九州大学学術情報リポジトリ
Kyushu University Institutional Repository

宮崎演習林における樹木群集のα，β，γ多様度と標高との関係に地形が及ぼす影響

明坂，将希
九州大学大学院生物資源環境科学府環境農学専攻森林環境科学教育コース

榎木，勉
九州大学大学院農学研究院環境農学部門森林環境科学講座

鍜治，清弘
九州大学農学部附属演習林

山内，康平
九州大学農学部附属演習林

他

https://doi.org/10.15017/4377830

出版情報：九州大学農学部演習林報告. 102, pp.23-30, 2021-03-22. 九州大学農学部附属演習林
バージョン：
権利関係：

原著論文

宮崎演習林における樹木群集のα，β，γ多様度と標高との関係に地形が及ぼす影響

明坂将希 *[1], 榎木　勉 [2], 鍜治清弘 [3], 山内康平 [3], 緒方健人 [3], 長慶一郎 [3], 田代直明 [2], 菱　拓雄 [2]

九州大学宮崎演習林における樹木群集の標高に沿った種多様性の変化パターンに及ぼす地形の影響を明らかにするため，125 個の植生調査プロットから 50 個を抽出するランダムサンプリングを行い，地域全体で推定される種数（γ多様度），地域内における各地点の種数（α多様度）および地点間の多様性すなわち地点間での種の入れ替わりの程度を示すβ多様度（β = γ/α）の変化を標高及び地形傾度に沿って解析した。γ多様度は標高が高くなっても減少せず，サンプリングされた標高範囲が大きいほど増加する傾向があった。このことから本調査地では標高傾度に沿って種の入れ替わりが生じているものの，寒冷ストレスは地域全体の種数を減少させるほど厳しくないことが示唆された。また，βおよびγ多様度は，サンプリングされた斜面傾斜角の範囲が大きいほど増加する傾向があった。このことから表層土壌の移動頻度などの斜面傾斜角に応じた攪乱体制の違いが地形傾度に沿った種の入れ替わりに寄与することが示唆された。
キーワード：環境傾度，攪乱，気温，傾斜，山地

To clarify the effects of topography on the pattern of tree species diversity along the elevation in the Shiiba Research Forest, Kyushu University, we randomly sampled 50 plots from the 125 vegetation survey plots and analyzed variations of the estimated number of species in the region (γ diversity), the number of species in each plot (α diversity), and inter-plot diversity indicating the species turnover among plots (β diversity, β = γ/α) along altitudinal and topographical gradients. γ diversity did not decrease with altitude and tended to increase with elevation range sampled. This suggested that cold stress was not severe enough to reduce the regional species richness in this site, while species composition changed along altitudinal gradient. β and γ diversities increased with range of slope inclination sampled. This suggested that different disturbance regime with slope inclination such as frequency of slope failure could contribute to the species turnover along the topographical gradient.
Key words: disturbance, environmental gradient, mountain area, slope inclination, temperature

1．はじめに

樹種の分布には様々な環境要因が影響し，大きな空間スケールでは緯度，標高傾度に伴う気候条件の変化が挙げられる。日本では標高が 1km 高くなるほど年平均気温は約 5.86℃低下し（大森・柳町 1988），温帯地域における森林の相観は標高傾度に沿って常緑広葉樹林，落葉広葉樹林，常緑針葉樹林へと変化する（相場 2011）。また，より小さい空間スケールでは，樹種ごとの分布パターンは地形によっても説明される（たとえば Hara *et al*. 1996; Nagamatsu & Miura 1997; Enoki 2003）。地形は土壌厚や土壌水分，栄養塩循環（Gessler *et al*. 2000; Fu *et al*. 2004），攪乱体制（Nagamatsu & Miura 1997; Dai *et al*. 2001）などに影響して不均一な地表環境を生み出し，樹種ごとの地形によるニッチ（生息地）の分化（TND: topographical niche differentiation）を促進している（Kitagawa *et al*. 2014）。

環境条件の不均質性に対する「ニッチ分化」は樹木群集の種多様性を決定する重要な要因のひとつと考えられている（相場 2008）。一般に，緯度が高くなるほど樹木種数は減少する（Kraft *et al*. 2011; Qian & Song 2013）ことが知られており，熱帯林では 1ha に 300 種以上が出現することがあるが，北方林では多くの場合数種しか出現しない（相場 2008）。このような緯度傾度に沿った生物多様性の偏りを生み出す要因を解明するため，標高傾度を用いた研究が多く成されてきた（Sanders & Rahbek 2012）。標高傾度は緯度傾度と比較して，より小さな距離で同様の温度変化が観察でき（Jump *et al*. 2009），調査地の複数設置が可能などの利点をもつ（Sanders & Rahbek 2012）。各地で解析された樹木群集における種の豊富さの標高傾度に沿ったパターンは，単調減少もしくは一山型を示すことが多い（たとえば Allen *et al*. 2002; Bruun *et al*. 2006; Acharya *et al*. 2011）。一方で，より小さな空間スケールにおける環境条件の違いが山地林における生物多様性を高くする可能性も示されている（Brockway 1998; Enoki 2003; Kubota *et al*. 2004）。たとえば，

Akesaka M*., Enoki T., Kaji K., Yamauchi K., Ogata K., Cho K., Tashiro N., Hishi T.: Effect of topography on the altitudinal patterns of alpha, beta and gamma diversities in tree communities of Shiiba Research Forest
* 責任著者（Corresponding author）Email. akesaka.masaki.756@s.kyushu-u.ac.jp 〒 811-2415　福岡県糟屋郡篠栗町津波黒 394
1 九州大学大学院生物資源環境科学府環境農学専攻森林環境科学教育コース
Course of Forest Environmental Science, Field of Agro-environmental Science, Faculty of Agriculture, Kyushu university
2 九州大学大学院農学研究院環境農学部門森林環境科学講座
Division of Forest Environmental Science, Department of Agro-environmental Science, Faculty of Agriculture, Kyushu university
3 九州大学農学部附属演習林
Kyushu University Forest

Pereira *et al*.（2007）はブラジルの大西洋側山地林において，土壌化学性や地形の不均質性が種多様性を増加させることを示し，Myers *et al*.（2013）は北米の温帯林において，樹種ごとに特定の環境条件に集中分布することにより地点ごとの種構成の違いが増加したことを報告している。

森林のような様々な種が集合した生物群集の種多様性は α，β，γ 多様度の指標（Whittaker 1960）で評価されてきた。ある地域の多様性を評価する場合，その地域全体の種多様性を γ 多様度とする。γ 多様度はその地域の地史的要因や気候条件などで決定される。その地域内のある場所の種多様性を α 多様度とする。α 多様度はその地域に生育する生物種が局所的な環境条件や散布制限の影響を受けて形成する群集の多様度である。その地域内の各場所間の多様性は β 多様度とする。β 多様度はその地域内における各場所の群集の相違度を表し，場所ごとの種の入れ替わりの程度を示す。一つの山系についてみた場合，γ 多様度は標高傾度に沿って減少することが報告されている（Kraft *et al*. 2011）。一方で，α 多様度は地形に伴う攪乱や貧栄養条件（Sakai & Ohsawa 1994; Fu *et al*. 2004; Homeier *et al*. 2010）に影響されることも示されている。したがって，その地域全体が様々な標高，地形条件を含んでいるほど β および γ 多様度は増加する（Brockway 1998; Pereira *et al*. 2007; Myers *et al*. 2013）と予想される。

本研究では，九州大学宮崎演習林全域植生調査データを利用し，α，β，γ 多様度に及ぼす標高および地形の影響を検討した。β および γ 多様度は対象地域ごとに 1 つの値しか得られないため，環境条件がこれらに与える影響を評価した研究では，複数の地域における多地点調査データを用いたもの（たとえば Tang *et al*. 2012; Myers *et al*. 2013; Qian & Song 2013）が多い。本研究では，125 個の植生調査プロットから無作為抽出された 50 個のプロットにおける種多様性および環境条件を算出する操作を 1,000 回繰り返し，α，β，γ 多様度と標高および地形との関係を解析した。

2．方法

2.1. 調査地の概要

九州山地中央部の宮崎県東臼杵郡椎葉村大河内に位置する九州大学農学部附属演習林宮崎演習林（北緯 32.3°～32.4°，東経 131.0°～131.2°；以下，宮崎演習林）を調査地とした。宮崎演習林は，林地のほとんどが標高 1,000m 以上に位置している。森林の総面積は 2,915ha であり，約 8 割の 2,346ha を天然林が占める。地形は急峻で 30 度以上の傾斜地が 30% を占める。地質および地形条件のため地滑りや斜面崩壊の危険性が極めて高い地域である（九州大学宮崎演習林 2014）。演習林事務所（標高 600m）における 2003 年から 2011 年の気象観測では年平均気温は 13.2℃，年降水量は 2,750mm で，多い年には 4,000mm に達する多雨地域である（榎木ら 2013）。

2.2. 地形の評価と植生調査

調査は 2015 年 9 月から 2019 年 11 月にかけて宮崎演習林全域で行われた。宮崎演習林内の 3 つの団地（津野岳団地，萱原山団地，三方岳団地）を緯度，経度に平行な線で 1km 四方のメッシュに区切り，メッシュ 1 つにつき水平距離 10m 四方の方形区プロットを 5 個ずつ設置した。プロットは，緩傾斜地や急傾斜地，尾根地形や谷地形などさまざまな地形を含むように，合計で 125 個（津野岳団地に 30 個，萱原山団地に 20 個，三方岳団地に 75 個）設置された（表 1 および図 1）。各プロットの標高，斜面傾斜角，曲率の算出方法は下記のとおりである。

地理情報システム GIS（ArcGIS Pro 10.6.0.8321, ESRI ジャパン製）を用いて，数値標高モデル（DEM）データからプロットの標高および地形のパラメータを算出した。これま

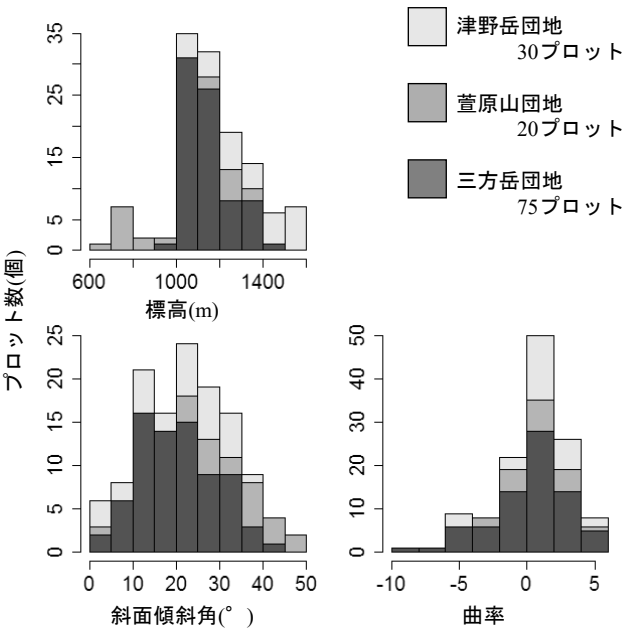


図1 125個のプロットにおける標高，斜面傾斜角，曲率の分布

表1 各団地の調査プロットにおける標高，斜面傾斜角，曲率の平均値および標準偏差

	プロット数（個）	平均値 ± 標準偏差		
		標高（m）	斜面傾斜角（°）	曲率
津野岳団地	30	1328 ± 168	20.8 ± 9.94	0.887 ± 2.39
萱原山団地	20	995 ± 259	33.5 ± 9.87	0.545 ± 2.25
三方岳団地	75	1146 ± 96	20.1 ± 9.07	0.368 ± 2.87
全体	125	1164 ± 184	22.3 ± 10.4	0.534 ± 2.66

での研究では，地形をいくつかのカテゴリーに分類して種多様性との関係を解析したもの（Fu *et al*. 2004; Homeier *et al*. 2010; Myers *et al*. 2013）がほとんどであり，地形の連続的な変化が種多様性に及ぼす影響についてはあまり解析されていない。本研究では，プロットごとの地形を，斜面傾斜角と地形の曲率（土地の凹凸）で数値化して表した。標高は，プロットの4つの頂点における標高値を平均して算出した。斜面傾斜角および曲率の算出には，それぞれArcGIS Proの「傾斜角（Slope）」ツール,「曲率（Curvature）」ツールを使用した。斜面傾斜角はプロット内における最大傾斜方向の傾斜角を示す。曲率は調査プロットを中心とする水平距離30m × 30mの範囲における地形の凹凸度を示し，正の値は凸状の地形を，負の値は凹状の地形を表す。

プロット内に出現した胸高周囲長15cm以上の樹木個体を対象に，樹種名を記録し胸高周囲長を測定した。同一株の個体が胸高より低い位置で複数の幹に分かれていた場合，それぞれの幹の胸高周囲長を測定した。

2.3. 解析方法

本研究では，種数（種の豊富さ）を用いて種多様性を評価した。1個のプロットにおける出現種数の平均値をα多様度とし，以下の式（1）により算出した。

$$\alpha\text{多様度} = \frac{\sum_i^N S_i}{N} \qquad \text{式(1)}$$

ただしNは総プロット数，iはプロット番号，Siはプロットiにおける出現種数である。γ多様度には，調査地点数と得られた希少種の数により算出される推定種数（Chao 2 estimator, Chao 1987）を用いた。推定式は以下の式（2）で表される。

$$\gamma\text{多様度} = S_0 + \frac{a_1^2}{2 * a_2} * \frac{(N-1)}{N} \qquad \text{式 (2)}$$

ただしS_0は観測された合計種数，a_1およびa_2はそれぞれ1個もしくは2個のプロットにのみ出現した種数，Nは総プロット数である。また，β多様度は関係式β = γ / αを用いて算出した（Baselga 2010）。樹木群集のα，β，γ多様度と標高，斜面傾斜角，曲率との関係を解析するため，以下の操作を1,000回繰り返した。

1）125個のプロットから無作為に50個を抽出。
2）抽出した50個のプロットの植生データからα，β，γ多様度を算出。
3）抽出した50個のプロットの標高，斜面傾斜角，曲率の平均値および標準偏差を算出。

各抽出サンプル群における標高，斜面傾斜角，曲率の平均値と標準偏差は，それぞれ各環境傾度上の位置と各環境条件のばらつきを表す指標とした。たとえば標高について，平均値が大きければ高標高に位置するプロットからの抽出が多いことを示し，標準偏差が大きければ幅広い標高帯から抽出していることを示す。なお，解析にあたっては2020年9月24日の抽出操作で得られたデータセットを用いた。

α，β，γ多様度に標高，斜面傾斜角，曲率が与える影響を評価するため，一般化線形モデル（GLM: Generalized linear model）で重回帰分析した。重回帰分析にあたっては以下のモデル（1），モデル（2），モデル（3）を定義した。

$$\alpha\text{多様度} = a + b\,A_{mean} + c\,S_{mean} + d\,C_{mean} \qquad \text{モデル（1）}$$

$$\beta\text{多様度} = a + b\,A_{sd} + c\,S_{sd} + d\,C_{sd} \qquad \text{モデル（2）}$$

$$\gamma\text{多様度} = a + b\,A_{mean} + c\,S_{mean} + d\,C_{mean} + e\,A_{sd} + f\,S_{sd} + g\,C_{sd} \qquad \text{モデル（3）}$$

ただし，説明変数のA，S，Cはそれぞれ標高，斜面傾斜角，曲率を，添え字mean，sdはそれぞれ平均値，標準偏差を示す。aからgは回帰係数である。各説明変数間の多重共線性の有無を調べるため，2変数間におけるPearsonの相関係数および分散拡大要因（VIF: variance inflation factor）を算出した。2変数間のVIFが10を超える場合，多重共線性があると判断した。各説明変数間におけるPearsonの相関係数は，C_{mean}とC_{sd}，A_{sd}とS_{sd}の間にそれぞれやや強い相関（それぞれ-0.382，0.318）が有意にみられたが，VIFはいずれの説明変数間においても10を超えなかった（表2）。そのため，各モデルの説明変数は変更せずに重回帰分析を行った。α，β，γ多様度はいずれも非負の連続値であり，対数正規分布に従うと判断されたため，GLMにあたっては対数正規分布を用いた。各モデルについて説明変数の全組み合わせを試行し，赤池情報量基準（AIC, Akaike 1974）が最小となるモデルをベストモデルとした。説明変数に何も選ばれないヌルモデルのAICと，得られたベストモデルのAICとの差が2.0未満（Burnham & Anderson

表2 各説明変数間のPearsonの相関係数およびVIF

	A_{mean}	S_{mean}	C_{mean}	A_{sd}	S_{sd}	C_{sd}
A_{mean}	−	-0.271**	0.213**	-0.085**	-0.118**	-0.087**
S_{mean}	1.08	−	-0.161**	0.232**	0.091**	0.001
C_{mean}	1.05	1.03	−	0.046	0.089**	-0.382**
A_{sd}	1.01	1.06	1.00	−	0.318**	-0.048
S_{sd}	1.01	1.01	1.01	1.11	−	-0.127**
C_{sd}	1.01	1.00	1.17	1.00	1.02	−

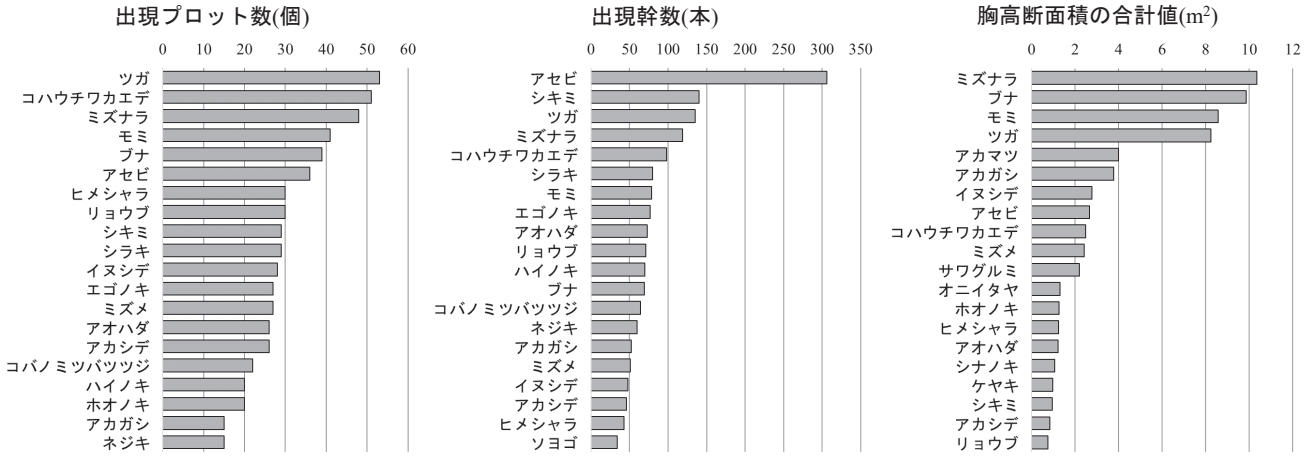
アルファベットは各抽出サンプル群(N=50)における標高(A)，斜面傾斜角(S)，曲率(C)の平均値(mean)および標準偏差(sd)。
対角線より右上がPearsonの相関係数を，左下がVIFを示す。
**p<0.01

2002）の場合，ヌルモデルをベストモデルとして扱うこととした。また，抽出操作ごとの結果の変動によって統計的有意性が変わる可能性があるため，回帰係数の p 値が 0.01 未満の場合を「統計的に有意」として扱った。すべての解析には統計ソフト R 3.4.2（R Development Core Team 2017）を利用した。

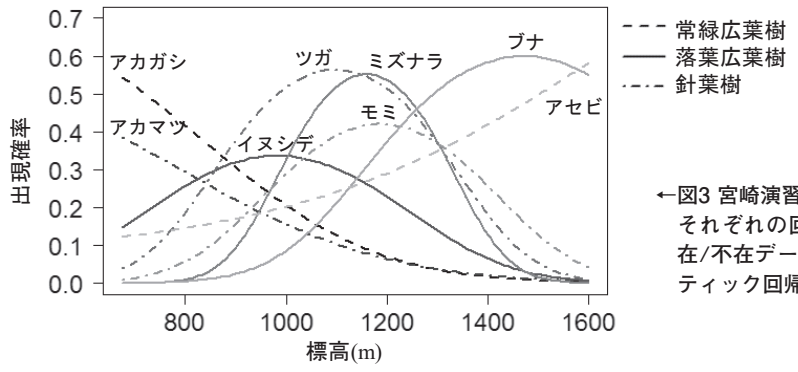
3．結果

3.1. 調査プロットの群集構造

125 個の調査プロット（10m × 10m）内には，胸高周囲長 15cm 以上の樹木個体が 93 種，2,271 本が生育していた。このうち常緑広葉樹は 17 種，落葉広葉樹は 68 種，針葉樹は 8 種であった。また，Chao 2 estimator を用いて推定した種数は 125 ± 16.8 種であった。30 個以上のプロットに出現した樹種はツガ（*Tsuga sieboldii*），コハウチワカエデ（*Acer sieboldianum*），ミズナラ（*Quercus crispula*），モミ（*Abies firma*），ブナ（*Fagus crenata*），アセビ（*Pieris japonica*），ヒメシャラ（*Stewartia monadelpha*），リョウブ（*Clethra barbinervis*）の 8 種であった。アカマツ（*Pinus densiflora*），アカガシ（*Quercus acuta*），イヌシデ（*Carpinus tschonoskii*）は 30 個未満のプロットでしか見られなかったものの，胸高位置における幹断面積の合計値は比較的大きかった（図



↑図2 125個のプロットにおける樹種ごとの優占度の指標
上位30種のみを値が大きい順に並べている。



←図3 宮崎演習林において優占的な樹種の標高に沿った分布パターン
それぞれの回帰線は，目的変数に各プロットにおける樹種ごとの在/不在データ，説明変数に標高および標高の2乗を用いてロジスティック回帰した場合のベストモデルを示す。

表3 α，β，γ 多様度のベストモデルにおける回帰係数とAIC

目的変数	説明変数							AIC		
	Intercept	A_{mean}	S_{mean}	C_{mean}	A_{sd}	S_{sd}	C_{sd}	best	null	null-best
α 多様度	2.51**	-0.000599**	0.0433**	0.00681**	–	–	–	609.8	753.4	143.6
β 多様度	2.40**	–	–	–		0.0186**		4174.6	4180.4	5.8
γ 多様度	4.36**				0.000514	0.0124		8054.2	8060.5	6.3

回帰係数のある説明変数がベストモデルに選ばれ，空白は選ばれなかったことを示す。「－」はモデルに組み込まれていない説明変数。
** $p < 0.01$

2)。本調査地における優占的な樹種は，標高に沿って異なる分布パターンを示した（図3)。

3.2. 種多様性に及ぼす標高および地形の影響

α多様度は標高の平均値が大きいほど小さく，斜面傾斜角および曲率の平均値が大きいほど大きかった（$p<0.01$, 表3)。β多様度は斜面傾斜角の標準偏差が大きいほど大きかった（$p<0.01$)。γ多様度は標高および斜面傾斜角の標準偏差が大きくなると増加する傾向があったが，有意ではなかった（それぞれ $p=0.06$, $p=0.07$)。いずれのベストモデルにおいても，ヌルモデルとのAICの差は2.0以上であった。

4．考察

4.1. 種多様性に及ぼす標高の効果

宮崎演習林全域における樹木群集のα多様度は標高が高くなるほど減少し，先行研究（Homeier *et al*. 2010; Kraft *et al*. 2011）と同様の傾向を示した（表3)。標高の上昇に伴う気温の低下は最低気温による生理学的ストレスをもたらし（Körner 2007)，植物種の分布に影響する重要な気候要因のひとつである（Woodward *et al*. 2004; Manthey & Box 2007)。Kubota *et al*.（2017）は日本の植物相について，分布限界における最低気温と枝条の生理学的耐凍性との関係を解析し，裸子植物および木本性被子植物については分布限界における最低気温と耐凍性が強い相関があることを示した。宮崎演習林における優占的な樹種は標高に沿って異なる分布パターンを示した（図3)。このような各種の標高経度に沿った分布パターンが各種の生理学的耐凍性に依存したものであれば，気温が減少する高標高ほど生育可能な樹種の数は減少することが考えられる。しかし，γ多様度は標高傾度と有意な関係は見られなかった。本調査地で最も標高の高い津野岳山頂（1,603m）付近の過去5年間での最低気温は-18.1℃であった（宮崎演習林)。Kubota *et al*.（2017）では多くの落葉樹の耐凍性が-20℃以下であり，本調査地の最低気温よりも下回っていた。これらのことから本調査地における標高傾度に沿った寒冷ストレスは地域全体の種数を減少させるほど厳しいものではないことが示唆される。

一方で，標高の標準偏差が大きいほどγ多様度は増加する傾向があった。幅広い標高帯からプロットを抽出すると，低標高に分布しやすい種と高標高に分布しやすい種などの組合せができるため，地域全体の種数が増加したと考えられた。しかし，β多様度のベストモデルには標高の標準偏差は選ばれなかったため，標高の変化以外の要因（例えば，地形や地質など）が種の入れ替わりを決定している可能性がある。

4.2. 種多様性に及ぼす地形の効果

樹木群集のα多様度は斜面の傾斜角が大きいほど増加し，βおよびγ多様度は斜面傾斜角の標準偏差が大きいほど増加する傾向があった（表3)。攪乱体制と樹種の分布との関係を調査した研究（Sakai & Ohsawa 1994; Nagamatsu & Miura 1997）において，攪乱の発生しやすい地形では遷移初期種が，発生しにくい地形では遷移後期種が分布しやすいことが示されている。斜面の傾斜角が大きいほど表層土壌が移動しやすくなる（Dai *et al*. 2001）ため，本調査地においても急斜面では攪乱頻度が増加し遷移初期種の割合が増加するようなことが起きている可能性がある。急傾斜地でα多様度が大きくなる理由は不明だが，緩斜面地では攪乱後の経過時間が長くなる確率が高く，種間競争の効果が大きくなり，サイズの大きい種や耐陰性の高い種が優占しやすくなるため種数が減少した可能性がある。一方で，急斜面地では耐陰性の低い種の割合が増えることが考えられる。したがって，様々な傾斜角のプロットが抽出されるほどそれぞれのプロットの環境に応じた樹種が分布することで，地点間の種の入れ替わりが大きくなり地域全体の種数も増加したと考えられる。

凸状の地形であるほど樹木群集のα多様度は増加したが，βおよびγ多様度は曲率に影響されなかった（表3)。凸状の地形では土壌中の有機物が流亡しやすく貧栄養な土壌となる（Gessler *et al*. 2000; Fu *et al*. 2004; Kubota *et al*. 2004）ため，樹木の成長量が減少すると考えられる。そのような場所では樹木間の競争による淘汰が起こりにくいためα多様度が増加した可能性がある。一方で，曲率がβおよびγ多様度に影響しなかったことから，凸状地形による環境ストレスは定着可能な樹種を限定するほど厳しくはないと考えられた。

各モデルに用いた説明変数間の相関係数（表2）について，標高が高いほど傾斜角は小さく（A_{mean} vs S_{mean}, $r=-0.271$)，凸状の地形が増える（A_{mean} vs C_{mean}, $r=0.213$）傾向がそれぞれ有意（$p<0.01$）にみられた。地域全体の推定種数であるγ多様度は高標高においても減少していなかったこと（表3）から，標高傾度に沿ったα多様度の変化は地形の効果による可能性がある。特に本調査地において，標高が高くなるほどα多様度が減少したのは，斜面傾斜角の影響が比較的大きかったためと考えられた。ただし，本研究では種多様性に及ぼす要因として標高と地形を独立して評価していない点には注意が必要である。

本研究では，125個のプロットから50個を無作為抽出する操作を繰り返し，α，β，γ多様度と標高および地形との関係をGLMで解析した。γ多様度が標高に伴い減少することはなく，本調査地においては標高の増加にともなう寒冷ストレスは地域全体の種数を減少させるほど厳しくはないと考えられた。一方，標高に沿ったサンプリング範囲が大きいほどγ多様度は増加する傾向があり，標高に沿って種の入れ替わりが起きている可能性が示唆された。βおよびγ多様度は斜面傾斜角のサンプリング範囲が大きいほど増加する傾向があり，斜面傾斜角により異なる攪乱体制に対応した種の入れ替わりが起きていることが示唆された。

ただし，GLMにあたっては，モデルの簡略化のため，線形な関係のみを検出するモデルを検討した。そのため，中程度の標高または地形傾度で種多様性が大きくなるような

一山形のパターンの場合，説明変数に選ばれないなど，うまく検出されなかった可能性がある。また，β 多様度について，本研究では $\beta = \gamma / \alpha$ の関係式を用いた。そのため地点間の種の入れ替わりの度合いを表すことはできたが，種構成の違いまでは考慮できなかった。樹種ごとのニッチに基づく立地選好性の違いを考慮したうえで標高，地形との関係を評価するためには，その他の β 多様度の算出方法や，GLM 以外の解析方法を検討する必要があると考えられる。

また，本調査地では近年ニホンジカの個体数増加にともなう下層植生の衰退が大きな問題となっている（村田ら 2009; 長ら 2016）。本研究では胸高周囲長 15cm 以上の樹木を対象にしており，現時点で食害の影響は少ないと考えられるが，高木種の更新への影響も観察されている（榎木ら 2017; Enoki *et al*. 2018）。今後は長期化するニホンジカの影響を考慮した研究が必要となる可能性がある。

謝辞

本研究は九州大学宮崎演習林全域植生調査データを利用して行われた。九州大学宮崎演習林全域植生調査に携わっていただいた宮崎演習林の技術職員，森林生産制御学分野および流域環境制御学分野の教員，学生，また実習等にご参加いただいた学生の皆様にお礼申し上げる。

引用文献

Acharya BK, Chettri B, Vilayan L (2011) Distribution pattern of trees along an elevation gradient of Eastern Himalaya, India. Acta Oecologia 37: 329-336

相場慎一郎（2008）熱帯林樹木の種多様性：異なる空間スケールで見る.（シリーズ群集生態学 5　メタ群集と空間スケール．大串隆之・近藤倫生・野田隆史編，京都大学学術出版会，京都）. 1-26

相場慎一郎（2011）森林の分布と環境.（シリーズ　現代の生態学 8　森林生態学．日本生態学会編，共立出版，東京）. 1-20

Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification. IEEE Trans Autom Control 19: 716-723

Allen AP, Brown JH, Gillooly JF (2002) Global Biodiversity, Biochemical Kinetics, and the Energetic-Equivalence Rule. Science 297(5586): 1545-1548

Baselga A (2010) Multiplicative partition of true diversity yields independent alpha and beta components; additive partition does not. Ecology 91(7): 1974-1981

Brockway DG (1998) Forest plant diversity at local and landscape scales in the Cascade Mountains of southwestern Washington. Forest Ecology and Management 109: 323-341

Bruun HH, Moen J, Virtanen R, Grytnes JA, Oksanen L, Angerbjörn A (2006) Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. Journal of Vegetation Science 17: 37-46

Burnham KP & Anderson DR (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York

Chao A (1987) Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. BIOMETRICS 43: 783-791

長慶一郎・榎木勉・鍜治清弘・山内康平・緒方健人・椎葉康喜（2016）ニホンジカの摂食圧増加にともなうスズタケの動態―九州大学宮崎演習林における 2003 年と 2014 年の比較―. 九州大学農学部演習林報告 97: 7-10

Dai FC, Lee CF, Li J, Xu ZW (2001) Assessment of landslide susceptibility on the natural terrain of Lantau Island, Hong Kong. Environmental Geology 40 (3): 381-391

Enoki T (2003) Microtopography and distribution of canopy trees in a subtropical evergreen broad-leaved forest in the northern part of Okinawa Island, Japan. Ecological Research 18: 103-113

榎木 勉・久保田勝義・鍜治清弘・壁村勇二・椎葉康喜・井上幸子・内海泰弘（2013）九州大学宮崎演習林の長期森林動態モニタリングプロット．九大演報 94: 40-47

榎木勉・久保田勝義・鍜治清弘・長慶一郎・山内康平・椎葉康喜・緒方健人・菱拓雄・田代直明（2017）九州山地におけるモミ・ツガ林の長期動態にシカが及ぼす影響 . 九州大学農学部演習林報告 98: 17-24

Enoki T, Hishi T, Tashiro N (2018) Changes in the effects of neighboring trees on tree growth and mortality in a temperate mixed forest for 30 years. Bull Kyushu Univ For 99: 1-7

Fu BJ, Liu SL, Ma KM, Zhu YG (2004) Relationships between soil characteristics, topography and plant diversity in a heterogeneous deciduous broad-leaved forest near Beijing, China. Plant and Soil 261: 47-54

Gessler PE, Chadwick OA, Chamran F, Althouse L, Holmes K (2000) Modeling Soil-Landscape and Ecosystem Properties Using Terrain Attributes. Soil Science Society of America Journal 64(6): 2016-2056

Hara M, Hirata K, Fujihara M, Oono K (1996) Vegetation structure in relation to micro-landform in an evergreen broad-leaved forest on Amami Ohshima Island, South-west Japan. Ecological research 11; 325-337

Homeier J, Breckle SW, Günter S, Rollenbeck RT, Leuschner C (2010) Tree Diversity, Forest Structure and Productivity along Altitudinal and Topographical Gradients in a Species-Rich Ecuadorian Montane Rain Forest. BIOTROPICA 42(2): 140-148

Jump AS, Mátyás C, Peñuelas J (2009) The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. Trends in Ecology and Evolution 24(12), 694-701

Kitagawa R, Kondo H, Sakai A (2014) Spatial pattern of forest structure mediated by topography in a steep mountain basin in West Tanzawa, Japan. J For Res 16: 205-214

Körner C (2007) The use of ‘altitude' in ecological research.

Tends in ecology & evolution 22(11): 569-574

Kraft NJB, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJ, Cornell HV, Davies KF, Freestone AL, Inouye BD, Harrison SP, Myers JA (2011) Disentangling the Drivers of β Diversity Along Latitudinal and Elevational Gradients. Science 333(6050): 1755-1758

Kubota Y, Kusumoto B, Shiono T, Tanaka T (2017) Phylogenetic properties of Tertiary relict flora in the east Asian continental islands: imprint of climatic niche conservatism and in situ diversification. Ecography 40: 436-447

Kubota Y, Murata H, Kikuzawa K (2004) Effects of topographic heterogeneity on tree species richness and stand dynamics in a subtropical forest in Okinawa Island, southern Japan. Journal of Ecology 92: 230-240

九州大学農学部附属演習林宮崎演習林（2014）九州大学農学部附属演習林宮崎演習林第 7 次森林管理計画書.

Manthey M & Box EO (2007) Realized climatic niches of deciduous trees: comparing western Eurasia and eastern North America. Journal of Biogeography 34: 1028-1040

村田郁恵・井上幸子・矢部恒晶・壁村勇二・鍜治清弘・久保田勝義・馬渕哲也・椎葉康喜・内海泰弘（2009）九州大学宮崎演習林におけるニホンジカの生息密度と下層植生の変遷 . 九州大学農学部演習林報告 . 90: 13-24

Myers JA, Chase JM, Jiménez I, Jøgensen PM, Murakami AA, Zambrana NP, Seidel R (2013) Beta-diversity in temperate and tropical forests reflects dissimilar mechanisms of community assembly. Ecological Letters 16: 151-157

Nagamatsu D & Miura O (1997) Soil disturbance regime in relation to micro-scale landforms and its effects on vegetation structure in a hilly area in Japan. Plant Ecology 133: 191-200

大森博雄・柳町 治（1998）ブナ林帯上限および下限の温度領域と更新世末期から完新世中期にかけての夏期気温変化. 第四紀研究 27（2）: 81-100

Pereira JAA, Oliveira-Filho AT, Lemos-Filho JP (2007) Environmental heterogeneity and disturbance by humans control much of the tree species diversity of Atlantic montane forest fragments in SE Brazil. Biodiversity and Conservation 16(6); 1761-1784

Qian H & Song JS (2013) Latitudinal gradients of associations between beta and gamma diversity of trees in forest communities in the New World. Journal of Plant Ecology 6(1): 12-18

Sakai A & Ohsawa M (1994) Topographical pattern of the forest vegetation on river basin in a warm-temperate hilly region, central Japan. Ecological Research 9: 269-280

Sanders NJ & Rahbek C (2012) The patterns and causes of elevational diversity gradients. Ecography 35: 1-3

Tang Z, Fang J, Chi X, Feng J, Liu Y, Shen Z, Wang X, Wang Z, Wu X, Zheng C, Gaston KJ (2012) Patterns of plant beta-diversity along elevational and latitudinal gradients in mountain forests of China. Ecography 35: 1083-1091

Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecological Monographs 30: 279-338

Woodward FI, Lomas MR, Kelly CK (2004) Global climate and the distribution of plant biomes. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 359: 1465-1476