

## 九州地方における植物種のホットスポットはどこか? ニッチベース分布予測モデルによる全種と低頻度種の比較

Where are the Plant Species Hotspots in Kyushu? - Comparison of Total and Rare Plant Species using Species Distribution Modeling

中尾勝洋\*・津山幾太郎\*\*・堀川真弘\*\*\*

Kastuhiro NAKAO, Ikutaro TSUYAMA, Masahiro HORIKAWA

**要旨:**九州地方における植物種の全種数および低頻度種数の分布をニッチベース分布予測モデルを用いて解析した。解析の結果、全種数は、暖かさの指数、冬季降水量、夏季降水量によって主に説明された。全種数は、温暖で年間を通じて多雨な条件、寒冷だが冬季に降水の多い条件で多いと予測された。一方、低頻度種数は、気候条件に加え、土壌、地形、雲霧帯指数も重要だった。温暖で年間を通じて多雨な条件は全種数の場合と共通だったが、冷涼で火山由来の地形条件の地域、雲霧帯のかなりやすい地域でも種数が多いと予測された。全種数の多い場所と低頻度種が多い場所は、必ずしも一致しない。

**キーワード:** 生物多様性、分類樹モデル、意思決定、優先順位付け

**Abstract:** This study aims to reveal the vascular plant species hotspots in Kyushu. Using niche-based modeling techniques, vegetation records and environmental variables, we build models for both the total and rare plant species number. The results showed that the climatic variables restricted the distribution of both the total and rare species richness. Non-climatic factors, including landform, soil type and cloudy index, was also affected to the distribution of low-frequency species richness. The hotspots of total species are mainly found in the warm and humid conditions, such as Pacific Ocean side of southern Kyushu. The hotspots of rare species are not only found in the warm and humid conditions but also in the unique conditions (e.g. volcanic topography), such as Aso-Kuju regions. These findings indicate that the hotspots of total species were not always congruent with the hotspots of rare species in Kyushu.

**Keyword:** Biodiversity, Classification and regression tree, Decision making, Prioritization

## はじめに

生物多様性の損失は、今日最も深刻な環境問題の一つであり、対策が必要な課題である(Newton, 2007)。保全を行う際、多様性が高く保全の重要性が高い場所の選択が必要であり、種数が最も単純な指標として用いられる(Araújo, 1999; Altamirano et al., 2010)。

日本を含む東アジア地域において、植物種数は低緯度から高緯度にかけて減少(伊藤, 1979)、暖温帯から冷温帯の移行帯で最多となる(大島, 1988)が明らかにされている。このような分布パターンは、稀にしか出現しない低頻度種においても当てはまるのであろうか。つまり、植物種数の多い地域では、低頻度種の種数も多くなるのだろうか。低頻度種は、特定の地域で種分化した種、かつての気候変動の遺存種、特殊な立地を好む種も多く、緯度や標高といった傾度で見られる分布パターンと必ずしも一致しないと考えられる。さらに、地域固有性が高い、立地特異的等の特徴から、低頻度種には希少性の高い種群が多く含まれると考えられる。全種と低頻度種の分布パターンに地理的な不一致がある場合、多様性保全の観点からは、種数の多い場所のみを保全対象とするだけでは十分でない。

本研究では、前述の問いを検討する上で適していると考えられる九州地方を対象とした。九州は、暖温帯から冷温帯性の種に加え、熱帯や亜熱帯との共通種(ex. オオバネムノキ)、寒帯や亜寒帯との共通種(ex. コケモモ)、九州・四国・紀伊半島にのみ生育するソハヤキ要素の種

(ex. ハガクレツリフネ)、ユーラシア大陸に由来する遺存種(ex. ヒゴタイ)など多様な要素を含んでいる。

具体的には、以下の2点について検討する。1) 植物種の全種の多い地域では、低頻度種も多くなるのか? 2) 九州地方における植物種のホットスポットはどこか? この2点についてニッチベース分布予測モデルを用いて、種数の地理分布パターンを規定する要因を定量化し、モデルとGISを組み合わせることで地理的な広がりを見視化することを目的とした。ニッチベース分布予測モデルは、生物種の分布情報と環境要因との関係を統計的に明らかにする手法の総称である。本モデルは、対象とする生物種の詳細な生理・生態情報を必要とするプロセスベースモデルとは異なり、地理的な分布情報から生育に適した地域や各条件で生育可能な種数等を推定できる点で優れており、温暖化影響予測や外来種拡大予測等でも広く用いられている。

## 1. 研究方法

対象地域は、九州本土および、杵岐対馬、五島列島、甌島など主要な島嶼部である。植物種の分布データとして、自然植生および二次植生を対象として植物社会学的な調査手法により行った植生調査(126地点)および同様の調査手法により行われた既存文献(福岡県, 1979; 福岡県高等学校生物研究会, 1975; 伊藤, 1972; 1973; 1974; 1975; 1977; 1979; 1980; 1981; Ito, 1973; 伊藤他, 1974; 伊藤他, 1974; 1977a, b; 1987; 伊藤他, 1987; 伊藤他, 1986; 伊藤他, 1993; 環境省, 1980a, b; 熊本県, 1976;

\* 森林総合研究所 植物生態研究領域 \*\* 森林総合研究所北海道支所 \*\*\* トヨタ自動車株式会社 バイオ・緑化事業部

宮脇, 1982; 宮崎県, 1982; 1983; 1984; 大分県, 1978; 1979; 1980; 1981; 1983; 1984; 1985; 1988; 鈴木, 1969; 田川, 1977; 山中, 1983)に記載の資料(1978地点)から, 2104地点からなる植物分布データベースを作成した(図1)。入力したデータは, 調査地点, 各階層における出現種名である。種のレベルまで特定されていない記載(例えば, キク科sp.)は, 対象から除外した。調査地点は, 記載事項から推定可能な最大の精度と考えられる, 3次メッシュ(日本を約1km<sup>2</sup>で区切った格子状のグリッド)精度で特定した。このデータベースにおいて, 維管束植物の総出現種数は2037種で, 種ごとの出現回数の第1四分位数にあたる, 出現回数12回以下(出現頻度0.5%以下)の種が1417種である。本研究では, 調査地点数に対し出現頻度が低い後者を低頻度種とする。構築したデータベースを用いて, 全種および低頻度種の分布と標高および緯度傾度との対応を検討した。さらに, 種数分布の空間的なまとまりを明らかにするため, 1kmから50kmを1kmごとに区切った距離帯ごとに空間自己相関をMoran's I (Dormann et al., 2007)を用いて求めた。Moran's I の算出は, R3.0.2 (R core team, 2013) のspdepパッケージを用いて行った。

全種数および低頻度種数と規定要因との関係をニッチベース分布予測モデルを用い解析した。応答変数は, 各調査地点における全種数もしくは低頻度種数である。説明変数は, 植物種の生育に重要と考えられる5つの気候要因と4つの非気候要因を用いた。5つの気候要因は, 成長期の熱量の指標として暖かさの指数(WI; 吉良 1948), 冬季の寒さの指標として最寒月最低気温(TMC), 水分量の指標として夏期(6-9月)降水量(PRS)と冬期(12-3月)降水量(PRW), 雲霧帯の発生しやすさの指標として雲霧帯指数(CLO)である。雲霧帯指数は, 実際の標高から水蒸気量に基づいて推定される凝結標高(岡上 1981)を引いた値を標準化して用いた。4つの非気候条件は, 地形(TOP; 16区分), 地質(GEO; 19区分), 土壌(SOI; 15区分), 海からの距離(SEA)である。気候データは, 気象庁の3次メッシュ気候値(気象庁, 1996)を, 地形, 地質,

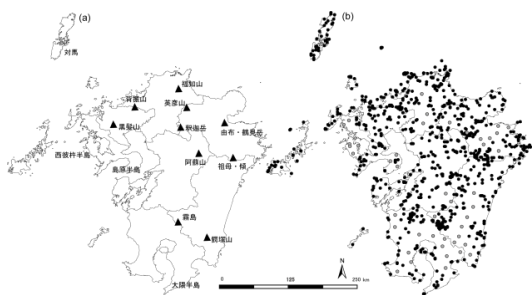


図1 (a)対象地域および(b)調査地点. (b)図中の黒点: 既存文献の調査地点, グレー: 現地植生調査地点

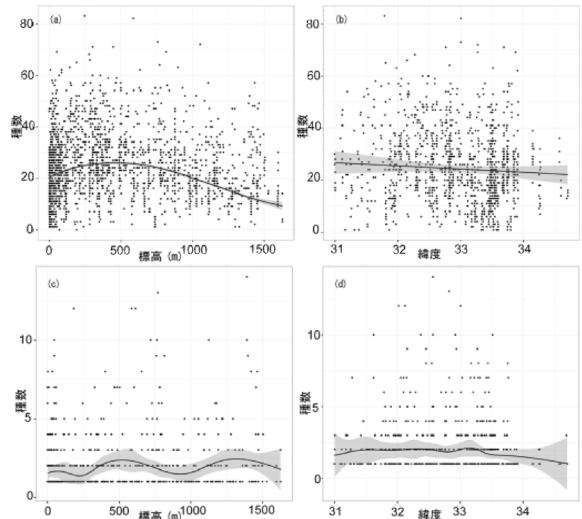


図2 対象全種と低頻度種の標高および緯度傾度における分布. 上段左: 標高傾度での全種( $R^2=0.79$ ); 上段右: 緯度傾度での全種( $R^2=0.82$ ); 下段左: 標高傾度での低頻度種( $R^2=0.41$ ); 下段右: 緯度傾度での低頻度種( $R^2=0.48$ ). 実線は回帰曲線, グレーは推定誤差を示す。

および土壌データは, 国土交通省土地分類調査 (<http://nrb-www.mlit.go.jp/kokjo/inspect/inspect.html>) のGISデータをそれぞれ使用した。解析には, Classification and Regression Tree Analysis (CART; Breiman et al., 1984)を用いた。CARTは, 応答変数を説明変数から可能な限り等質になるように繰り返し2つに分割していくことで構築される統計モデルである。特徴としては, (1)説明変数間の複雑な交互作用をモデル化できる, (2)閾値を明示的に示すことができる, などが挙げられる(De'ath et al. 2000)。解析では, 当てはめすぎや当てはめ不足を防ぐために, 交差確認(cross-validation)を行い, 最適な分割回数を決定した。また, 説明変数の貢献度の指標にはDWS (Deviance weighted score; 分離貢献度) (Matsui et al., 2004)を用いた。DWSはCARTにおける各説明変数の貢献度を分岐前の尤度値と分岐後の尤度値の合計値との差から求めたものであり, モデル全体に対する説明変数の貢献度を表している。構築したモデルから予測される各条件において生育可能な種数(以後, 潜在出現種数)をQGIS version 2.2(<http://qgis.org/ja/site/>)を用いて3次メッシュ精度で地図化した。

## 2. 結果

全種数は、標高500mから800m付近にピークが見られ、北上するに伴って減少した(図2)。一方、低頻度種では、標高および緯度傾度において明確な傾向は見られなかった。さらに、全種数と低頻度種との間には、空間的な集積性にも違いがあった。全種数では、50kmまで正の空間的自己相関が見られるのに対し、低頻度種では、10km付近で負の空間的自己相関に転じる(図3)。つまり、全種数の多い場所は、50km以上の比較的大きな空間的なまとまりで分布するのに対し、低頻度種数の多い場所は、10km以下の比較的小さい範囲に集中して分布することを示している。

ニッチベース分布予測モデルを構築し、全種数および低頻度種数を予測したところ、実際の種数パターンとよく対応した( $p < 0.001$ )。全種数モデルにおける説明変数の貢献度は、DWSに基づく、最寒月最低気温(43%)、冬期降水量(11%)、夏期降水量(9%)、暖かさの指数(6%)の順で、この3変数で69%が説明された(図4)。全種数は、温暖で年間を通じて多雨な条件( $-4.3^{\circ}\text{C} < \text{TMC} < 3.1^{\circ}\text{C}$ かつ、 $\text{CLO} < 0.93$ かつ、 $\text{WI} > 108$ かつ、 $1215 < \text{PRS} < 1657 \text{mm}$ かつ、 $\text{PRW} > 236 \text{mm}$ )、寒冷だが冬季に降水の多い条件( $\text{TMC} < -4.3^{\circ}\text{C}$ かつ、 $\text{PRW} > 550 \text{mm}$ )で特に多いと予測された。地理的な分布は、九州南部で潜在出現種数が多い地域が広がり、特に太平洋側で潜在出現種数が50種を超える地域が予測された(図6)。さらに、潜在出現種数は、九州中央部の山地、九州北部の英彦山周辺で多いと予測された。

一方、低頻度種数は、暖かさの指数(27%)と夏期降水量(8%)に加え、地形(24%)、雲霧帯指数(14%)、地質(11%)が重要であり、第一分岐条件として地形条件が採択された(図4)。温暖で多雨な条件( $\text{WI} > 94$ かつ、 $\text{PRW} > 346 \text{mm}$ )で低頻

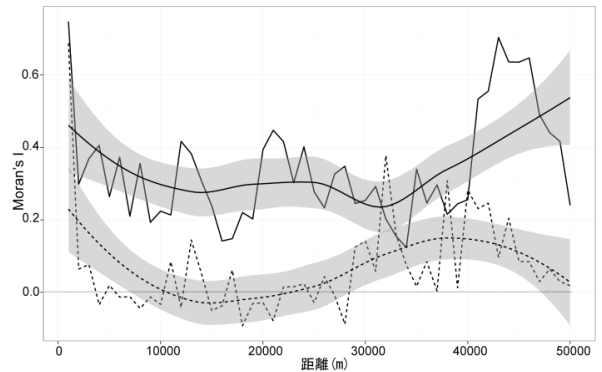


図3 対象全種と低頻度種における距離帯ごとのMoran's I 実線: 全種数; 点線: 低頻度種数. グレーは95%信頼区間を示す.

度種数が多くなる傾向は、全種数の条件と類似していた。低頻度種数は、火山由来の地形条件(e.g. 火山山地、火山性山麓、シラス台地)かつ、冷涼で雲霧のかかりやすい条件( $\text{WI} < 94$ かつ、 $\text{CLO} > 0.42$ )で最も多いと予測された。地理的な分布は、九州南部太平洋側の丘陵地から山地で多くなる傾向は全種の場合と共通していた(図6)。さらに、阿蘇・くじゅう、雲仙等で潜在出現種数が多いと予測された。

### 3. 考察

#### 3.1 分布パターンおよび規定要因

九州地方における植物種の全種および低頻度種の分布パターンを植物分布データおよびニッチベース分布予測モデルを用いて解析した。その結果、全種数は、水平的

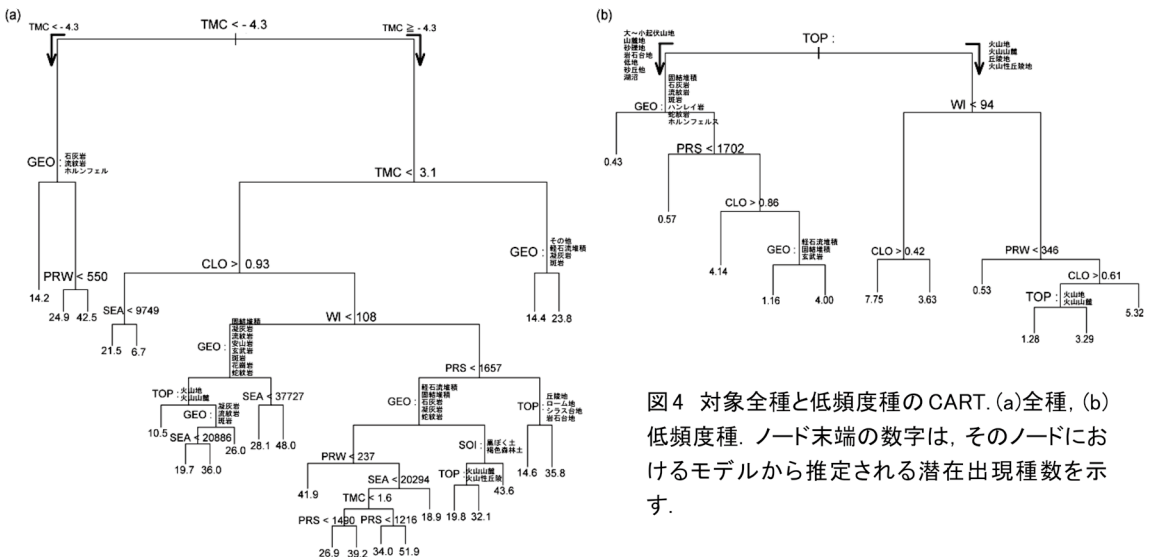


図4 対象全種と低頻度種のCART. (a)全種, (b)低頻度種. ノード末端の数字は、そのノードにおけるモデルから推定される潜在出現種数を示す.

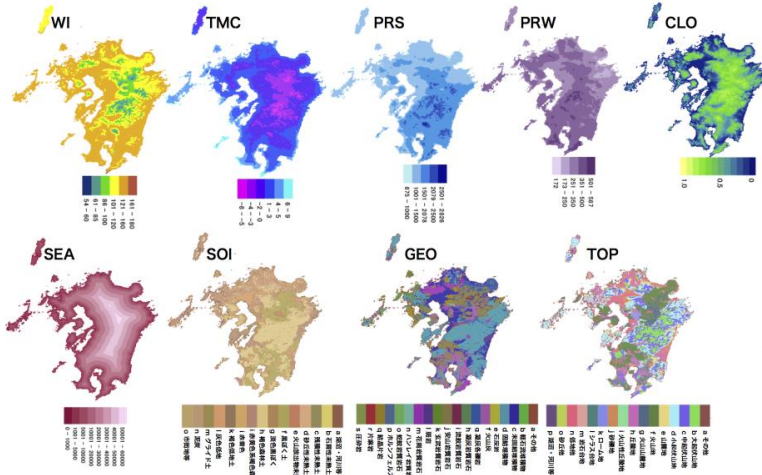


図5 解析に用いた機構および非気候要因の分布図

には北上に伴い減少し、垂直的には標高500mから800mの暖温帯上部付近で最も多くなることが明らかになった。この傾向は、既往研究(大島, 1988; 伊藤, 1979)の結果とも矛盾はない。さらに、種数の多い場所は、空間的に50km以上の広いまとまりを持って分布しており、空間分布が連続的であると考えられる。分布予測モデルによる解析では、気候要因が重要であり、九州南部太平洋側で潜在出現種数は多いと予測された。一方、低頻度種数は、緯度や標高において明瞭な傾向は見られず、10km以下の狭い範囲にまとまる不連続な空間分布だった。地理分布は、気候に加え非気候要因から規定され、潜在出現種数が多い場所が九州南部太平洋側以外にも点在すると予測された。

九州地方において全種の多い場所と低頻度種の多い場所は、必ずしも一致しないことを明らかにした。全種と低頻度種の分布パターンの空間的な不一致は、全球レベ

ルにおける鳥類の分布で見られる(Orme et al., 2005)。また、地域スケールでは、フィンランド南西部で維管束植物種と希少種との分布パターンが異なる(Luoto, 2000)。さらに、国内では丹沢大山地域で植物種の全種、希少種、固有種のホットスポットが重複しない(鈴木ら 2009)。本研究では、九州地方における植物種の全種と低頻度種における、空間的な不一致とその規定要因を初めて定量的に明らかにした。

九州地方の気候帯は、主に暖温帯から冷温帯にあたり、南部太平洋側は多雨な条件である。全種の分布パターンは、このような気候パターンとよく対応していた。一方、低頻度種の空間分布が10km以下の狭い範囲にまとまる点、地形や地質要因が重要な点は、特定の山群や地質内に低頻度種の分布が集中することを反映していると考えられる。九州地方の地質は中央構造線の南北で大きく異なり、第三紀の火山(ex. 英彦山)だけでなく第四紀の火山(ex.

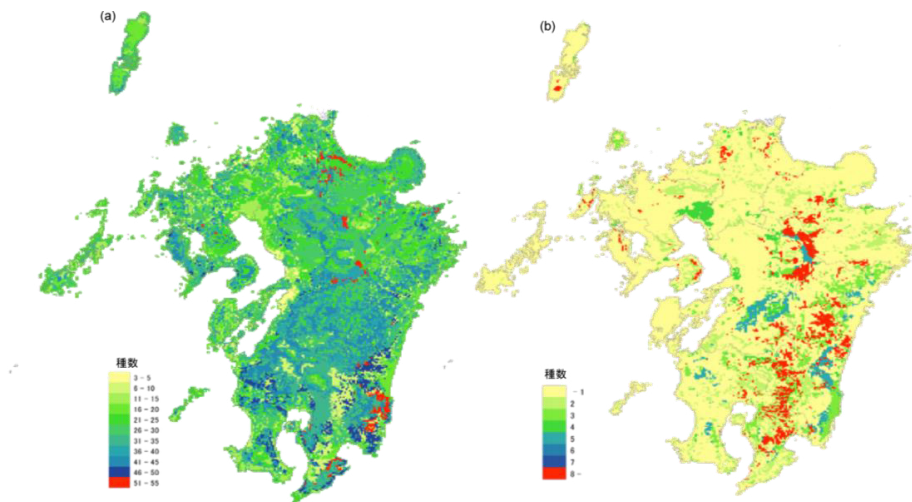


図6 対象全種と低頻度種数の潜在出現種数 (a)全種数; (b)低頻度種数

阿蘇山)などが点在する(唐木田他, 1993)。地形地質に応じた植物分布は, 幾つかの既往研究でも明らかにされている。例えば, 九州地方のブナ林は, 地質形成年代に応じて種組成が異なる(西尾他, 1996)。また, 阿蘇・くじゅうなど火山群の山麓に広がる二次草原では, 大陸系遺存種が多数生育している(荒金, 2003)。つまり, 低頻度種の分布は, 気候条件に加え, 九州地方特有の火山の影響, さらに古くからの人為影響等がより強く寄与するため, 全種とは異なる分布パターンを持つと考えられる。

### 3.2 ホットスポットはどこか?

全種および低頻度種の多い場所を明らかにした。全種の多い地域は, 大隅半島南部, 九州南部鱈塚山から綾にかけての地域, 中央山地北部(国見岳から高千穂にかけての地域), 釈迦岳周辺, 英彦山周辺に主に5カ所だった。一方, 低頻度種の多い地域は, 志布志から鱈塚山さらに綾にかけての地域, 中央山地南部, 祖母・傾, 阿蘇・くじゅう, 由布岳・鶴見岳周辺, 島原半島, 西彼杵半島から平戸にかけての地域, 黒髪山および背振山周辺, 三群山周辺, 英彦山周辺, 福岡山, 対馬の12カ所だった。このうち, 全種と低頻度種がともに多い地域は, 九州南部鱈塚山から綾にかけての地域と英彦山周辺の2カ所だった。効果的な生物多様性の保全には, 多様性の高い地域であるホットスポットの保全が重要である(Armsworth et al., 2004)。前述の全ての地域は, 植物種保全の観点から重要な地域であり, 特に全種と低頻度種ともに多い2地域が重要と考えられる。ただし, ホットスポットごとに種組成が異なることに留意しなければならない。例えば, 阿蘇・くじゅう山系における低頻度種の多さは, 二次草原に生育する大陸系遺存種の多さに起因する。また, 九州北西部における低頻度種の多さには, 九州西部に偏って分布する種群(九州西廻り分布植物; 中西, 1996)の分布などが寄与していると推測される。本研究では, 種数に着目した解析を行った。今後は, ホットスポットごとの種組成の違いを考慮した解析が課題である。また, ホットスポットと予測される地域でも, 実際には人工林や田畑としての利用が卓越するケースも想定される。このため, 本研究の成果を基盤とし, 実際の土地利用形態を組み込んだ解析が, 具体的な保全策の立案にはより有効だろう。

### 引用文献

Altamirano A., Field R, Cayuela L, Aplin P., Lara A., Rey-Benayas JM. (2010) Woody species diversity in temperate Andean forests: The need for new conservation strategies. *Biological Conservation* 124: 2080-2091

Araújo, MB (1999) Distribution patterns of biodiversity and the design of a representative reserve network in Portugal. *Diversity and Distributions* 5, 151-163

荒金正憲 (2003) 大分の植物誌 佐伯印刷 大分

Armsworth PR, Kendall BE, Davis F. (2004) An introduction to biodiversity concepts for environmental economists. *Resource and Energy Economics* 6: 11-16

Breiman L, Friedman JH, Olshen RA, Stone CJ (1984) *Classification and regression trees*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL, US.

De'Ath G., Fabricius KE, (2000) Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81(11): 3178-3192

Dormann CF, McPherson JM, Araújo MB, Bivand R, Bolliger J, Carl G, Davies RG, Hirzel A, Jetz W, Kissling D, Kuhn I, Ohlemuller R, Peres-Neto PR, Reineking B, Schroder B, Schurr FM, Wilson R (2007) Methods to account for spatial auto-correlation in the analysis of species distribution data: a review. *Ecography* 30:609 p628

伊藤秀三 (1979) 植生学における多様性概念-展望と課題- 生物学 31(4): 200-206

福岡県 (1979) 福岡県の植生, 北東地域.

福岡県高等学校生物研究会 (1975) 福岡県植物誌. pp. 339.

伊藤秀三 (1972) 九州西部森林植生の植物社会学的研究, I. スダジ自然林について. 長崎大学教養部紀要(自然科学), 12: 49-57

Itow, S (1973) A phytosociological study on the forest vegetation of Mt. Inao-dake, Kyushu, Japan. *Ann. Rep. JIBP-CT (P)*, FY1972: 22-25

伊藤秀三 (1973) 多良山系の植生. 多良岳自然公園候補地学術調査報告書(植生). p. 166-176

伊藤秀三 (1974) 九州西部森林植生の植物社会学的研究, II. アカガシおよびモミ自然林について. 長崎大学教養部紀要(自然科学), 15: 59-74

伊藤秀三 (1975) 森林(社寺林の研究), 4: 83-133

伊藤秀三 (1977) 九州西部森林植生の植物社会学的研究, V. 杵岐以南のシイ・タブ自然林について. 長崎大学教養部紀要(自然科学), 17: 13-27

伊藤秀三 (1980) 大村市狸の尾イチイガシおよびコジイ原生林の植生学的研究. 大村市狸の尾イチイガシ原生林(天然記念物緊急調査), 大村市教育委員会. pp. 21

伊藤秀三 (1981) 対馬のコナラノグルミ群集について. *HIKOBIA*, Suppl. 1: 285-292

伊藤秀三・堀田浩・川里弘孝 (1974) 九州西部森林植生の植物社会学的研究, III. 海岸低木群落について. 長崎大学教養部紀要(自然科学), 15: 75-81



- 伊藤秀三・川里弘孝 (1974) 九州西部森林植生の植物社会学的研究, IV. イチイガシ林について, 北陸の植物, 22 (2): 18-24
- 伊藤秀三・川里弘孝 (1977a) 筑前・沖ノ島の植生, 老岐の生物—対馬との対比—, 長崎県生物学会, 529-538
- 伊藤秀三・川里弘孝 (1977b) 九州西部森林植生の植物社会学的研究, VI. 対馬のシイ自然林について, HIKOBIA, 8: 169-179
- 伊藤秀三・川里弘孝 (1987) 西九州のクスギ林について, 中西哲博士追悼植物生態・分類論文集, 神戸群落生態研究会, 205-213
- 伊藤秀三・中西弘樹 (1987) 対馬の自然植生, 対馬自然資源調査報告書対馬の自然, 長崎県, 21-61
- 伊藤秀三・中西弘樹・川里弘孝 (1993) 対馬・龍良山の照葉樹林の研究, III. 森林群落および岩角地群落の植物社会学的研究, 長崎大学教養部紀要(自然科学), 33 (2): 111-121
- 伊藤秀三・中西弘樹・川里弘孝・千々布義朗 (1986) 対馬・黒島の植生, 長崎大学教養部紀要(自然科学), 26 (2): 11-26
- 環境省 (1980a) 日本の重要な植物群落, 北九州. 環境庁編. pp. 784
- 環境省 (1980b) 日本の重要な植物群落, 南九州・沖縄. 環境庁編. pp. 1039
- 唐木田芳文・早坂祥三・長谷義隆也 (1993) 日本の地質 9 九州地方 共立出版 東京
- 吉良竜夫 (1948) 温量指数による垂直的な気候帯のわかちかたについて, 寒地農学, 2: 143-173
- 気象庁 (1996) 気象庁観測平均値CD-ROM. 気象庁. 東京
- Luoto M (2000) Modeling of rare plant species richness by landscape variables in an agriculture area in Finland. *Plant Ecology*, 149:157-168
- 熊本県 (1976) 熊本県の植生-西部
- Matsui T, Yagihashi T, Nakaya T, Tanaka N, Taoda H (2004) Climatic controls on distribution of *Fagus crenata* forest in Japan. *Journal of Vegetation Science*, 15:57-66
- 西尾考佳, 福岡司 (1996) 九州地方のブナ林群落における組成分化の機構, 植生学会誌, 13: 73-86
- 宮脇昭 (1981) 日本植生誌, 九州. 至文堂. pp. 484
- 宮崎県 (1982) 宮崎県の植生-日豊海岸地域
- 宮崎県 (1983) 宮崎県の植生-県中地域
- 宮崎県 (1984) 宮崎県の植生-県中北部地域
- 中西弘樹 (1996) 九州西廻り植物: 定義, 構成, 起源 植物分類・地理 47(1): 113-124
- Newton, AC, (2007) *Biodiversity Loss and Conservation in Fragmented Forest Landscapes*. CABI Publishing, Wallingford, Oxford.
- 大島誠一 (1988) 日本列島における木本種数分布と温度環境, 日本生態学会誌, 38(2): 99-110
- 大分県 (1978) 大分県自然環境保全地域候補地調査報告書(県南地区)
- 大分県 (1979) 大分県自然環境保全地域候補地調査報告書(県北地区)
- 大分県 (1980) 大分県自然環境保全地域候補地調査報告書(日田地区)
- 大分県 (1981) 大分県自然環境保全地域候補地調査報告書(豊肥地区)
- 大分県 (1983) 耶馬日田英彦山国定公園学術調査報告書. 大分県環境保健部. pp. 147
- 大分県 (1984) 祖母傾国定公園学術調査報告書. 大分県環境保健部. pp. 152
- 大分県 (1985) 日豊海岸国定公園学術調査報告書. 大分県環境保健部. pp. 176
- 大分県 (1988) 阿蘇くじゅう国立公園くじゅう地域学術調査報告書 1
- 岡上正夫, 大谷義一 (1981) 雲霧帯の推定方法について, 森林立地, 23(1): 31-34
- Orme CD, Davies RG, Burgess M, Eigenbrod F, Pickup N, Olson VA, Webster AJ, Ding T-S, Rasmussen PC, Ridgely RS, Statterfield AJ, Bennett PM, Blackburn TM, Gaston KJ, Owens IPF (2005) Global hot spots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 6: 1016-101
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- 鈴木透・山根正伸・笹川裕史・原慶太郎 (2009) 生物多様性保全に向けた丹沢大山地域におけるホットスポットの空間的パターン. 景観生態学, 13 (1&2): 29-37
- 鈴木時夫 (1969) 霧島山の植物社会概観. 霧島山総合調査報告書, p. 145-175
- 田川日出夫 (1977) 森林, 社寺林の研究, 8: 88-124
- 山中二男 (1983) 九州北東部のイワシデ群落. 高知大学学術研究報告, 32: 41-75