薄い場所にこの 2 種を中心としてシダ

植物が進出していたことが明らかになった。以上のことから、ブナ林においてシダ植物の進出を阻害する要因の1つが落葉層であることが示唆された。

今後の課題は、落葉層の剥ぎ取りや斜面角度の異なる場所での比較実験を行い、シダ植物の前葉体や幼年の孢子体の発生を観察することで、斜面角度と落葉層の欠如に対するシダ植物の反応を確認することである。

## 謝辞

今回の調査を含めて3年間、津南での活動に多くの人から援助を頂きました。現地の植物の同定や調査の準備を手助けして下さった担当の中澤英正氏を始めとする調査苗場山麓ジオパーク振興協議会事務局や農と縄文の体験実習館「なじょもん」の職員の皆様、調査地の使用を許可して下さった土地所有者の村山忠夫様、宿泊所となった溪泉荘の皆様に、深く感謝の意を表します。

大学においても、シダ植物の同定や研究における手助けをくださった佐藤利幸教授や研究室の先輩方に、深く感謝の意を表します。

## 参考文献

- 阿部正敏(著) (1996) 葉によるシダの検索図鑑.誠文堂新光社, 東京. 211pp.
- Christopher.N.Page (2002) Ecological strategies in fern evolution:a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 1-33
- Farrar.D.R.(1967).Gametophytes of four tropical fern genera reproducing independently of their sporophytes in the southern Appalachians .*Science* 155, pp.1266-1267.
- 岩槻邦男(編) (1992) 日本の野生植物:シダ.平凡社,東京.311pp.
- 岩槻邦男(著) (1996) シダ植物の自然史.東京大学出版会,東京.259pp.
- James E. Watkins Jr, Catherine Cardelús, Robert K. Colwell and Robbin C. Moran (2006) Species richness and distribution of ferns along an elevational gradient in Costa Rica , America : *Journal of Botany*. vol. 93,no.1, pp.73-83
- 加藤雅啓(1997) シダ植物に見る多様性と系統 植物の多様性と系統(加藤雅啓編) バイオデババーシティ・シリーズ 2 裳華房 東京
- Klaus Mehlreter , Lawrence R. Walker, Joanne M. Sharpe (Editor)(2010.3) *Fern Ecology*: Cambridge University Press, United Kingdom of Great Britain and Northern Ireland.474pp.
- 前迫 俊一,米丸 伸一,酒井 正治 (2002) 隣接するスギ林と広葉樹林の表層土壌の理化学的性質の比較. 鹿児島県林試研報 7 , pp.14-22
- Moran.R.C.(2004). *A Natural History of Ferns*.Portland, OR : Timber Press
- Moran.R.C.(1995) The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on Neotropical montane forests : Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests. *Proceedings of a symposium, New York Botanical Garden*, pp. 359-363
- 村上健太郎,松井理恵,前中久行,森本幸裕(2003)京都市内孤立林におけるシダ植物の種組成と微地形との関係.*ランドスケープ研究* 66 (5) pp. 513~516
- 中池 敏之(1983) ウラジロ線-シダ植物の分布を基にした暖帯植物の分布について. 国立科学博物館専報 16, pp. 105-110
- 長池卓男(2000a) 人工林生態系における植物種多様性.*日林誌* 82(4) , pp.407~416
- 長池卓男(2000b) 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. 山梨県森林総合研究所研究報告 No.21 , pp.29~85
- 長池卓男(2001) ブナ林域における森林管理が地域の植物種多様性に及ぼす影響.*国際景観生態学会日本支部会報* 6(1) , pp.19-23.
- 新潟県津南町教育委員会 (編) (1994) 津南町の自然 植物編
- 西田誠(1977) 陸上植物の起源と進化 岩波書店 東京
- Page, C. N. (1979a). The diversity of ferns. An ecological perspective : In *The*

Experimental Biology of Ferns, ed. A. F. Dyer London: Academic Press, pp.10-57.

Page, C. N. (1979b). Experimental aspects of fern ecology : In The Experimental Biology of Ferns, ed. A. F. Dyer, London: Academic Press, pp.552-589.

酒井昭(1977) 植物の積雪に対する適応. 低温科学. 生物篇 34, pp.47-76

佐藤利幸,酒井昭(1978)日本産シダ植物の分布の類型化と特徴. 低温科学. 生物篇 35, pp.45-53.

佐藤利幸(1983)世代交代に着目した暖温帯性シダの耐寒性: 日生態会誌 (Jap.J.Ecol) 33, pp.27-35.

佐藤利幸,中西由佳,増沢武弘,福原隆 (2003) 信州中央部の標高に応じたオシダ属の種・個体・葉脈・細胞密度の分布-生組レベル(種・個・細胞配置)を紡ぐスケーリング試案-環境科学年報 25, pp.96-105.

佐藤 利幸,宋立 軍(2006)信州山間地におけるシダ植物の種密度分布と出現頻度: オシダ属の広がりとは志賀高原からのスケーリング解析. 信州大学教育学部附属志賀自然教育研究施設研究業績 43, 1-12.

田川 基二 (1959) 原色日本羊歯植物図鑑. 保育社, 270pp.

高橋喜平 (1970) 雪害から樹木を守る.気象害から樹木を守る(渡辺資仲・堀内孝雄・高橋喜平), 全国林業普及協会,東京, pp.160-220

Tryon, R.M. (1986). The biogeography of species, with special reference to ferns:Botanical Review. 52: pp. 118-156.

土居 秀幸、岡村 寛 (2011) 生物群集解析のための類似度とその応用: R を使った類似度の算出、グラフ化、検定. 日本生態学会誌 61(1), 3-20, 2011-03-30

堤 利夫(編) (1989) 森林生態学.朝倉出版,東京. 166pp.

渡辺 直史, 梶原 規弘 他(2007) ヒノキ人工林の林床植生型としての「ウラジロ・コシダ型」の立地特性. 森林立地 49(1), pp.27-33,

表.1 本調査におけるシダ植物の個体数と出現したマス数

| 種名       | 個体数  | (N/m <sup>2</sup> ) | 存在するマス(1m <sup>2</sup> ) | 割合(%) |
|----------|------|---------------------|--------------------------|-------|
| ミゾシダ     | 4994 | 1.998               | 1330                     | 0.532 |
| ホソバナライシダ | 975  | 0.390               | 656                      | 0.262 |
| ゼンマイ     | 364  | 0.146               | 278                      | 0.111 |
| シシガシラ    | 343  | 0.137               | 219                      | 0.088 |
| クジャクシダ   | 303  | 0.121               | 243                      | 0.097 |
| リョウメンシダ  | 253  | 0.101               | 155                      | 0.062 |
| ジュウモンジシダ | 113  | 0.045               | 95                       | 0.038 |
| サカゲイノデ   | 20   | 0.008               | 20                       | 0.008 |
| トラノオシダ   | 15   | 0.006               | 13                       | 0.005 |
| ミヤマイトチシダ | 6    | 0.002               | 6                        | 0.002 |
| シケシダ     | 2    | 0.001               | 2                        | 0.001 |
| イノデ      | 1    | 0.000               | 1                        | 0.000 |
| シダ植物全体   | 7389 | 2.956               | 1779                     | 0.712 |

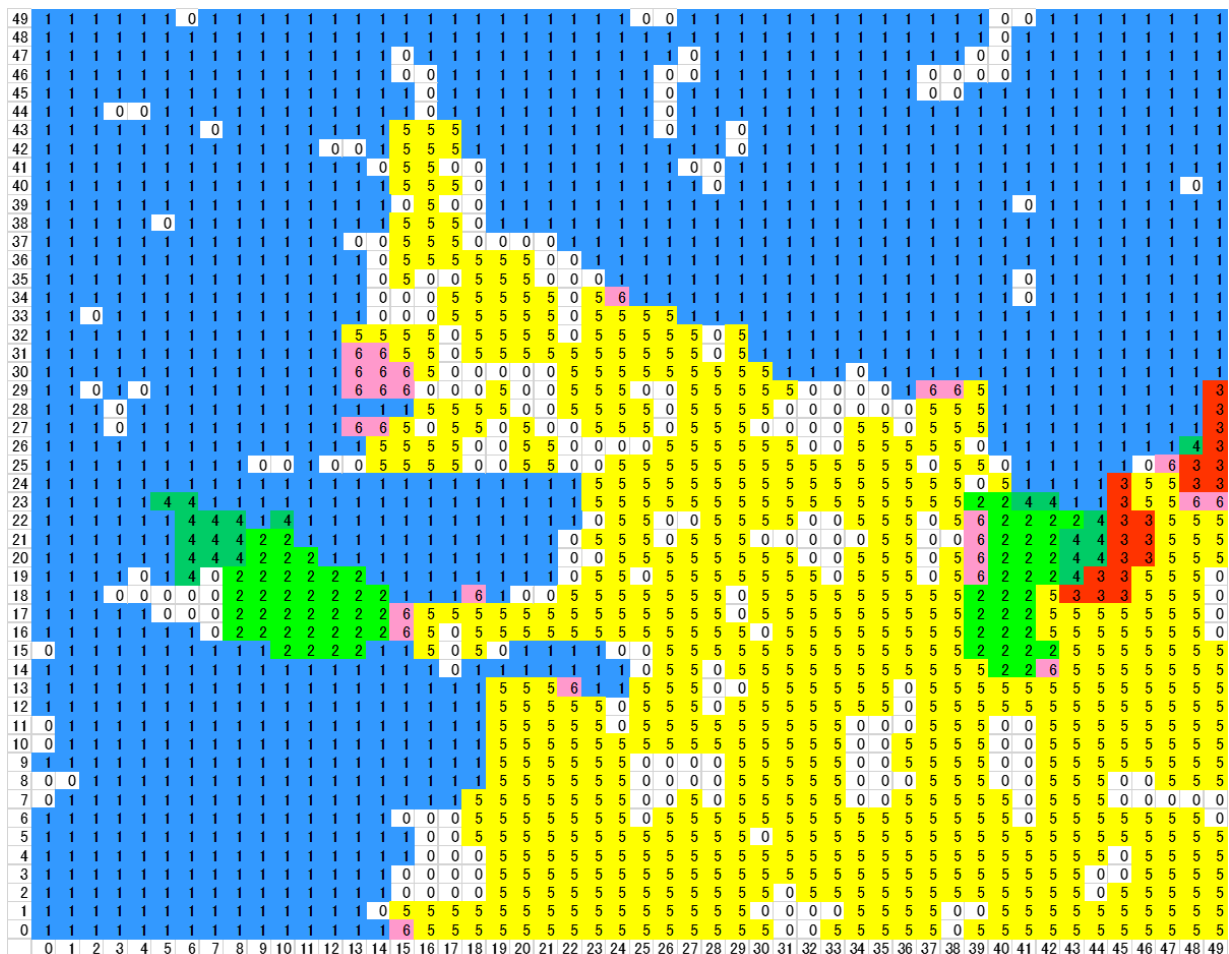


図 1. 1 m<sup>2</sup>マスにおける林冠の分布マップ

0:無冠 1:ブナ 2:ホオノキ 3:ヤマモミジ 4:1~3 の重複 5:スギ 6:5 と 1~3 の重複

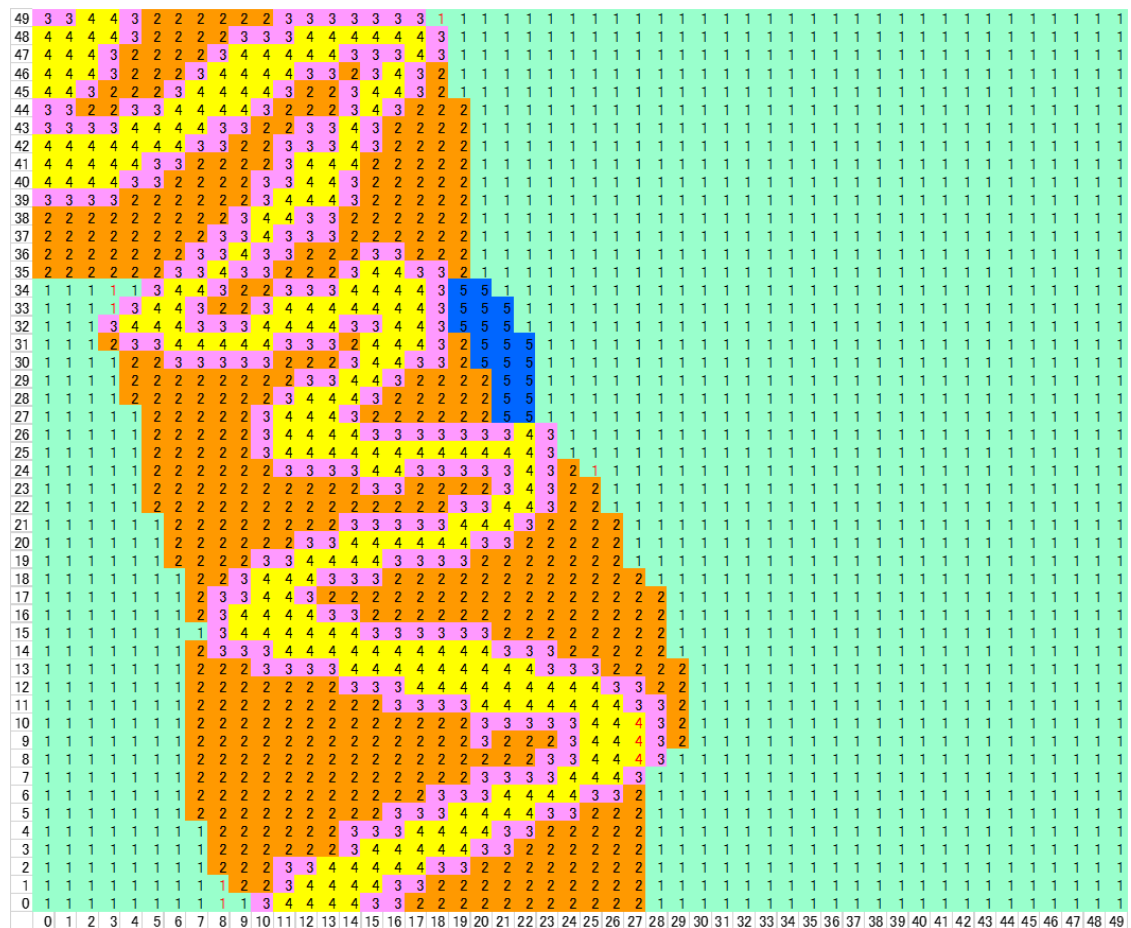


図.2 1 m<sup>2</sup>マスにおける微地形の分布マップ

1:斜面 2:斜面 (道) 3:道 (端) 4:道 5:水路

表.2 林冠木と微地形ごとの斜面角度と落葉層の厚さ

|                   | ブナ     | スギ    | 林冠木<br>ホオノキ | ヤマモミジ | 無      | 斜面    | 斜面(道) | 微地形<br>道(端) | 道     | 水路    |
|-------------------|--------|-------|-------------|-------|--------|-------|-------|-------------|-------|-------|
| マス数               | 1375   | 772   | 98          | 30    | 273    | 1490  | 484   | 257         | 249   | 20    |
| 斜面角度              |        |       |             |       |        |       |       |             |       |       |
| 平均値               | 40.5   | 33.9  | 35.3        | 41.0  | 33.7   | 40.8  | 42.6  | 30.5        | 16.9  | 22.0  |
| 標準偏差              | 12.514 | 8.009 | 9.210       | 5.287 | 11.312 | 7.189 | 6.513 | 16.022      | 8.265 | 6.340 |
| 最小                | 4      | 4     | 16          | 33    | 4      | 19    | 14    | 4           | 4     | 22    |
| 最大                | 50     | 50    | 49          | 49    | 50     | 50    | 50    | 50          | 48    | 38    |
| 落葉層(cm)<br>(2016) |        |       |             |       |        |       |       |             |       |       |
| 平均値               | 4.2    | 6.1   | 5.4         | 6.3   | 5.1    | 5.7   | 4.0   | 3.4         | 3.6   | 6.2   |
| 標準偏差              | 2.078  | 2.399 | 2.440       | 1.300 | 2.617  | 2.029 | 2.750 | 2.456       | 1.739 | 1.968 |
| 最小                | 0      | 0     | 0           | 4.1   | 0      | 0     | 0     | 0           | 0     | 2.7   |
| 最大                | 9.3    | 13    | 10.1        | 8.1   | 13     | 13    | 9.8   | 9.3         | 7.3   | 7.9   |
| フィルター層<br>(2016)  |        |       |             |       |        |       |       |             |       |       |
| 平均値               | 0.5    | 0.0   | 0.3         | 0.0   | 0.3    | 0.2   | 0.3   | 2.0         | 1.0   | 0.2   |
| 標準偏差              | 0.865  | 0.257 | 0.518       | 0.000 | 0.571  | 0.504 | 0.691 | 0.979       | 1.055 | 0.394 |
| 最小                | 0      | 0     | 0           | 0     | 0      | 0     | 0     | 0           | 0     | 0     |
| 最大                | 6      | 2.1   | 1.9         | 0     | 2.3    | 6     | 4.2   | 4.2         | 3.6   | 1.2   |
| 落葉層全体<br>(2016)   |        |       |             |       |        |       |       |             |       |       |
| 平均値               | 4.7    | 6.1   | 5.7         | 6.3   | 5.4    | 5.9   | 4.3   | 3.9         | 4.6   | 6.4   |
| 標準偏差              | 2.393  | 2.363 | 2.206       | 1.300 | 2.554  | 2.015 | 2.947 | 2.939       | 2.250 | 1.951 |
| 最小                | 0      | 0     | 0           | 4.1   | 0      | 0     | 0     | 0           | 0     | 2.7   |
| 最大                | 13.2   | 13    | 10.1        | 8.1   | 13     | 13.2  | 13.2  | 13.2        | 10.25 | 7.9   |
| 落葉層(cm)<br>(2017) |        |       |             |       |        |       |       |             |       |       |
| 平均値               | 1.6    | 2.8   | 2.2         | 3.0   | 2.3    | 2.5   | 1.5   | 1.7         | 1.5   | 4.0   |
| 標準偏差              | 1.457  | 1.760 | 1.567       | 1.354 | 1.436  | 1.632 | 1.423 | 1.622       | 1.196 | 2.144 |
| 最小                | 0      | 0     | 0           | 0     | 0      | 0     | 0     | 0           | 0     | 0     |
| 最大                | 7.5    | 10    | 9.8         | 7.2   | 7.3    | 10    | 9.3   | 7.3         | 6.2   | 7.9   |
| フィルター層<br>(2017)  |        |       |             |       |        |       |       |             |       |       |
| 平均値               | 0.3    | 0.0   | 0.1         | 0.0   | 0.1    | 0.1   | 0.1   | 0.3         | 0.3   | 0.1   |
| 標準偏差              | 0.670  | 0.289 | 0.391       | 0.000 | 0.521  | 0.544 | 0.453 | 0.713       | 0.640 | 0.581 |
| 最小                | 0      | 0     | 0           | 0     | 0      | 0     | 0     | 0           | 0     | 0     |
| 最大                | 5.6    | 4.8   | 2.5         | 0     | 4.1    | 4.8   | 3     | 3.1         | 5.6   | 2.6   |
| 落葉層全体<br>(2017)   |        |       |             |       |        |       |       |             |       |       |
| 平均値               | 1.9    | 2.8   | 2.4         | 2.4   | 2.3    | 2.6   | 1.6   | 2.0         | 1.8   | 4.1   |
| 標準偏差              | 1.746  | 1.796 | 1.582       | 1.354 | 1.541  | 1.723 | 1.547 | 2.035       | 1.557 | 2.311 |
| 最小                | 0      | 0     | 0           | 0     | 0      | 0     | 0     | 0           | 0     | 0     |
| 最大                | 10.4   | 10    | 9.8         | 7.2   | 7.3    | 10.4  | 9.3   | 10.2        | 9.6   | 8.1   |

表.3 出現数の上位 7 種と全体の個体数・種数に対する林冠・微地形・斜面角度・落葉層の相関関係  
検定には、スピアマンの相関係数を使用。 p 値は ‘\*\*\*’=< 0.001 ‘\*\*’=< 0.01 ‘\*’=< 0.05

|      |              |        |       | シダ植物群          | 種数<br>number of<br>species | 全個体数<br>number of<br>all ferns | ミゾシダ<br><i>Stegnogramma<br/>pozoi</i> ssp.<br><i>Mollissima</i> | ホソバナライシダ<br><i>Arachniodes<br/>borealis</i><br><i>Serizawa</i> | ゼンマイ<br><i>Osmunda<br/>japonica</i> | シシガシラ<br><i>Blechnum<br/>niponicum</i> | クジャクシダ<br><i>Adiantum<br/>pedatum</i> | リョウメンシダ<br><i>Arachniodes<br/>standishii</i> | ジュウモンジシダ<br><i>Polystichum<br/>tripteron</i> |
|------|--------------|--------|-------|----------------|----------------------------|--------------------------------|-----------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------|-------------------------------------|----------------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------------------|----------------------------------------------|
| 環境要因 |              |        |       | 略称<br>(マス\資料数) | 12                         | 7389                           | 4994                                                            | 975                                                            | 364                                 | 343                                    | 303                                   | 253                                          | 113                                          |
| 林冠   | 広葉樹          | ブナ     | c1    | 1375           | -0.3476<br>***             | -0.3476<br>***                 | -0.3293<br>***                                                  | -0.1689<br>***                                                 | -0.0977<br>***                      | 0.0653<br>**                           | -0.1345<br>***                        | -0.0318                                      | -0.0849<br>***                               |
|      |              | ホオノキ   | c2    | 97             | 0.0158                     | 0.0155                         | 0.0280                                                          | -0.0132                                                        | -0.0261                             | 0.0314                                 | 0.0144                                | -0.0516<br>**                                | 0.0575<br>**                                 |
|      |              | ヤマモミジ  | c3    | 30             | 0.0422<br>***              | 0.0546<br>**                   | 0.0805<br>***                                                   | 0.0197                                                         | 0.0065                              | -0.0341                                | -0.0118                               | -0.0283                                      | 0.0354                                       |
|      | 針葉樹          | スギ     | c4    | 772            | 0.3153<br>***              | 0.3042<br>***                  | 0.2637<br>***                                                   | 0.1704<br>***                                                  | 0.0979<br>***                       | -0.0455<br>*                           | 0.1401<br>***                         | 0.0594<br>**                                 | 0.0569<br>**                                 |
|      | 無            |        | cn    | 273            | 0.0654<br>***              | 0.0854<br>***                  | 0.1032<br>***                                                   | 0.0051                                                         | 0.0241                              | -0.0272                                | 0.0096                                | -0.0001                                      | -0.0021                                      |
| 微地形  | 自然           | 斜面     | ml1   | 1489           | 0.0947<br>***              | 0.0412<br>*                    | 0.0196                                                          | 0.2535<br>***                                                  | -0.0274                             | -0.0335                                | -0.0296                               | -0.1308<br>***                               | -0.0628<br>**                                |
|      |              | 水路     | ml5   | 20             | 0.0357                     | 0.0360                         | 0.0557<br>**                                                    | 0.0022                                                         | -0.0039                             | -0.0278                                | 0.0003                                | 0.0142                                       | 0.0055                                       |
|      | 人工           | 道      | ml2   | 249            | -0.1957<br>***             | -0.1339<br>***                 | -0.0659<br>***                                                  | -0.1853<br>***                                                 | -0.0836<br>***                      | -0.0795<br>***                         | -0.0998<br>***                        | 0.0909<br>***                                | -0.0383                                      |
|      |              | 道端     | ml3   | 257            | -0.0154                    | 0.0448<br>*                    | 0.0432<br>*                                                     | -0.0733<br>***                                                 | 0.0016                              | 0.0661<br>***                          | -0.0082                               | 0.0294                                       | 0.0437<br>*                                  |
|      |              | 斜面(道)  | ml4   | 485            | 0.0344                     | 0.0077                         | -0.0201                                                         | -0.1184<br>***                                                 | 0.0969<br>***                       | 0.0573<br>**                           | 0.1185<br>***                         | 0.0677<br>***                                | 0.0721<br>***                                |
|      | 斜面角度         |        | sa    | 2500           | -0.0221                    | -0.0637<br>**                  | -0.1027<br>***                                                  | 0.0301                                                         | -0.0169                             | 0.1325<br>***                          | 0.0206                                | -0.0969<br>***                               | -0.0144                                      |
| 落葉層  | (当年の)<br>落葉層 | 2016年冬 | wl.16 | 2500           | 0.2045<br>***              | 0.1966<br>***                  | 0.2285<br>***                                                   | 0.1585<br>***                                                  | 0.0193                              | -0.1475<br>***                         | 0.0604<br>**                          | -0.0314                                      | 0.0822<br>***                                |
|      |              | 2017年夏 | wl.17 | 2500           | 0.1352<br>***              | 0.1940<br>***                  | 0.2613<br>***                                                   | 0.0292                                                         | 0.0160                              | -0.1640<br>***                         | 0.0396<br>*                           | -0.0152                                      | -0.0098                                      |
|      | フィルター<br>層   | 2016年冬 | wl.16 | 572            | -0.3689<br>***             | -0.3798<br>***                 | -0.3314<br>***                                                  | -0.1619<br>***                                                 | -0.0888<br>***                      | -0.0552<br>**                          | -0.1584<br>***                        | -0.0220                                      | -0.0811<br>***                               |
|      |              | 2017年夏 | wl.17 | 278            | -0.2349<br>***             | -0.2532<br>***                 | -0.2261<br>***                                                  | -0.1182                                                        | -0.0195                             | -0.0333                                | -0.0821<br>***                        | -0.0177                                      | -0.0579<br>**                                |

表.4 nMDS の第 1 軸と第 2 軸における 2 次元座標値 (左) シダ植物種 (右) 環境要因  
p 値は ‘\*\*\*’=< 0.001 ‘\*\*’=< 0.01 ‘\*’=< 0.05

|          | MDS1       | MDS2        |              | NMDS1    | NMDS2    | r2     | Pr(>r)   |     |
|----------|------------|-------------|--------------|----------|----------|--------|----------|-----|
| X        | -0.3382558 | -0.05567915 | X            | 0.94053  | -0.33971 | 0.0453 | 1.00E-04 | *** |
| ミゾシダ     | 0.5090226  | -0.44631924 | ブナ           | -0.92598 | 0.37758  | 0.1052 | 1.00E-04 | *** |
| ホソバナライシダ | 0.5063611  | 0.70823796  | スギ           | 0.94694  | -0.32142 | 0.0828 | 1.00E-04 | *** |
| クジャクシダ   | 1.0708507  | -0.03129699 | ホオノキ         | 0.99464  | -0.10337 | 0.0012 | 0.217478 |     |
| シシガシラ    | 0.1297566  | 1.245756    | ヤマモミジ        | 0.59938  | -0.80046 | 0.0013 | 0.20498  |     |
| ゼンマイ     | 0.9659051  | 0.47354171  | 無冠           | 0.74234  | -0.67003 | 0.0073 | 0.0004   | *** |
| サカゲイノデ   | 1.5712301  | -0.29204153 | 斜面           | -0.19806 | 0.98019  | 0.0149 | 1.00E-04 | *** |
| ジュウモンジシダ | 1.0048895  | 0.11811818  | 道            | -0.69591 | -0.71813 | 0.0373 | 1.00E-04 | *** |
| リョウメンシダ  | 0.5290232  | 0.25111069  | 道端           | 0.68728  | -0.72639 | 0.0044 | 0.0035   | **  |
| シケシダ     | 1.2227136  | -1.69914543 | 斜面.道.        | 0.98113  | -0.19334 | 0.0111 | 1.00E-04 | *** |
| ミヤマタチシダ  | 2.1715099  | 0.70418865  | 水路           | 0.65956  | -0.75165 | 0.0039 | 0.008799 | **  |
| トラノオシダ   | 0.6141668  | 1.8762639   | 斜面角度         | 0.27179  | 0.96236  | 0.0112 | 1.00E-04 | *** |
| イノデ      | 2.9454676  | -0.03331506 | 落葉層.2016.    | 0.73191  | -0.68141 | 0.0237 | 1.00E-04 | *** |
|          |            |             | フィルター層.2016. | -0.98264 | 0.18554  | 0.106  | 1.00E-04 | *** |
|          |            |             | 落葉層全体.2016.  | 0.28823  | -0.95756 | 0.0061 | 0.0007   | *** |
|          |            |             | 落葉層.2017.    | 0.43943  | -0.89828 | 0.0313 | 1.00E-04 | *** |
|          |            |             | フィルター層.2017. | -0.91903 | 0.39418  | 0.0367 | 1.00E-04 | *** |
|          |            |             | 落葉層全体.2017.  | 0.19303  | -0.98119 | 0.0148 | 1.00E-04 | *** |



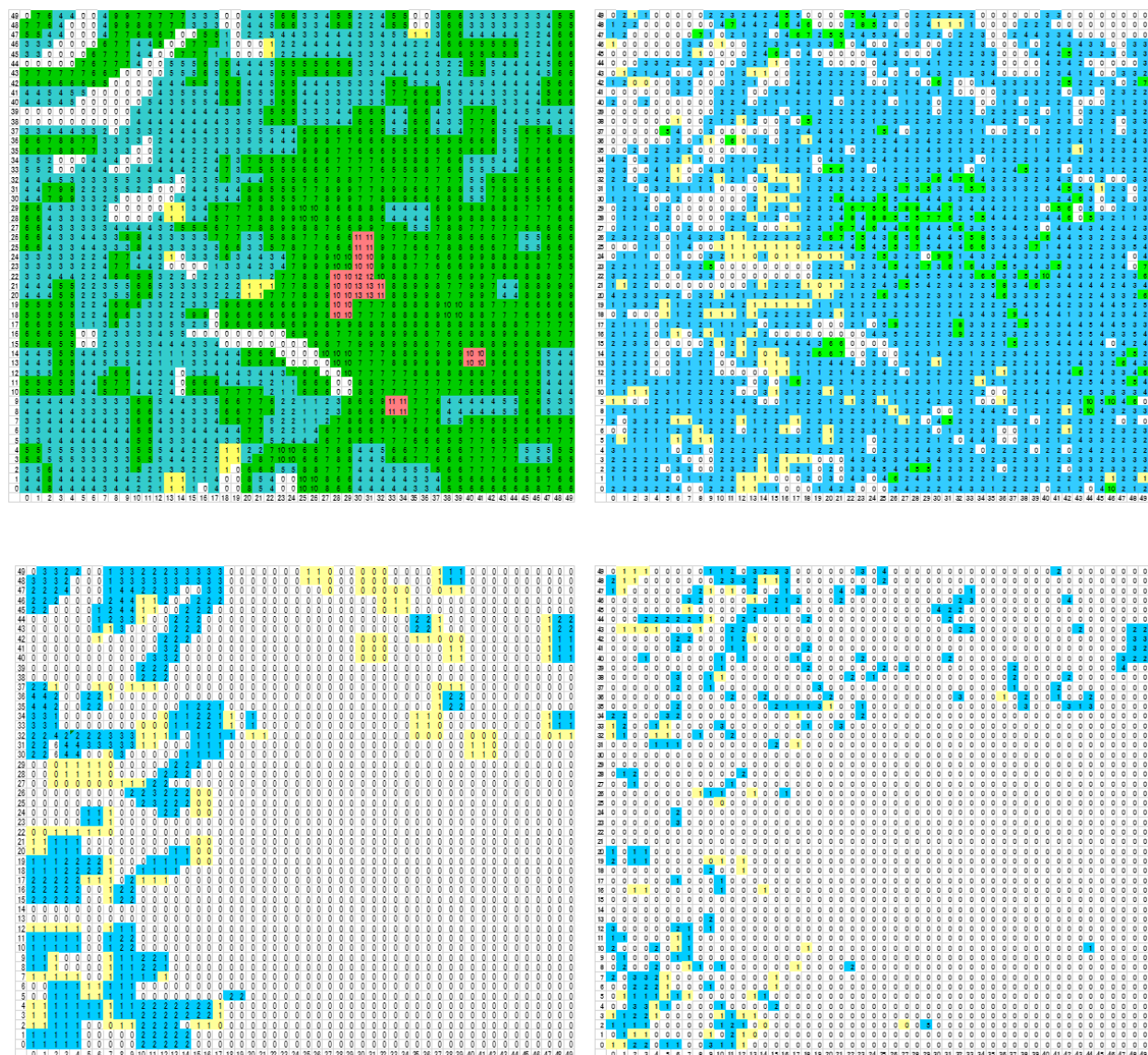


図.5 落葉層の 1 m<sup>2</sup>マスごとの厚さと分布マップ

< 1 (cm)=薄黄 1~5=青 5~10=緑 10< =ピンク

(左上) 落葉層 2016 年度

(右上) 落葉層 2017 年度

(左下) フィルター層 2016 年度

(右下) フィルター層 2017 年度

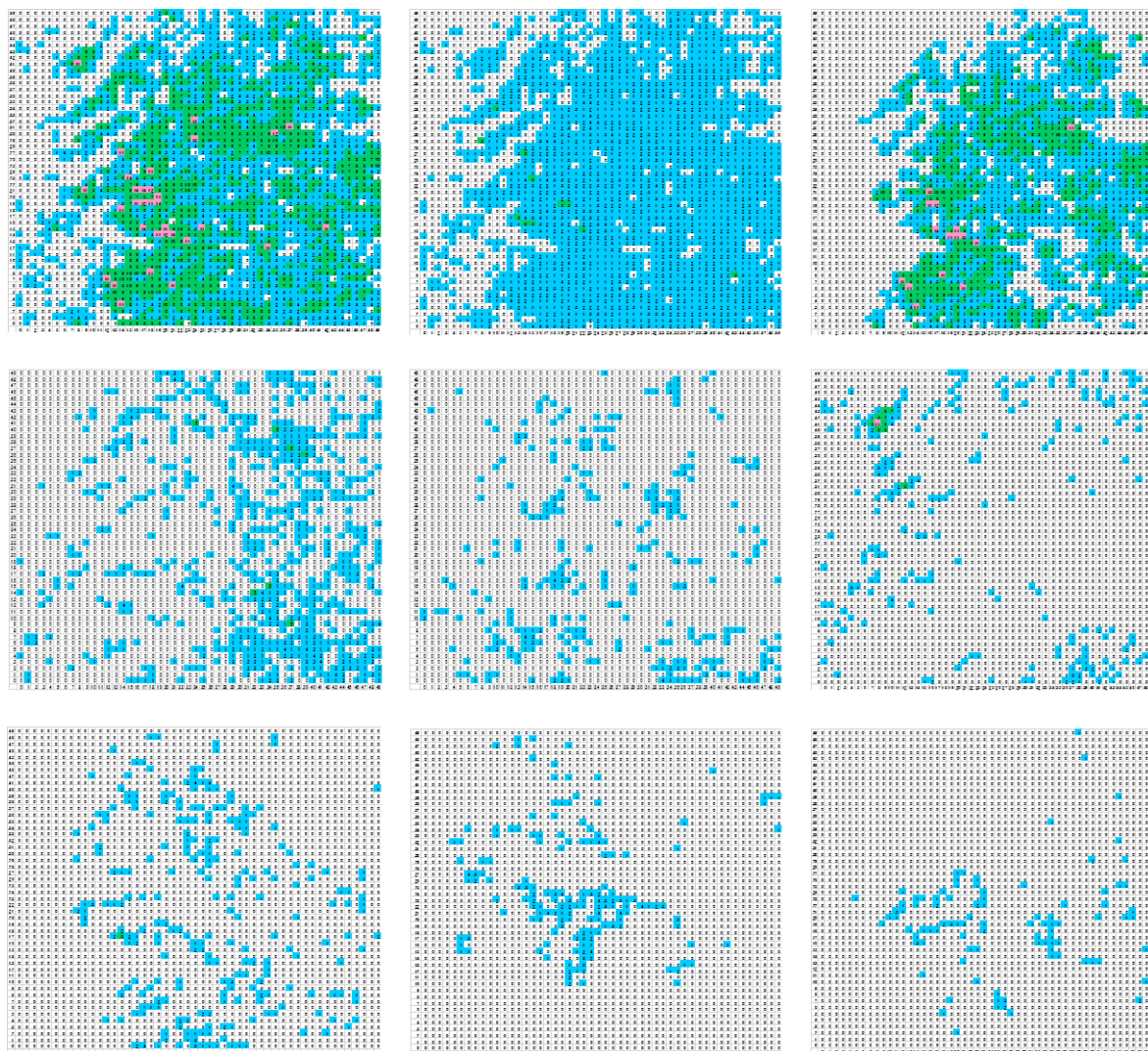


図.6 シダ植物の 1 m<sup>2</sup>マスごとの個体数と分布マップ

< 1 (cm)=薄黄 1~5=青 5~10=緑 10<=ピンク

(左上) 全種の個体数 (中上) 種数 (右上) ミゾシダ

(左中) ホソバナライシダ (中) ゼンマイ (右中) シシガシラ

(左下) クジャクシダ (中下) リョウメンシダ (右下) ジュウモンジシダ