

多次元的群落分類のすすめ

大野 啓一¹⁾

Encouragement for Multidimensional Syntaxonomy

Keiichi OHNO¹⁾

Abstract : There are many differences of opinion about the criteria for determining the descriptions of association and character-species in a phytosociological sense. Developing a phytosociological unit system has been complicated, because of this disagreement about the fundamental concept of phytosociology among phytosociologists, and also because no unified rules for syntaxonomical procedure exist. By comparing mutual species composition among same associations and some adjacent communities in local regions and over a wide area, we can recognize an independent association characterized by peculiar character-species in syntaxonomy.

Moreover, after due consideration of several ecological, chorological characteristics of each association and its succession, we may identify character and differential species, by which an association is distinguished from other communities.

Using a method of multidimensional analysis, by which character and differential species are divided into syntaxonomic, symmorphologic, syndynamic and synchorologic units, we can precisely systematize the plant communities consisting of various floristic elements.

はじめに

本論の骨子は、1993年に島根県松江市で開催された日本生態学会の自由式シンポジウム「森林群集はどこまで解明されたか」において筆者（大野，1993）が発表し、なおかつその講演内容は、日本林学会会報の「森林科学」（大野，1994）に掲載されたものである。しかしながらその報文は、掲載紙面の制限があったことから、多少の語句を省略したことや引用文献が不完全であることなど、内容的に不十分なところがあった。本論では、こうした点を補完し、主題を多次元的な群落分類に絞るとともに、その後筆者らが行った植物社会学的研究の成果を加味するなどその内容の一新をはかっている。

1) 横浜国立大学 環境科学研究センター (Institute of Environmental Science and Technology, Yokohama National University, Yokohama 240-8501, Japan)

植物社会学の歴史と課題

植物社会学の歴史は、1910年のブリュッセルで開かれた国際植物学会議において、群集 (association) の概念に関する統一見解が示されたことに始まる。この会議では、「群集は一定の種組成をもち、特定の立地条件と相観を有している植物群落」として定義づけられた。その後、1935年のアムステルダムでの国際植物学会議において、「群集は標徴種 (character-species) によって確定される単位である。また標徴種は全ての植物群落の比較によってのみ抽出することができる」ことが確認された。これによって植生は、一定の種組成と標徴種によって特徴づけられる群集に基づいて類型区分されるとともに、群集を基本単位とする植生単位の体系化が行われるようになった (Ellenberg, 1956)。

群集や標徴種に関する概念が確立されるなかで、植物群落相互の種組成の比較による群落分類を行う実証科学としての植物社会学の理論と方法を確立し、体系づけたのが Braun-Blanquet (Braun-Blanquet, 1928, 1964; Braun-Blanquet and Pavillard, 1928ほか) である。彼は、群集を群落分類体系の基本単位に位置づけるとともに、それを特徴づける組成群を標徴種とみなし、この標徴種に基づいて植物群落の類型区分を行った。また彼は、標徴種が原則的に、群落組成表による比較と適合度 (fidelity) などの統計的基準に基づいて判定されることを明らかにした。

ところで植物社会学的研究が目指すところは、植生を構成する種組成、構造、分布、生育環境に基づいて、その生態的機能を明らかにすることにある。ちなみに Braun-Blanquet (1964) は、植物社会学の主要な研究課題を、(1)植物群落の構造分析 (社会構成を見る)、(2)種のリストの作成と種の量的関係の解析、(3)占有空間とその階層構造の分析、(4)生活形および生育型の分析、(5)種間の共存あるいは競争関係の分析、など5項目にまとめている。このようにして植物社会学は、種組成、階層構造、分布、生育環境などの解析により、植物群落の社会的構造と生態的機能を明らかにする群集生態学の一分野として確立された。

植物社会学的群落分類の問題点

ところがこれまで数多くの植物社会学的研究が行われてきたなかで、群集および標徴種 の概念や植物社会学に関する共通の認識を持ち、そして同じ植生調査方法に拠りながら、植物社会学に携わる日本の研究者の間には、植生の分類および体系の一部に見解の相違が認められる。これは植物社会学における群落分類体系の基本単位である群集に関する規範や標徴種の判定基準となる適合度に対する理解の相違に起因するものと考えられる。植物社会学の発祥の地であるヨーロッパにおいても、初期の群落分類および体系化に関して研究者の間で見解の相違がみられたが、Tüxen and Lohmeyer (1962), Oberdorfer (1968, 1977), Knapp (1971), Tüxen (1974), Tüxen and Kawamura (1975) らの努力によって群集規定に係わる明確な基準が確立され、それに従った群落分類と群落体系の整理が進められ今日に至っている。

近年日本においても、従来の植物社会学的な調査研究で得られた基礎的研究成果を用いて、地域環境を質的に評価し、それを類型区分するなどの景観生態学的研究が盛んになってきた。しかし環境評価の基準となる植物社会学的植生単位があいまいのままでは、正確

な環境質の評価・区分は不可能である。こうした問題を解決するためにも、標徴種を判別し、群集を確定するための規範を統一し、不変的な植生単位を基盤とした群落分類体系を構築する必要がある。

すでに述べたように、群落分類体系の基本単位である群集は、種組成、相観そして生態的機能が類似した全ての植物群落を組成表のうえで比較し、そのなかで当該群集を特徴づける標徴種により識別される。また適合度による標徴種の判定は、原則的に群落相互の種組成の相対的な比較に基づいている。このため、隣接群落や異なる植生景観域にも分布している全ての同質群落と比較されなければ、標徴種を明確にすることができない。従って植物社会学的群落分類を行う際には、資料収集のために多大な労力と時間が必要とされる。しかし現実には、地域植生誌の編纂など限られた地域での植生研究では、暫定的に標徴種や区分種 (differential species) を特定し群集記載を行うのが一般的である。それゆえ専有的に一定の植物群落に結びついた、いわゆる絶対標徴種によって区分される群集は少なく、多くの場合暫定的に決められた標徴種や区分種の組合せによって決定されている (Oberdorfer, 1977)。こうした暫定的な群集では、それが規定する範囲が不明瞭であり、関連する新たな植生調査資料が増加することによって標徴種や区分種などが変動することも多い。

こうしたことは、同じ植物群落を研究対象にしているにもかかわらず、その植生単位を類型区分する場合に、研究者の見解に相違が生じる原因にもなるばかりでなく、標徴種の判別基準や群集区分を混乱させ、群落分類を不確実なものにしてしまう恐れがある。それゆえ群集を類型区分し、それを記載するに際しては、局地的にもまた広域的にも同質群落や隣接群落との種組成の比較を行う必要がある。さらに、生態的および地理的な特性や遷移なども考慮して、その群落を特徴づける標徴種や区分種を的確に判別することが重要である (山中, 1979)。

多次元の群落分類体系

ところで植生単位を特徴づけている標徴種や区分種などの識別種群を含めて植物群落を構成する種群の多くは、フロラの、生態学的、発生学的、分布学的など多様な因果関係を持った存在であることが知られている (Braun-Blanquet and Pavillard, 1928)。とくに識別種の多くは、主に異なる3つの要因に由来したものと考えられている。すなわち植物群落は、土地的一生態的(垂直方向) 要因、地史的一植生地理的(水平方向) 要因そして群落動態的(遷移方向) 要因などに導かれた種群の集まりで

Table1. Order of lower rank systems of syntaxonomic, synmorphologic, syndynamic and synchronologic units (after Tuxen & Kawamura 1975, partly modified)

	prescribing factor	durability of units
syntaxonomic units subassociation variant subvariant	exogenous (trophic level) exogenous (water balance) endogenous	stable stable fluctuant (reversible)
synmorphologic unit facies	endogenous (quantity and quality of humus etc.) and exogenous	in endogenous case, fluctuant (reversible)
syndynamic units phase and stage	endogenous (age of colony)	one-sided irreversible
synchronologic units race, type and form	exogenous (climatic condition and flora)	stable

あり、それらの種群によって特徴づけられている (Knapp, 1971; Westhoff and Maarel, 1973)。

一方, Tüxen らは群集内部の下位単位レベルで認められる種組成の変動の成因を類型化するなかで、前述の生態的、植生地理的、動態的要因に相観的要因を加え、各要因を独立した単位体系としてとらえ、それぞれ別個に分析・評価する多次元の群落分類を提唱している (Tüxen and Kawamura, 1975)。Tüxen らが明らかにした多次元の群落分類単位体系の内容は次の通りである (Table 1)。

1. 植物社会学的単位 (syntaxonomic units)

群集を特徴づける標徴種や区分種などの識別種群は、自然淘汰、生理的・生態的許容範囲、共存あるいは競争関係そして地史的背景など様々な因果関係のなかで形成される。標徴種によって類型区分される群集は、群落分類単位の基本単位であるが、種组成的に類似な群集は、それぞれに共通する標徴種によってさらに上級の分類単位である群団 (alliance)、オーダー (order)、クラス (class) そしてクラス群 (class group) にまとめられる。

ところで標徴種により特徴づけられた群集内部には、しばしば土地の生態的要因に起因する種組成の変動が認められる。これらの土地的、生態的な相違 (一般的には土壤の乾湿、塩分濃度、pH 値などの環境傾度) に基づく群集内部の種組成の変動を反映した識別種によって漸次、群集の従属的単位 (下位単位) である亜群集 (sub-association)、変群集 (variant) そして亜変群集 (sub-variant) に区分される。

このように植物社会学的単位は、群集を基本単位として、種組成の類似性に基づく上級単位と、土地の生態的要因に導かれる下位単位で構成された階級的な群落単位といえる。このほか群集の中心から離れて、種々の方向における種組成の段階的な変化 (ある群集から別の群集への移行帯あるいは推移帯など) も群集の下位単位として認められる (Tüxen, 1974; Oberdorfer, 1977)。

筆者らは、伊豆半島天城山におけるブナ林の植物社会学的研究の中で、地形、標高、傾斜など成立立地の環境傾度に対応して下位単位が区分されること、またその際、亜群集以下の下位単位が隣接群落との立地境界付近に成立することを明らかにしている (池田・大野1997)。

2. 群落形態的単位 (synmorphologic units)

Braun-Blanquet (1964) は、群集または亜群集の内部の多少とも偶発的でしかも極めて小面積で認められる種の組合せをファシス (facies) と定義づけるとともに、ファシスを群落分類単位の最下位に位置づけている。

一方, Tüxen and Kawamura (1975) は、ファシスが群集内部でしばしば見られる優占種、すなわち種の量的変動を反映した相観的単位として、これを植物社会学的単位から群落形態的単位に移し換えている。これと同様に筆者らは、前述の伊豆半島天城山のブナ林において、随伴的で識別種にならない植物が林床に優占した林分を、群落形態的単位であるファシスに位置づけている (池田・大野, 1997)。

3. 群落動態的単位 (syndynamic units)

群落遷移段階や遷移系列上の途中相などにみられる群集内部の種組成の量的変動は、動態的群落単位である相 (phase) や期 (stage) として区分される (Braun-Blanquet and Pavillard, 1928; Tüxen and Kawamura, 1975; Oberdorfer, 1977)。遷移系列において群集内部の種組成

の量的変動は、先駆相、最適相、退行相などの相として、また群落内部の優占種の変動は、幼年期、壮年期、老年期などの期として区分される。季相もこの群落動態的単位に含まれる。この群落動態的単位は、土地的一生態的要因に規定される群落分類単位の下位単位と同様に生態的な単位とみなすことができる。

大野ら（大野・尾関，1997）は、神奈川県丹沢山地のブナ林に関する植物社会学的研究において、シカなど大型動物による林床植生の攪乱のため、当該ブナ群集の標徴種および区分種が貧化したブナ林を群落動態的単位である退行相に位置づけている。

4. 群落分布学的単位 (synchorologic units)

比較的広域に分布する群集では、その分布領域において小規模な地域フロアの相違、あるいは標高の違いによる気温、降水量などの気候環境の変化に起因する種組成の変動をみることができる。このような群集内部の種組成の変動は、群落分布学的単位に位置づけられる(Tüxen, 1974; Tüxen and Kawamura, 1975)。

これらの群落分布学的単位のうち、群集内

部の水平分布における種組成の変動に起因する群落単位は、族 (race) または型 (Ausbildung; type) とされる (Braun-Blanquet and Pavillard, 1928; Tüxen and Lohmeyer, 1962; Braun-Blanquet, 1964; Oberdorfer, 1968; Knapp, 1971; Tüxen, 1974)。また形 (form) は海拔高度など垂直分布に応じた種組成の変化を示す群落単位に用いられる (Müller, 1968)。

族や型、そして形などの群落分布学的単位は、群集内部の種組成の小規模な変化に限定されたものであるが、気候環境や地域フロアの相違に起因して、主要な識別種群の欠落や新たな識別種群の出現など群集内部の種組成に大きな変動が生じた場合、それは別の群集として区分しうる本質的な変動とみなされる。すなわち種組成の変動が群集以上のレベルで認められる場合、それを地域的標徴種 (regional character-species) とみなして、地理的族 (geographic race) としての群落単位ではなく、地域群集 (regional association) に位置づけることがある。この場合、地域群集は母群集を中心とする類縁群集 (group of vicarious association; Westhoff and Maarel 1973) を形成するか、あるいは一つの上群集 (association-group; 大場, 1973) にまとめられる。

Oberdorfer (1968, 1977) は、「地域群集は固有の群集標徴種や群団標徴種によって特徴づけられる群落であり、独立した群落分類単位に位置づけられるが、地理的族は、群集標徴種および群団標徴種が同じで、種組成の地理的変動が下位単位の識別種や随伴種にみられ

Table 2. Synoptic table of *Lonicera vidalii*-Zelkvetum (A) and *Orixoberberchiaefolia* (B) (after Ohno 1983, partly excerpted)

Associations:	A	B
Column number:	1 2 3	
Number of relevés:	11 3 3	
Character and differential species of ass.:		
<i>Carex sikokiana</i>	V 3	·
<i>Lonicera vidalii</i>	V 3	·
<i>Arabis flagellosa</i>	IV 3	·
<i>Aconitum napiforme</i> var. <i>latifolium</i>	III 2	·
<i>Epimedium setosum</i>	III 1	·
<i>Forsythia japonica</i>	· ·	3
<i>Carpinus turczaninowii</i>	· ·	2
<i>Epimedium diphyllum</i>	· ·	2
<i>Buxus microphylla</i> var. <i>insularis</i>	· ·	2
Differential species of geographic race:		
<i>Morus tiliaefolia</i>	IV 3	1
<i>Berberchia berberchiaefolia</i>	III 1	3
<i>Rubus yoshinoi</i>	V 1	2

る群落であり、歴史的に繋がりをを持った群落分布学的単位」としている。ちなみに群落分布学的単位である族は、広域的に分布する群集の空間的及び時間的体系化を行う際に利用される (Müller, 1968)。例えば中村 (1997) は高山荒原植生に関する植生地理学的研究において、共通する亜群集の存在を根拠に分布地域を異にする同一群集がラッセ (Rasse: 族と同義) の関係にあるとし、それが成立した植生史的背景について論じている。

我が国における群落分布学的単位に関する研究は少ないが、間接的な記述ながら佐々木 (Sasaki, 1964) の中国地方の

ブナ林の研究論文の中にみることができる。彼はその報文のなかで、生態的要因と地理的要因により識別される群落単位を共に、亜群集に位置づけている。

大野 (Ohno, 1983) は、日本のケヤキ林の群落分類とその体系化に関する研究において、気候的あるいは生態的-土地的要因に起因した種組成の変動が小規模かつ局地的にみられた場合、この群集内部の変動を示す組成群を亜群集以下の下位単位の区分種としている。また地域フロラに由来する組成群により識別される単位は亜群集ではなく地理的族に位置づけている (Table 2)。一方、群集標徴種の多くを共有する広域分布の群集において、地域フロラに由来する標徴種および区分種に多少の増加が認められる場合、これを単に当該群集の識別種を追加・補充するものとみなし、その群集の地方型 (local type) としている (Tüxen, 1974; Schwabe, 1997) (Table 3, Fig. 1)。

筆者らが行った日本海型分布のブナ林の群落分類および体系化に関する研究では、広域分布を示す群落あるいは限られた地域に分布する群落に関わらず本質的な種組成の変動が

Table 3. Synoptic table of *Torreya radicans*-Zelkoveum and its local types (a-d) (after Ohno1983, partly excerpted)

Local types:	a	b	c	d																																							
Column number:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10																																	
Number of relevés:	3	28	11	7	4	10	18	14	16	13																																	
Character and differential species of ass.:	<table border="1"> <tr> <td><i>Torreya nucifera</i> var. <i>radicans</i></td> <td>3</td> <td>IV</td> <td>IV</td> <td>V</td> <td>4</td> <td>V</td> <td>IV</td> <td>III</td> <td>I</td> <td>II</td> </tr> <tr> <td><i>Carex stenostachys</i></td> <td>3</td> <td>II</td> <td>V</td> <td>V</td> <td>4</td> <td>V</td> <td>II</td> <td>III</td> <td>I</td> <td>V</td> </tr> <tr> <td><i>Epimedium sempervirens</i></td> <td>·</td> <td>I</td> <td>IV</td> <td>·</td> <td>2</td> <td>IV</td> <td>II</td> <td>I</td> <td>II</td> <td>III</td> </tr> </table>										<i>Torreya nucifera</i> var. <i>radicans</i>	3	IV	IV	V	4	V	IV	III	I	II	<i>Carex stenostachys</i>	3	II	V	V	4	V	II	III	I	V	<i>Epimedium sempervirens</i>	·	I	IV	·	2	IV	II	I	II	III
<i>Torreya nucifera</i> var. <i>radicans</i>	3	IV	IV	V	4	V	IV	III	I	II																																	
<i>Carex stenostachys</i>	3	II	V	V	4	V	II	III	I	V																																	
<i>Epimedium sempervirens</i>	·	I	IV	·	2	IV	II	I	II	III																																	
Differential species of local types:																																											
a: <i>Fraxinus apertisquamifera</i>	2																																										
c: <i>Camellia rusticana</i> <i>Salvia glabrescens</i> V 4 · IV III II I III 1 I II II II I																																										
d: <i>Carex stenostachys</i> IV III III I																																										

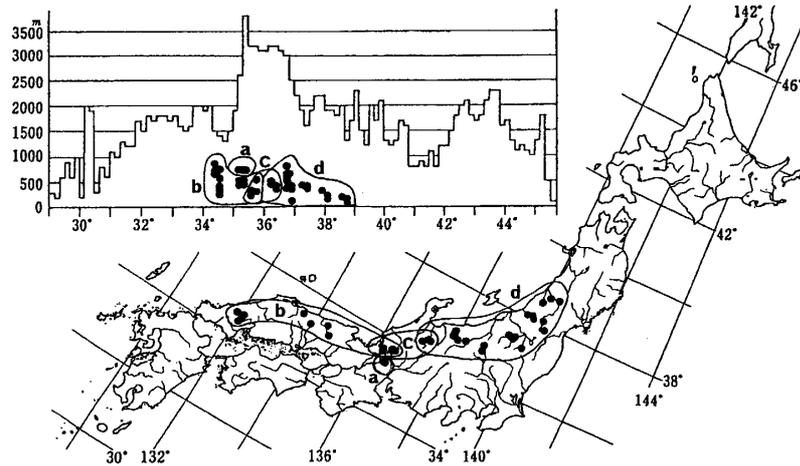


Fig. 1. Distribution of the local types (a-d, as in Table 3) of *Torreya radicans*-Zelkoveum (after Ohno1983, partly modified).

群集以上のレベルにみられる植生単位は独立した固有の群集として認めている(大野1995, 1998)。一方、先に述べた中村(1997)の研究では、Sasaki(1964)の見解と同様に、生態的な亜群集と地理的族を厳密に区別していない。

識別種評価に係わる原則

これまで述べてきたように、植物群落を構成する組成群は、生態的、地理的そして遷移的要因に対応して多様に変化する。こうした組成群の変動は、群集標徴種に係わる本質的なものもあれば、下位単位の区分種として捉えられるものもある。また識別された組成群の内容から、それ自体の性格とそれを導いた要因の種類を特定することができる。従って、群集内部にみられる種組成の変動の要因を分析することによって、植物社会学的単位、群落形態的単位、群落動態的単位、群落分布学的単位の識別など多次元的な群落分類および体系化が可能となる。

また群落組成表のスケールによっても、そこで識別される組成群の性格はほぼ定まっている。一般に限られた地域で得られた植生調査資料に基づいて作成された群落組成表では、隣接群落との境界域において、生態的-土地的環境傾度に応じた変動を示す亜群集以下の下位単位、ファシスなどの形態的単位、先駆相あるいは退行相などの動態的単位などが識別される。一方、広域的に分布する同質な群落を一括して比較する総合常在度表では、群集レベル以上の上級単位や地理的族などの群落分布学的単位が区分される。従って標徴種の判定に際しては、原則的に当該群集に係わる全ての植生調査資料をまとめた総合常在度表を用いて先ず暫定的に識別種を抽出し、それを当該群集の組成表にフィードバックすることにより、標徴種として評価できるかどうか十分吟味する必要がある。

おわりに

植物社会学は、植生生態学や景観生態学などより総合的な見識を必要とする研究分野へ発展するための基礎科学となるだけでなく、環境生態工学など応用生態学の分野にも、最良の研究資料を提供してくれるなど重要な役割を担っている。植物社会学を基礎とした生態学を将来にわたって確実に発展させていくためにも、植物社会学の基盤となる群集や標徴種に関する規範を明確にするとともに、標徴種を的確に判別し、群集を決定するための普遍的な評価基準を早急に確立する必要がある。

引用文献

- Braun-Blanquet, J., 1928. *Pflanzensoziologie*. 1. ed., Berlin, 330pp.
Braun-Blanquet, J., 1964. *Pflanzensoziologie*. 3. ed., Springer, Wien / New York, 865pp.
Braun-Blanquet, J. & J. Pavillard, 1928. (郷土教育聯盟訳, 1934). 植物社会学語彙。刀江書院, 東京, 66pp.
Ellenberg, H. 1956. *Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 156pp.
池田 正・大野啓一, 1997. 天城山北斜面における微地形と植生分布について。植生学会

- 第2回大会講演要旨集：p. 45. 神戸.
- Knapp, R., 1971. *Einführung in die Pflanzensoziologie*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 388pp.
- Müller, T., 1968. Gliederung von Pflanzengesellschaften in Rassen und Formen als ein Beitrag zur Landschaftsökologie, dargestellt am Beispiel der wärmeliebenden Eichen-Hainbuchenwälder in Südwestdeutschland, pp. 60-64. In *Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie* (ed. Tuxen, R.). Ber. Intern. Sympos. (1963), Stolzenau / Weser.
- 中村幸人, 1997. ヒゲハリスゲ-オヤマノエンドウ群集の植物地理学的研究。日本生態学会誌, **47** (3) : 249-260.
- Oberdorfer, E., 1968. Assoziation, Gebietsassoziation, Geographische Rasse, pp. 124-131. In *Pflanzensoziologische Systematik* (ed. Tuxen, R.). Ber. Intern. Sympos. (1964), Stolzenau / Weser.
- Oberdorfer, E., 1977. *Süddeutsche Pflanzengesellschaften*, I. Gustav Fischer, Stuttgart/New York, 311pp.
- 大場達之, 1973. 日本の亜高山広葉草原-低木群落。神奈川県立博物館研究報告, No. **6** : 62-93.
- Ohno, K., 1983. Pflanzensoziologische Untersuchungen über Japanische Flussufer und Schluchtwälder der montanen Stufe. *Jour. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 2 (Botany)*, **18** (2) : 235-286.
- 大野啓一, 1993. 森林群集はどこまで解明されたか—植物社会学的解析から。第40回日本生態学会大会講演要旨集：p. 8. 松江.
- 大野啓一, 1994. 森林群集の分析に係わる研究—植物社会学的解析から。森林科学, No. **10** : 24-27.
- 大野啓一, 1995. 日本海分布型ブナ林の群集規定に係わる問題。第42回日本生態学会大会講演要旨集：p. 69. 盛岡.
- 大野啓一, 1998. 日本海型ブナ林 (チシマザサ-ブナ群団) の体系。植生学会大3回大会講演要旨集：p. 45. 横浜.
- 大野啓一・尾関哲史, 1997. 丹沢山地の植生 (特にブナクラス域の植生について)。丹沢大山自然環境総合調査報告書 (神奈川県公園協会編) : pp. 103-121. 神奈川県, 横浜.
- Sasaki, Y., 1964. Phytosociological Studies on Beech Forests of Southwestern Honshu, Japan. *Journal Science of the Hiroshima University Ser. B, Div. 2*, **10** : 1- 55.
- Schwabe, A., 1997. Sigmachorology as a subject of phytosociological research : a review. *Phytocoenologia*, **27** (4) : 463-507.
- Tuxen, R., 1974. *Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands*. 2 Aufl., J. Cramer, Lehre, 207pp.
- Tuxen, R. & Y. Kawamura, 1975. Gesichtspunkte zur syntaxonomischen Fassung und Gliederung von Pflanzengesellschaften entwickelt am Beispiel des nordwestdeutschen Genisto-Callunetum. *Phytocoenologia*, **2** (1 / 2) : 87-99.
- Tuxen, R. & W. Lohmeyer, 1962. Über Untereinheiten und Verflechtungen von Pflanzengesellschaften. *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F.*, **9** : 53-56.
- Westhoff, V. & E. van der Maarel, 1973. *The Braun-Blanquet approach*. pp. 619-707. In *Ordination and classification of communities* (ed. Whittaker, K.) Junk, Hague,
- 山中二男, 1979. 日本の森林植生。築地書館, 東京, 219pp.