

石灰岩地におけるヤマボウシの自生環境

八田 洋章*・矢野 義治*

HATTA, Hiroaki and Yoshiharu YANO: On the Habitat
of *Cornus kousa* in Limestone Area

日本および韓国各地のヤマボウシの自生地を調査した結果、漢拏山、雲仙岳、鶴見岳、箱根、榛名山などかつて火山活動がさかんであったとされる地域で特に個体数が多く（八田 1984）、本種は火山性酸性土壌に好適な種類ではないかと推定された。ところが天狗高原や大正洞のカルスト台地内にも本種が多数自生していることが認められ、石灰岩地における本種の自生状況、特に石灰岩風化土壌と根域の関係を調査する必要性を認めた。そこで本報では高知・愛媛県境に位置する天狗高原で行った土壌調査および植生調査結果と、pH を調整した土壌における本種の幼苗の生育状況との対比した結果を報告する。

調査地の概要および調査方法

A. 調査地の概要

調査地は高知県高岡郡東津野村天狗高原（標高 1300～1485 m）で、溶食によって刻まれた溝状構造（カーレン）の発達した石灰岩の露出点に在するカルスト台地で高知県立自然公園、四国カルスト高原内である。

天狗高原から五段城（1458 m）および地芳峠（1084 m）を経て大野ヶ原（1400 m）に至る稜線沿いにササーススキ型の草原が広く展開しているが、五段城や大野ヶ原の北面や、今回の調査地に隣接する北斜面にはブナを混生する夏緑広葉樹林が残されており、かつての一带の原植生が推定できる。

調査地の降水量は年間 2,600～3,000 mm におよび（佐藤 1980）、冬季は 3～4 ヶ月にわたり積雪、凍結がある。なお現地調査は 1984 年 10 月下旬に行い、著者の一人、八田は 1978 年 6 月および 1985 年 7 月に同所を訪れ、予備および補足調査を行っている。

B. 調査方法

1. 現地調査

石灰岩に接して生育するヤマボウシの個体を中心に X 区（2 m×18 m）、Y 区（2 m×8 m）、Z 区（2 m×26 m）の 3 調査区を設定した。X、Y 区はススキーササ草原、Z 区はウラジロモミ林を一部含めた場所を選定し、以下の調査を行った。

(i) 土壌調査: 上記の X、Y、Z 区域内 (Fig. 1) に自生するヤマボウシの根域の土壌を掘削し、母岩と根群の伸長状態を観察した。同時に土壌断面を調べ、各層序ごとに土壌を採集して分析に供した。

* 国立科学博物館 筑波実験植物園 Tsukuba Botanical Garden, National Science Museum, Ibaraki Prefecture 305.

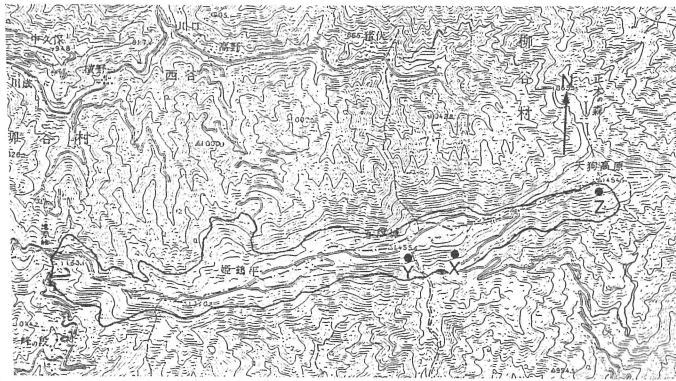


Fig. 1. "Shikoku Karst" area, showing the locations investigated.

土壌層位は土壌生成作用の結果を示すもので、表面からはほぼ一定の厚さに、腐植含量や土色や塩基の溶脱集積や土性の違いで特徴をもつ層を区別したものである。本調査の層位名は ABC 命名法で行った。F₍₀₎層は落葉等が原形のまま堆積した有機物層、A層は腐植が侵入して暗色を示す土層で、生物活動のさかんな層、B層は集積層で塩基や粘土の集積層である。小文字は層位を細分したことを示す。土色はマンセル表色系にしたがった標準土色帳を用いて色相 (Y, R等)、明度 (2/), 彩度 (/1) の三属性で表示した。土壌硬度は山中式土壌硬度計を用いて、各層位5点を測定し最高最低を除いた3点を平均して示した。

土壌 pH は土壌と溶液の混合比を 1:2.5 の状態で測定した。土壌 pH は 2 種類あり、水を溶液とした場合にあらわれる酸性を活酸性と言い、水で侵出されにくい水素イオンを塩類の溶液 (N-KCl 等) で侵出して得られる酸性を潜酸性と言う。腐植は炭素分析器 (日立堀場) で得られた土壌炭素量を 1.72 倍して求め、小数点 2 位を四捨五入して示した。

(ii) 植生調査: ヤマボウシと同処的に生育する植物の種類とその生育状態を知る目的で 2×2 m を 1 区画とし、区画毎に出現するシダ以上の植物の被度と数度を調べた。被度の表示は 2×2 m 内で各種の占有する面積を推定し、5=75%以上、4=50~75%, 3=25~50%, 2=10~25%, 1=10% 以下とし、数度は 5: 非常に多い, 4: 多い, 3: やや多い, 2: 少ない, 1: 非常に少ないで表示した (生態学実習懇談会 1967)。

2. 予備試験

予備試験では人為的に pH を調節した土壌をつくり、ヤマボウシの発芽および生育試験を行った。1978年6月15日箱根芦ノ湖畔の自然林下で腐植に富む土壌 4 kg に対して硫黄 (S) を 160 g, 80 g, 40 g と炭酸カルシウム (CaCO₃) を 128 g, 64 g, 16 g を添加して土壌とよく混和した後、毎日一度灌水しながら 2 週間馴化させた。同年 6 月 29 日に土壌の pH を測定し、素焼鉢に充填し、すでに発芽の徴候のうかがえる種子 (鹿児島県高峠高原産) 20 粒ずつを播種し、発芽と生育の様子を観察記録した。

結 果

1. 現地調査

(i) 石灰岩地内におけるヤマボウシの生育状況

Fig. 2 および Table 2 に示すように調査地ではヤマボウシの幼木はかなりの頻度 (調査区画内に限れば 26 区画のうち 10 区画) で出現した。個体によっては石灰岩の溶出によりできた凹穴で発芽

して成長したと推定される例も観察された。また本調査地内でのヤマボウシは10年生前後の若い個体が大部分であったが、一部に幹の直径が15 cmを越え、推定25年生以上の個体も認められた。これらの個体では特に分枝様式E型(八田1981, 1986)の短枝の伸長量が特異的で、太くて勢いのよいと推定されるシュートにもかかわらず、その1年間の伸長量は2~3 mmにすぎなかった(Fig. 3)。また数年短枝がつづいた後その先にD₂型の分枝様式が形成される場合も観察された。

(ii) 母岩と根群の状態

調査区域内のヤマボウシの根域を掘削して母岩と根の伸長の様子を観察した。Figs. 4~5にみるようにヤマボウシの根は石灰岩を回避して伸長する様子は観察されなかった。むしろ個体によっては岩面に沿って根を巻きつけるように伸長させている例が観察された。

(iii) 土壌断面形態および土壌の化学性

次項で述べるようにX, Y, Z 3区(Fig. 1)で植生調査を行い、これに対応する地点で土壌断面形態調査を実施した。同時に分析用試料も採取した。

各地点の土壌断面模式図をFig. 6に示し、Table 1にpH値と腐植含量を示す。また以下に土壌断面形態を記述する。

X区(X-6地点)

石灰岩の巨岩が露出点に在する南向の13~15°の急斜面であるが、試掘地点はテラス状のやや平坦地である。

- A₁₁ 0-13 cm 黒色(10YR 2/1), 腐植に富む軽埴土, 団粒構造, 粘着性弱, 半湿, 根群に富む, 硬度 18 mm
- A₁₃ 13-18 cm 黒褐色(10YR 2/3), 腐植に富む軽埴土, 亜角塊状構造, 半湿, 根群に富む, 硬度 19 mm
- B₁ 18-42 cm 褐色(10YR 4/4), 腐植をわずかに含む軽埴土, 亜角塊状構造, 半湿, 亜角塊状発達弱, 硬度 17 mm
- B₂ 42-70 cm 褐色(10YR 4/6), 石灰岩礫に富む軽埴土, 半湿, 非常にち密, 塊状構造, 粘着性強, 硬度 17 mm
- B₃ 70-100 cm 褐色(10YR 4/6), 石灰岩礫に富む軽埴土, 湿, ち密, 根にそって腐植が80 cmまで浸入, 塊状構造発達弱, 粘着性強, 硬度 15 mm。

Y区(Y-2地点)

傾斜3~5°の南西緩斜面で、石灰岩の露出多く土壌層の浅い地点である。

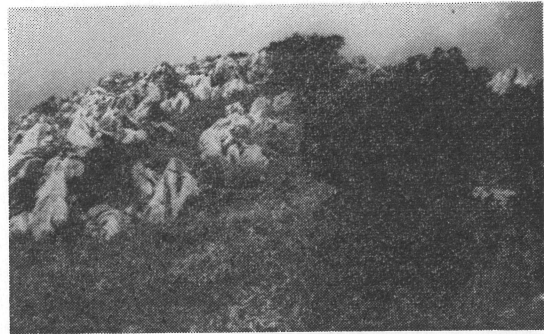


Fig. 2. *Cornus kousa* trees in limestone area.

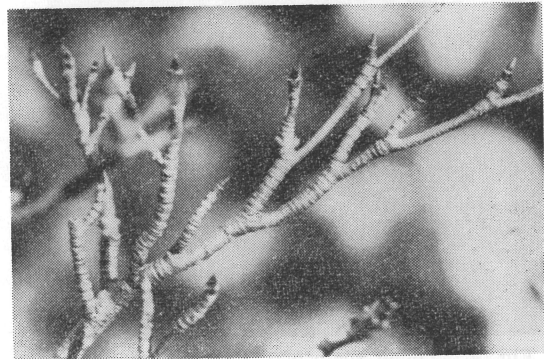


Fig. 3. Shoot formation types E and D₂ in *Cornus kousa*. Type E, short shoot elongate only 2-3 mm during one growing season.



Fig. 4. Young roots of *C. kousa* often penetrate near limestone.

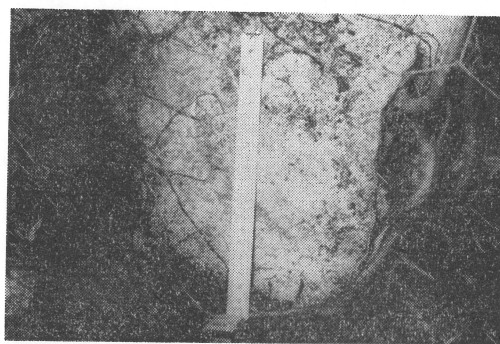


Fig. 5. Young roots of *C. kousa* hold limestone at times.

A₁₁ 0-8 cm 黒色 (10YR 2/1), 石灰岩礫に富む埴壤土, 根に富む, 乾, 団粒状構造発達

A₁₃~B₁ 8-32 cm 暗褐色 (10YR 3/4), 石灰岩礫に富む埴壤土, 石灰岩の周囲は特異的に黒色腐植が集積して厚さ 0.5 cm 内外の団粒状構造の発達した層を形成, 乾。

Z区 (Z-2 および Z-12地点)

傾斜度 3~5° の南向緩斜面でウラジロモミ林内とススキーササ草原の2地点で調査した。

◎ウラジロモミ林内 (Z-2地点)

石灰岩の露岩は少なく 30-40 cm の土壌層を有す。

F₍₀₁₎ 3-0 cm ウラジロモミの腐葉, 潤

A₁₁ 0-9 cm 黒褐色 (10YR 2/2), 腐植に富む軽埴土, 団粒状構造, 半湿, 根に富む

Table 1. The pH value and organic carbon of soils in Tengu-kōgen

Soil location	Horizon	Depth (cm)	pH		Organic carbon (%)
			H ₂ O	KCl	
A-6	A ₁₁	0-13	5.16	4.12	12.6
	A ₁₃	13-18	5.36	4.35	10.3
	B ₁	18-42	5.48	4.62	4.1
	B ₂	42-70	5.91	4.74	2.8
	B ₃	70-100	7.16	6.05	2.1
C-2	A ₁₁	0-9	5.23	4.15	10.8
	A ₁₃	9-16	5.15	4.10	8.8
	B ₁	16-33	5.35	4.21	2.6
	B ₂	33-45	5.65	4.40	2.2
C-12	A ₁₁	0-4	5.80	4.57	12.2
	A ₁₃	4-13	5.76	4.50	9.3
	B ₁	13-20	6.40	5.25	3.8
	B ₂	20-47	7.20	6.05	2.3

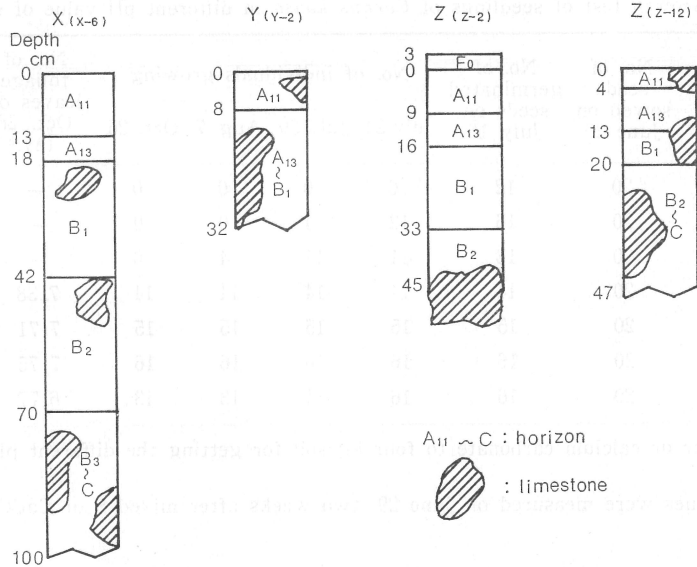


Fig. 6. Diagrammatic profiles of the soil investigated.

- A₁₃ 9-16 cm 黒褐色 (10YR 2/2), 腐植を含む軽植土, 塊状構造, 半湿, 腐植は舌状に下層に浸入, 層界漸変
- B₁ 16-33 cm 黄褐色 (10YR 5/6), 軽植土, 発達弱の塊状構造, 湿
- B₂ 33-45 cm 褐色 (10YR 4/6), 軽植土ないし重植土, かべ状で非常にち密, 半湿 45 cm 以下は巨岩。

◎ススキ-ササ草原 (Z-12地点)

- A₁₁ 0-4 cm 黒褐色 (10YR 2/2), 腐植にすこぶる 富む 堆積土, 団粒状ないし 亜角塊状構造発達, 半湿, 石灰岩を含む, 硬度 15 mm
- A₁₃ 4-13 cm 黒褐色 (10YR 3/2), 腐植に富む 堆積土, 亜角塊状構造, 半湿, 硬度 19 mm
- B₁ 13-20 cm 暗褐色 (10YR 3/4), 腐植を含む軽植土ないし 堆積土, 塊状構造, 半湿, 根多, 層界漸変, 硬度 20 mm
- B₂ 20-47 cm 褐色 (10YR 4/6), 石灰岩を含む軽植土, 非常にち密で強い, 硬度 21 mm。

(iv) 植生調査

植生調査の結果を Table 2 に示す。X, Y, Z 各区に共通して出現する種群はススキ, ヤマカモジグサ, ナガバモミジイチゴなどで, Z₁₋₆ 区のウラジロモミ林を除いて全般にススキ草原に灌木類の侵入が進行している。ヤマボウシも26区画のうち10区画 (出現頻度 38.5%) に現われた。またX区にササ類が現われず, ススキが高い頻度と数度を占めるのに対し, Y, Z 区はササ属の一種とスズタケが多く, ササ-ススキ群落を形成している。

各区を特徴づける種群としてX区ではクサボタン, コアカソ, ウツギなど, Y区はササの一種, イトスゲなど, Z区は全体としてスズタケ, ミゾシダ, コハウチワカエデなどがあげられた。Z区の1~5区画はウラジロモミ林内で100% その高木で被われている。Z-6区が林縁部, Z₇₋₁₃区は草原でススキ, アケビ, イヌシデなどが出現し, ヤマボウシもここだけで認められた。また, クマシデやツリバナは林縁附近に限って出現した。

Table 3. Growth test of seedlings of *Cornus kousa* in different pH value of soil (1978)

S or CaCO ₃ added to the soil*1	pH of soil*2	No. of seeds sowed on June 29	No. of germinated seeds on July 16	No. of individuals growing				No. of foliage leaves on Oct. 26 (av.)	Elongation of shoots in total on Oct. 26 (mm in av.)	
				July 24	July 30	Aug. 7	Oct. 26			
S	160(g)	—	20	12	6	0	0	0	—	—
	80	4.3	20	16	12	4	0	0	—	—
	40	4.8	20	13	11	11	4	0	—	—
Cont.	0	5.7	20	14	14	14	14	14	7.38	72.9
CaCO ₃	16	7.1	20	15	15	15	15	15	7.71	102.4
	64	7.3	20	16	16	16	16	16	7.75	88.0
	128	—	20	16	16	14	13	13	6.77	73.6

*1: Added sulfur or calcium carbonate to four kg soil for getting the different pH value on June 15, 1978.

*2: The pH values were measured on June 29, two weeks after mixed S or CaCO₃ with soil.

2. 予備試験

人為的に pH をかえた土壌でのヤマボウシの幼苗の生育試験の結果を Table 3 に示す。

硫黄を添加して酸性化した土壌におけるヤマボウシの発芽率は 対照区や炭酸カルシウム添加区とほぼ同程度であった。しかし、S 160 g 添加区のものには本葉を展開することなくすべて枯死、S 80 g 添加区のものには本葉が子葉と同じ位かそれより小さいうちに枯死、S 40 g 添加区では子葉より大きく展開したが結局枯死してしまった。

一方、対照区および CaCO₃ 添加区のものでは発芽した幼苗がほとんどすべて成長を続け、伸長期間の終了時には炭酸カルシウム添加区のものには対照区のものより平均着葉数、平均伸長量とも大きい値を示した。ただし、CaCO₃ 128 g 添加区では発芽した 3 個の実生が枯死してしまった。

考 察

日本および韓国各地の 28 ケ所においてヤマボウシの自生地を調査した結果、特に個体数が多く観察されたのは、かつて火山活動が活発であったとされる地域においてであった (八田 1984)。そこで本種は火山性酸性土壌に適応した種であろうと推定された。しかし天狗高原や山口県の大正洞のカルスト地帯にも本種が多数生育しており、本種の石灰岩地における生育環境、特に土壌 pH との関連を追求する必要性が認められる。

自然林下の腐植に富む土壌 4 kg に硫黄および炭酸カルシウムの添加量を変えて pH を調節し、ヤマボウシの幼苗の生育試験をした結果、硫黄を加えて pH 4.8 以下に酸性度を強めた区では結局すべての幼苗が枯死した。これら硫黄や炭酸カルシウムを加えて異なる pH の土壌を得、栽培試験に供試することは農学実験では一般に行われている (Foth 1978, Russell 1957)。Russell (1957) は pH 5.0 で多くの植物は酸性の影響を受け、根は短く、ずんぐりし、先端の方が二次肥大しないことが多く、また pH 4.5 より値が低下するとツツジ、シャクナゲ類などをのぞいて多くの顕花植物の生育は不可であると述べている。今回の予備試験におけるヤマボウシの場合も pH 4.8 以下では酸性が強すぎたことと思われる。我が国では酸性土壌が広く分布していることや (農林省振興局研究部監修 1964)、今回の石灰岩地における調査の結果さえも、根圏の土壌 pH はほとんど酸性を示すことから本種は酸性がとくに強くなければ十分に生育できることを示している。

一方、炭酸カルシウムを添加して pH 7.1 以上にアルカリ度を強めた区では発芽個体のほとんどすべてが正常に生育し、平均着葉数、シュートの平均伸長量とも対照区より良好な生育を示した。これら炭酸カルシウム添加区の結果は本種がアルカリ土壌で充分生育することを示すものであろう。しかし、CaCO₃ 128 g 区では16個発芽したうち3個体が枯死しており、アルカリ度が強すぎることによる障害が生じたものと推定される。

調査地のカルスト地内では本種の根が石灰岩に直接に接触して生育する状態が多く観察され、本来高木となり得る種類としては他の樹種よりむしろ高い頻度で出現した。

植生調査区に対応する場所の土壌調査結果では調査区画の全地点で表層に腐植の集積が高かった。また一次鉱物中に火山ガラスが多くみられたことから、表層の黒ぼく層は火山灰を母材とすることが予想される。四国に火山は分布しないが、古くから香川県に「黒音地」と呼ばれる火山土壌の分布が確認されており、この噴出源が九州のものであることも報告されていて(町田ら 1976)、調査地点においても黒音地の分布は充分考えられる。したがって、四国カルストは石灰岩台地であるにもかかわらず、表層は火山灰層で被われ、その下層に石灰岩風化土壌の層序から構成されている。このことは Table 1 に示す pH の層別変化にも示されている。X 区の pH は下層になるにしたがって中性になり、石灰岩風化土壌の B₃ で 7.16 を示している。Z 区のススキササ地点でも同様の傾向を示した。Z 区は一連の傾斜地であり母材も同一であると推測されるにもかかわらず pH が低い。これはウラジロモミの落葉から供給される腐植酸が、土壌中の塩基と結合して溶脱し pH の低下を招くという一般的な現象と一致している。

石灰岩地においてヤマボウシとともに出現する植物の種類とその生育状態を知るために土壌調査と対応する X, Y, Z の 3 区、計 26 区画において植生調査を行ったところ、調査地全体としてはススキやササ、ヤマカモジグサの草原に灌木類が侵入しつつある遷移途上の状態と認められた。ヤマボウシは 26 区画中の 10 区画に、38.5% の出現頻度で自生したが、本調査の性質上、本種を意識的にコードラート内に含めるように調査区を設定したため実際よりやや高い値となった。

10 年生前後の個体が多いが、20~25 年生と推定されるものも点在し、それらの樹冠部でみられるシュートの伸長様式は特異的であった。特に太い元気なシュートでも E 型短枝の年間伸長量は極端に少なく 2~3 mm にすぎない。また短枝を数年続けた後に D₂ 型の分枝様式が形成されている例も観察された (Fig. 3)。これらの事実は他所では観察されることがない。ただし、これらが石灰岩地に生育することと直接関係するか否かは全く不明である。また幹の直径の太さの割に樹高が小さいこと、および高木状とならずに主幹の基部から側枝を多数伸長して灌木状を呈することも著しい。これらの一つの原因としては風衝地で草原中に孤立して生育する条件が考えられる。また調査地に自生するヤマボウシは他の地域の個体に比べて幼葉や総苞片および新梢の赤い個体がいちじるしく多いことも観察された。色素分析の結果については別途報告する予定である。

石灰岩地の代表的植物とされているイワシデやイワツクバネウツギ(山中 1965) が本調査地内およびそれに接する露岩地で認められた。また隣接する落葉広葉樹林内ではやはり好石灰岩植物であるクモノスミダがヤマボウシの樹冠下の石灰岩上に自生した。これらは石灰岩地以外では見られない本種の自生環境としての特異な一面を表わす種群であろう。

佐藤(1980)によると天狗高原に続く五段城や大野ヶ原では草地改良事業として殺草剤散布や火入れ、牧草種子散布などがなされた。しかし本調査地では土壌調査の結果炭化物が出土しないことや、植生調査の結果から火入れや牧草の種子散布などがなされていないことは明らかであった。しかし、観光目的で石灰岩を露出させるために高木の伐採が過去になされたであろうことは周辺の森林の発達から推定される。しかし、本調査においては予想されたような大木の切株は発見されなかった。

結果の要約

- (1) 調査地は石灰岩台地ではあるが火山灰に被われていて、土壌は必ずしもアルカリ性でない。
 (2) 火山灰と石灰岩の接触部分では明らかに土壌は弱アルカリとなるが、ヤマボウシの生長を阻害するほど強いものではない。
 (3) 植生は石灰岩上に直接生育するものなどを除けば、好アルカリ性植物はそれほど多くはなく、全体としては他の火山灰地とそれほど差異を示さない。

謝 辞

本論文作成に際し、国立科学博物館筑波実験植物園園長黒川道博士からは有意な御意見をいただき、校閲の労をも賜わった。深く感謝致します。なお本調査は文部省科学研究費 59482003 の一部によって行われた。

Summary

Although *Cornus kousa* has been considered to grow well in volcanic ash areas, it is also found in limestone area in Tengu-kōgen, Kōchi prefecture. The vegetation is not so characteristic of limestone area, excepting the presence of *Carpinus turczaninowii*, *Camptosorus sibiricus* etc. which grow directly on limestones. The pH values of soils are a little higher than those of volcanic ash areas and the soils neighbouring to limestones show high pH (7.1-7.2) values. On the other hand, young roots of *C. kousa* often penetrate into soils near limestones and often hold them.

These facts as well as preliminary experiments on germination of seeds and the consequent growth using soils containing sulfur or calcium carbonate indicate that *C. kousa* is tolerant for rather wide range of pH values.

引用文献

- Foth, H. D., 1978. Fundamentals of Soil Science (江川友治訳, 1981. 土壌肥科学の基礎, 養賢堂, 東京.)
 八田洋章, 1980. ヤマボウシの樹冠形成に関する研究 I. 分枝様式と新梢の伸長. 国立科学博物館研究報告 (B) 植物 6: 65-76.
 ———, 1984. ヤマボウシ (*Cornus kousa* Bueg.) の変異と生態 II. ヤマボウシの地理的分布と植生. 植物地理・分類研究 32: 31-41.
 ———, 1986. ヤマボウシの樹冠形成に関する研究 II. 十字対生と分枝様式について. 筑波実験植物園研究報告 4: 7-19.
 町田 洋・新井房夫, 1976. 広域に分布する火山灰—始良 T_n 火山灰の発見とその意義—. 科学 46: 339-347.
 農林省振興局研究部監修, 1964. 土壌肥料全編 60-62. 養賢堂, 東京.
 Russell, E. J., 1957. The World of the Soil (西尾・高井共訳, 1971, 土壌の世界, 講談社.)
 住藤晃一, 1980. 四国カルスト草地改良事業地区内土壌の変化; 流出並びに斜面の安定性に関する研究 (抜すい). 四国カルスト草地開発誌, 中国・四国農政局四国カルスト草地改良事業所.
 生態学実習懇談会編, 1967. 生態学実習書, 1-336. 朝倉書店, 東京.
 山中二男, 1971. 四国地方の石灰岩地植生. 高知大学学術研究報告 20: 13-51.

Table 2. Species composition associated with *C. kousa* i

Location	X (2m×18m)										Y (2m×8m)			
	1320										1350			
Altitude (m)	SE										SE			
Exposure	15										5			
Slope (deg.)														
Quadrat (2×2m) number	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	2	3	4	
Height (m) / Cover (%)	Tree layer													
	Sub tree layer													
	Shrub layer													
	Herb layer													
Number of species*	19	14	12	16	16	10	15	14	13	21	13	16	14	
<i>Miscanthus sinensis</i>	3.4	3.4	3.3	3.5	3.5	4.5	4.5	2.4	3.3	2.3	3.5	2.3	2.3	
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1.1	1.3	2.4	.	.	1.1	.	.	.	1.2	1.2	1.2	1.2	
<i>Rubus palmatus</i>	2.2	2.2	1.1	.	1.2	.	2.3	1.1	.	1.1	1.1	1.1	1.1	
<i>Aster ageratoides</i> v. <i>ovatus</i>	1.2	2.2	1.1	.	1.1	2.2	2.2	.	1.1	1.1	1.1	.	1.1	
<i>Salix sieboldiana</i>	.	.	.	1.1	3.2	3.2	2.1	4.2	.	4.2	2.2	.	1.1	
<i>Cirsium</i> sp.	1.1	1.1	1.1	.	1.1	.	1.1	1.1	.	.	1.1	.	.	
<i>Cornus kousa</i>	2.1	2.1	2.1	.	.	1.1	2.1	1.1	
<i>Potentilla freyniana</i>	.	.	.	1.1	1.1	.	1.1	.	
<i>Arundinella hirta</i>	1.2	.	.	.	1.2	.	1.2	.	.	1.1	.	.	.	
<i>Geranium</i> sp.	1.1	.	.	1.1	1.1	
<i>Hydrangea macrophylla</i> v. <i>acuminata</i>	2.2	2.1	.	1.1	.	.	.	1.1	1.1	.	.	1.1	.	
<i>Aster ageratoides</i> ssp. <i>amplexifolius</i>	1.2	.	.	1.2	.	.	.	1.1	.	1.1	.	1.1	.	
<i>Artemisia japonica</i>	.	.	1.1	1.1	1.1	
<i>Adenophora triphora</i> v. <i>japonica</i>	1.1	1.1	.	.	.	
<i>Allium thunbergii</i>	.	.	.	1.1	1.1	.	.	.	
<i>Euonymus alatus</i> f. <i>ciliato-dentatus</i>	1.1	1.1	.	.	.	
<i>Viola grypoceras</i>	1.1	1.1	.	
<i>Akebia quinata</i>	1.1	1.2	2.1	1.1	
<i>Carpinus tschonoskii</i>	1.1	.	1.1	1.1	
<i>Schizophragma hydrangeoides</i>	1.1	
<i>Synurus excelsus</i>	1.1	.	1.1	.	
<i>Solidago virga-aurea</i> v. <i>asiatica</i>	1.1	1.1	.	.	
<i>Petasites japonicus</i>	1.1	.	.	.	
<i>Weigela decora</i>	.	1.1	2.1	1.1	1.1	
<i>Celastrus orbiculatus</i>	1.1	.	1.1	.	1.1	.	1.1	1.1	1.1	
<i>Carex</i> sp.	3.4	3.5	.	2.3	.	.	.	2.4	1.2	
<i>Galium trachyspermum</i>	1.1	1.1	.	.	.	1.1	
<i>Deutzia gracilis</i>	.	.	.	2.2	.	.	1.1	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1.2	2.2	1.2	
<i>Astilbe thunbergii</i>	1.1	.	.	1.1	
<i>Gentiana scabra</i> v. <i>buergeri</i>	.	.	.	1.1	
<i>Desmodium oxyphyllum</i>	1.1	.	1.1	
<i>Ligularia fischeri</i>	1.1	
<i>Euonymus sieboldianus</i>	.	.	1.1	
<i>Galium japonicum</i>	1.1	
<i>Clematis stans</i> v. <i>austrojaponensis</i>	1.1	2.2	.	2.2	1.1	.	.	1.1	1.1	
<i>Boehmeria spicata</i>	1.1	1.2	1.2	2.2	1.1	.	.	.	1.1	
<i>Deutzia crenata</i>	2.1	1.2	1.1	2.2	
<i>Artemisia princeps</i>	2.2	1.1	.	.	.	1.1	1.1	
<i>Akebia trifoliata</i>	1.1	1.1	1.2	
<i>Epipactis thunbergii</i>	1.1	1.1	
<i>Pteridium aquilinum</i>	1.1	1.1	
<i>Sasa</i> sp.	4.5	4.5	4.5	3.5	
<i>Carex fernaldiana</i>	3.5	4.5	4.5	3.5	
<i>Athyrium niponicum</i>	1.1	1.1	
<i>Chamaecyparis obtusa</i>	1.1	.	1.1	
<i>Polygonum cuspidatum</i>	1.1	1.1	.	.	
<i>Sasamorpha purpurascens</i>	
<i>Lastrea totta</i>	
<i>Abies homolepis</i>	
<i>Acer sieboldianum</i>	
<i>Carpinus japonica</i>	
<i>Euonymus oxyphyllus</i>	
<i>Pourthiaea villosa</i> v. <i>laevis</i>	
<i>Viburnum erosum</i>	
<i>Symplocos coreana</i>	

*Including the following species found in each quadrat only:

X-3: *Galium pseudo-asprellum*; X-4: *Lespedeza cuneata*, *Platycodon grandiflorum*; X-5: *Phanerophlebia fortunei* v. *clivicola*, *Campanula punctata*; X-8: *Calanthe discolor*; X-9: *Leucosceptrum japonicum*; Y-1: *Leibnitzia anandria*, *Dennstaedtia wikordii*; Y-3: *Patrinia villosa*, *Rubia akane*; Z-3: *Morus bombycis*; Z-6: *Fraxinus lanuginosa* v. *serrata*, *Ligustrum tschonoskii*; Z-7: *Blechnum nipponicum*, *Carpinus turczaninowii*; Z-8: *Eupa-*
Z-12: *Ixeris dentata*, *Pedicularis resupinata*, *Salvia japonica*, *Saussurea pulchella*, *Lillium* sp. Z-13: *Ilex crenata*, *Smilax china*, *Lonicera japonica*

×8 m)		Z (2m×26m)														Frequency (%)
		1400														
S		4														
3	4	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		
—	—	10/100	10/100	10/100	10/100	10/100	7/80	—	—	—	—	—	—	—		
10/15	08/20	2/30	—	3/30	15/20	10/10	3/70	3/80	20/50	3/30	20/40	15/15	15/20	15/20		
05/90	05/80	05/80	05/90	05/80	05/90	05/90	05/90	05/80	05/60	05/60	05/40	05/70	05/80	05/60		
16	14	8	9	11	9	9	8	15	16	15	11	13	21	21		
2.3	2.3	1.1	3.3	3.3	2.2	4.5	3.3	2.2	769	
1.2	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.1	.	1.1	1.1	1.2	.	1.2	1.2	1.1	731	
1.1	1.1	.	1.1	1.1	.	.	1.1	.	1.1	1.1	.	1.1	.	.	615	
.	1.1	.	1.1	1.1	1.1	1.1	.	1.1	1.1	.	615	
.	1.1	2.1	2.1	385	
.	.	.	.	1.1	1.1	1.1	.	.	385	
2.1	1.1	2.1	2.1	2.1	1.1	385	
1.1	1.1	.	.	.	1.1	.	192	
.	1.1	192	
.	1.1	1.1	.	.	154	
1.1	231	
1.1	192	
.	1.1	115	
.	7.7	
.	7.7	
.	7.7	
1.1	7.7	
2.1	1.1	1.1	1.1	2.1	1.1	2.3	1.2	1.1	423	
1.1	1.1	1.1	2.1	1.1	1.1	1.1	1.1	346	
.	1.1	1.1	.	.	.	1.1	1.1	1.1	154	
1.1	1.1	1.1	154	
.	1.1	1.1	154	
.	1.1	7.7	
.	.	.	.	1.1	2.1	.	.	3.2	.	.	3.2	1.1	.	.	346	
.	.	.	1.1	1.1	1.1	346	
.	2.3	2.3	.	.	.	269	
.	1.1	.	.	1.1	.	192	
.	1.1	1.1	.	.	.	154	
.	1.1	1.1	.	.	.	154	
.	1.1	1.1	154	
.	1.1	1.1	1.1	115	
.	1.1	115	
.	1.1	115	
.	1.1	7.7	
.	1.1	7.7	
.	231	
.	231	
.	154	
.	154	
.	115	
.	7.7	
.	7.7	
4.5	3.5	154	
4.5	3.5	154	
1.1	1.1	7.7	
.	1.1	7.7	
.	7.7	
.	7.7	
.	.	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	4.5	2.2	2.2	1.2	2.3	4.5	3.4	500	
.	.	1.1	1.1	1.2	1.1	1.1	.	2.2	1.1	1.1	1.2	1.1	1.2	1.1	462	
.	.	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	5.1	3.1	3.1	2.1	.	.	1.1	.	385	
.	.	.	.	1.1	2.1	.	.	1.1	2.2	1.1	1.1	1.1	.	1.1	308	
.	3.1	1.1	2.1	2.1	154	
.	1.1	1.1	1.1	115	
.	.	3.1	2.1	1.1	.	115	
.	.	.	.	1.1	1.1	.	7.7	
.	.	2.1	1.1	7.7	

Viola punctata; X-6: *Thalictrum minus* v. *pypoleucum*, *Anaphalis margaritacea* subsp. *japonica*; X-7: *Viola mandshurica*
 Y-1, *Rubia akane*; Y-4: *Tsuga diversifolia*; Z-1: *Clethra barbinervis*; Z-2: *Chloranthus serratus*, *Fagus crenata*;
 Y-3; Z-8: *Eupatorium chinense* v. *simplicifolium*; Z-9: *Carpinus cordata*; Z-10: *Rubus parvifolius*;
Lonicera japonica, *Acer mono* f. *dissectum*, *Viburnum dilatatum*, *Ligularia dentata*.