

日本の冷温帯, 暖温帯における初期二次遷移の比較*

伊藤 裕康¹⁾・林 一六²⁾・中村 徹³⁾

¹⁾ 筑波大学環境科学研究科 〒305 茨城県つくば市天王台 1-1-1

²⁾ 筑波大学菅平高原実験センター 〒386-22 長野県小県郡真田町菅平

³⁾ 筑波大学農林学系 〒305 茨城県つくば市天王台 1-1-1

Comparative Study on Early Stage of Secondary Succession in Cool-and Warm-temperate Regions of Japan

Hiroyasu ITO¹⁾, Ichiroku HAYASHI²⁾, Toru NAKAMURA³⁾

¹⁾ Master's Program of Environmental Sciences, University of Tsukuba,
Tsukuba, Ibaraki 305, Japan

²⁾ Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba,
Sanada, Nagano 386-22, Japan

³⁾ Institute of Agriculture and Forestry, University of Tsukuba,
Tsukuba, Ibaraki 305, Japan

Synopsis

Changes of floristic composition and life-form spectra were studied on the stands at early stages of secondary succession in Nobeyama and Tsukuba, where are cool-and warm-temperate regions of Japan. The dominant species at the first year stand (pioneer stage) were *Ambrosia artemisiifolia* and *Setaria glauca* in Nobeyama and *Digitaria adscendens* and *Setaria faberi* in Tsukuba, respectively. In the second year, the stands were dominated by *Erigeron annuus* in Nobeyama and *Oenothera parviflora* and *Erigeron canadensis* in Tsukuba. The dormancy form of the dominant species changed from summer annual (Ths) in the first year stand to winter annual (Thw) in the second year stand in both regions of cool-and warm-temperate climate. The disseminule form of the dominants in the first year stand was common as clitochore both in Nobeyama and Tsukuba. Change of disseminule form in dominants was observed from clitochore in first year stand to anemochore in second year stand in the both regions. Plants in rosette stage of

Erigeron canadensis and *Oenothera parviflora* were counted before and after winter of 1987 in the stands covered by litter of plants of previous season and removed it. Survival ratio of rosettes was higher in the stand covered with the litter than that of stand without the litter.

Key words : Secondary succession, life-form, rosette survival, succession experiment.

Bull. Sugadaira Montane Res. Cen. No. 10, 97-123 pp. (1989)

はじめに

この論文は日本の冷温帯および暖温帯において人工的に裸地をつくり、その後、そこが自然条件下で植生に被われていく過程を実験的に追跡した結果を述べている。この実験では裸地化後形成される植物群落の種類組成、生活型組成、群落構造の変化を約一月おきに記録し、二つの気候帯における二次遷移を比較した。また、裸地化後1年目の群落から2年目の群落に移る時のアレチマツヨイグサとヒメムカシヨモギのロゼット個体の越冬について実験を行なった。

植物群落の遷移についての科学的な研究は CLEMENTS (1928) にはじまり、そののち北米で盛んに行われた。特に、農耕地を放棄したあとの二次遷移の研究が OOSTING (1942) をはじめとして KEEVER (1950), BARD (1952), BAZZAZ (1968) によって行われてきた。そして、耕地を放棄した1年目はブタクサ、メヒシバなどが群落優占種となり、2年目にはヒメムカシヨモギ、ヒメジョオンなどが優占することを報告した。しかし、これらの研究は耕地が放棄された後の年数の違ういくつかの場所についての観察をもとにしたものであって、実験的に裸地をつくってその同じ場所を記録したものではなかった。

日本における二次遷移の実験的研究は、沼田・山井 (1955), 沼田 (1956) によって開始された。彼らは千葉市においてある場所を裸地化し、その場所に成立した群落の種類組成、生活型組成の変化を2年間にわたって記録した。その結果、裸地化後1年目にブタクサ、メヒシバ優占群落が発達し、2年目にはヒメジョオンの群落となった。これらはアメリカで観察されたものと近い結果であった。その後、観察をもとにした研究が桑原 (1957), 林 (1967, 1969) のほか数多くされてきた (花谷・兎玉 1973, 齊藤ほか 1974, 箱山ほか 1977, 笠原ほか 1978, 菅原 1978, 松村ほか 1988)。また、最近ドイツにおいて Schmidt (1981), Bornkamm (1987) 等によって、実験的研究が進められている。

これらのように遷移の現象が記載されると、このような種類の交代がなぜ起こるのかという研究が行われるようになった (KEEVER 1950, BAZZAZ 1974, RAYNAL and BAZZAZ 1975, HAYASHI 1977, 1979, 1984a, b, NOBLE and SLATYER 1980)。しかし、そのような解析が行われるためには定量的な野外実験がいろいろな場所で行われていなければならない。そこで、この研究では気候帯の異なる長野県野辺山と茨城県筑波において遷移の比較実験を行った。

調査地の概要および調査方法

位 置

本研究の調査地は、長野県野辺山と茨城県筑波の2カ所である。野辺山において1987年および

1988年に設置した試験地を、それぞれN 87区、N 88区とし、筑波においても同様にT 87区、T 88区とする。

野辺山の調査地は、長野県南佐久郡南牧村野辺山の筑波大学農林技術センター八ヶ岳演習林5林班(野辺山苗畑)内の苗畑に設置した。野辺山苗畑は、北緯35度56分、東経138度29分、標高1,350mにあり、八ヶ岳東南麓の裾野で地形変化の乏しい平坦地に位置している(Fig. 1)。ここは1970年頃まで苗畑として使用され、その後放置されていた。1986年春に、耕起が行われて再び放置されていた場所である。

筑波の調査地は、茨城県つくば市の筑波大学構内の苗畑である。その苗畑は、北緯36度5分、東経140度6分、標高25mにあり、筑波・稲敷台地上の平坦地に位置している(Fig. 1)。ここは1974年に開墾され、T 87区は1981年まで、T 88区は1987年まで苗畑として使用されて、その後放置されていた場所である。

気 象

野辺山の1970年から1987年までの平均、1987年および1988年の月平均気温と月別降水量をFig. 2に示した。1970年から1987年までの年平均気温は6.5°C、平均年降水量は1,520mm、暖かさの指数は58.5月・°C、寒さの指数は-32.3月・°Cであった。1987年は、植物の生育期間中の気温はほぼ平常並みであり、降水量はやや少なめだった。1988年は、春から夏にかけて、気温が低く、降水量が多かった。野辺山は冷温帯に属し、また一般に、内陸性の気候で、降水量の少ない長野県にあっては、比較的降水量が多く、気温が低い。いわゆる高原の気候を呈している。また野辺山地方は、放射冷却による下層逆転で冷気湖を生じやすく、春季開花後に晩霜の害が発生する。風向は、年間を通して南西風が多い。数cmの積雪が、3月下旬までであり、4月以降も降雪はあるが、積雪にいたる程ではない。

筑波の1970年から1987年までの平均、1987年および1988年と月平均気温と月別降水量をFig. 3に示した。1970年から1987年までの年平均気温は、13.3°C、平均年降水量は1,147mm、暖かさの指数は105.4月・°C、寒さの指数は-5.6月・°Cであった。1987年は、気温は平常並みであり、降水量は4月から6月が平年に比べてかなり少なめであった。1988年は、7月の気温が

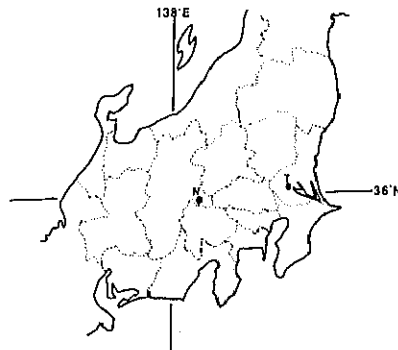


Fig. 1. The locations of study sites of Nobeyama (N) and Tsukuba (T).

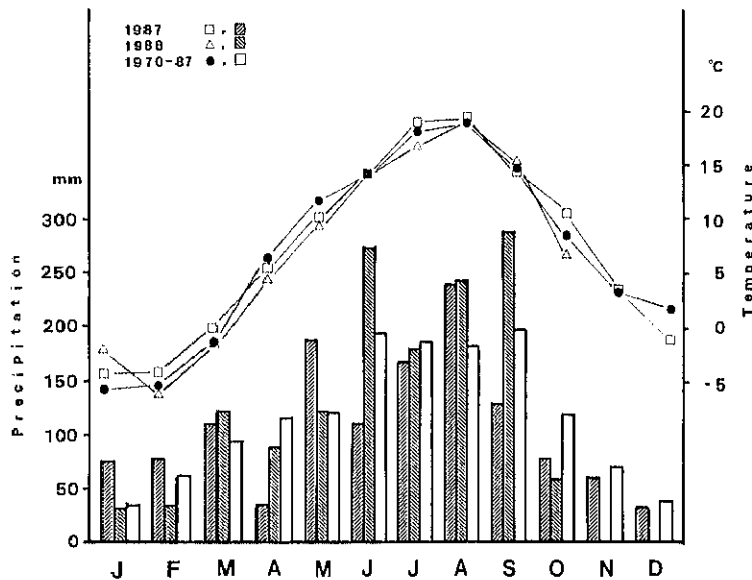


Fig. 2. Monthly changes of mean temperature (Δ , \square and \bullet) and precipitation ($\text{hatched } \square$ and \square) in Nobeyama in 1987, 1988 and in the period from 1970 to 1987.

平年よりも 3.2°C 低く、降水量は7月から9月にかけて多かった。筑波は暖温帯に属し、また一般に、夏の最高気温は、ほぼ前橋あたりと同じになり、冬の最低気温は札幌に準ずる。特に、風のない冬の夜は放射冷却が起こり、相当低くなる。年較差および日較差がかなり大きくなり、内陸性気候の特徴を呈する。風向は、冬には北西、夏には東よりの風が卓越する。

植 生

野辺山の調査地は、ズミ、ヤエガワカンバ、シラカンバ、ミズナラなどからなる落葉広葉樹林およびカラマツ、ストロブマツの植林地がみられる。草原はススキの優占する群落であり、道路端や苗畑の周辺には、ブタクサ、タデ類、クサヨシなどの人里植物や耕地雑草が生育していた。

筑波の調査地は、アカマツ、スギの植林地およびトチノキ、カエデ類などの緑化木の苗畑に囲まれている。草本植生はススキ、ヤマハギの優占する群落で、アレチマツヨイグサ、セイタカアワダチソウ、ヒメムカシヨモギなどが生育している。

土 壤

野辺山、筑波の土壌は、それぞれ黒色土、淡色黒色土に分類される。また両調査地の、土壌の化学的性質を Table 1 に示した。pH はガラス電極法を用い(横河 PH 81)、土壌対水 1:2.5 で行なった。また窒素含量、炭素含量は CN コーダー(柳本製作所 MT-500)を使用した。これを見ると、N 87 区、N 88 区は T 87 区、T 88 区に比べて、窒素含量、炭素含量ともに非常に多い。これは T 87 区が、放置されている時期に、表土の一部を削り取られたためである。しかし、C/N 比でみると、T 87 区が 18.5 とやや高い他は 17.5, 17.8, 17.3 とほぼ同じ値を示した。

試験地の設定

N 87 区を 1987 年 5 月 3 日に、T 87 区を 1987 年 5 月 13 日に設定した。両区とも面積 $17\text{ m} \times 8$

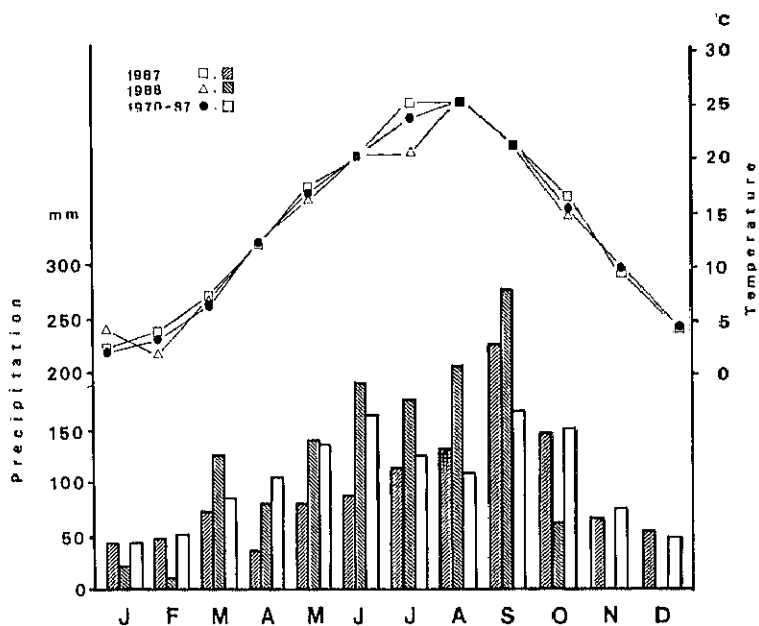


Fig. 3. Monthly changes of mean temperature (Δ , \square and \bullet) and precipitation (hatched , diagonal lines and \square) in Tsukuba in 1987, 1988 and in the period from 1970 to 1987.

Table 1. Soil properties of experimental stands.

STAND	pH (H_2O)	pH (KCl)	Carbon (C) (%)	Nitrogen (N) (%)	C/N
Nobeyama					
87	5.08	4.38	12.97	0.74	17.5
88	5.05	4.42	13.17	0.74	17.8
Tsukuba					
87	5.94	5.31	2.41	0.13	18.5
88	5.21	4.97	3.28	0.19	17.3

m の地域を、小型トラクターのロータリで耕深 15 cm に攪拌耕起を行ったのち、レーキで根茎などの種子以外の植物体を取り除いて、裸地を作った。整地をしたのち、1 m × 1 m の永久コドラー 10 個を、2 m 間隔で定置した (Fig. 4)。その後は、1 ヶ月後に明かに根茎から発芽したと思われるもののみについて、土壌表面を乱さないように手で抜き取っただけで、そのまま 2 年間放置した。

同様に、N 88 区を 1988 年 5 月 6 日に、T 88 区を 1988 年 5 月 10 日に設置した。そして、同様の処理をした。

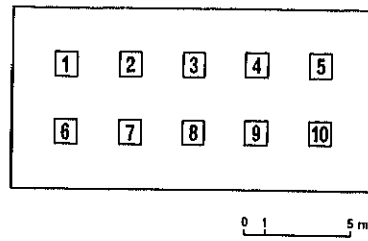


Fig. 4. Experimental design in both stands of Nobeyama and Tsukuba.

植生調査

5月から11月まで毎月1度、コドラート内に出現したすべての植物種について調査をした。測度として、種毎に①コドラートを被う割合を表す被度(C)と、②各種の個体のうち最高の草丈(H)、および③10個のコドラートのうちいくつに出現したかを表す頻度(F)の3つを用いた。被度は、PENFOUNDらの被度階級値を使用した。この被度階級値は、次のように分けられている。4:75~100%, 3:50~75%, 2:25~50%, 1:5~25%, 1':1~5%, +:<1%である。Hは、自然高を測定した。

また、これら①~③の3つの測度を用い、沼田の積算優占度(SDR₃)を次式により求めた。

$$SDR_3 = (C' + H' + F') / 3 (\%)$$

C': 最大の被度をもつ種類の値を100としたときの相対値

H': 最高の草丈をもつ種類の値を100としたときの相対値

F': 最大の頻度をもつ種類の値を100としたときの相対値

さらに、この結果を使い、SDR₃で重みづけを行った各遷移段階の群落の生活型組成(沼田・浅野, 1969)を求めた。

越冬期のロゼット2種の調査

2年目の優占種になると予測されるヒメムカシヨモギ属(*Erigeron* spp.)とアレチマツヨイグサ(*Oenothera parviflora*)の2種について、ロゼットの越冬調査をするために、1987年11月17日にT87区内に1m×1mのコドラートを2個ずつ設置した。一方は前年の植物の枯死体であるリターをそのまま残し(Cover区)、他方は土壤表面を荒さないようにリターを除去した(Bare区)。そして、コドラート内の各種すべての個体をマークし、そのロゼットサイズを測定した。測定はロゼットの長径と短径について行った。

そして冬を越した翌年4月6日に、それらの生存状況を調べた。

結 果

植生調査

組 成

野辺山実験地(N区)

N87区に出現した種のSDR₃と植被率をTable 2に示した。1987年6月は、すべての種の被度が1%以下であり、草丈も1~2cmであったために、頻度のみを示した。

調査期間中にのべ34種が出現し、各月の最高出現種数は1年目が9月の26種、2年目が7、8

月の28種であった。植被率は、1年目が最高84.7%、2年目が最高87.0%であった。

Fig. 5は、おもなSDR₃の季節変化を示したものである。1年目の優占種は、夏季はブタクサ、キンエノコロで、SDR₃は、それぞれ96.7, 95.1だった。10月になると夏季一年生草本が枯れて、ヒメジョオンが94.2と高いSDR₃を示した。2年目になると、ヒメジョオンはひきつづき、SDR₃がほぼ100と高い値を示した。ブタクサも、1年目ほどではないが80.7と高い値を示した。しかし、キンエノコロは、40前後と低くなった。10月、11月になると、2年目に芽生えたヒメジョオン(ロゼット)が、SDR₃100で優占種になった。また、コヌカグサが2年目になって、70.5で上位にあがってきた。ヨモギ、イヌゴマ、ヒメスイバは2年間を通して、40~60と比較的高い値を示した。

N 88区でも、N 87区の1年目とほぼ同様の種組成であった (Appendix 1)。

筑波試験地 (T区)

T 87区に出現した種のSDR₃と植被率をTable 3に示した。1987年6月は頻度のみを示した。

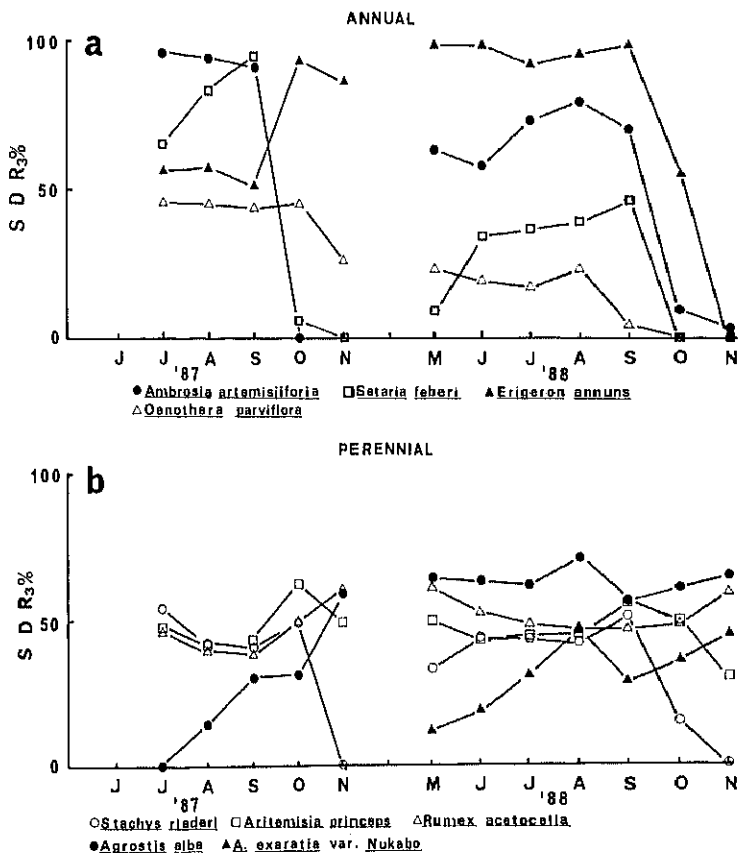


Fig. 5. Changes of Summed Dominance Ratio (SDR) of important species in the successional stands in Nobeyama. a: annual plant, b: perennial plant

Table 2. Change of Summed Dominance Ratio (SDR) of the constituent species in the successional stands from 1987 to 1988 in Nobeyama (N-87).

Species		Jun. 87	Jul.	Aug.
<i>Artemisia princeps</i>	ヨ モ ギ	4	46.9	41.0
<i>Rumex acetocella</i>	ヒ メ ス イ バ	10	45.9	39.4
<i>Trifolium repens</i>	シ ロ ツ メ ク サ	10	36.7	34.9
<i>Setaria glauca</i>	キン エ ノ コ ロ	9	65.4	83.7
<i>Erigeron annuus</i>	ヒ メ ジ ョ オ ン	8	56.5	57.8
<i>Phalaris arundinacea</i>	ク サ ヨ シ	1	9.7	13.9
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	ブ タ ク サ	9	96.7	94.6
<i>Oenothera parviflora</i>	アレチマツヨイグサ	10	45.9	45.3
<i>Stachys riederi</i>	イ ス ゴ マ	10	53.1	40.9
<i>Eleocharis congesta</i>	ハ リ イ	4	25.5	36.5
<i>Agrostis alba</i>	コ ヌ カ グ サ	0	0.0	13.6
<i>Potentilla freyniana</i>	ミ ツ バ チ ツ グ リ	0	0.0	24.8
<i>Oxalis corniculata</i>	カ タ バ ミ	1	16.0	18.3
<i>Setaria faberi</i>	アキノエノコログサ	9	61.3	43.7
<i>Commelina communis</i>	ツ ユ ク サ	1	28.4	26.0
<i>Hypericum laxum</i>	コケオトギリ	0	7.5	18.2
<i>Digitaria violascens</i>	アキメヒシバ	0	20.0	14.6
<i>Muhlenbergia japonica</i>	ネズミガヤ	0	0.0	10.9
<i>Amphicarpaea edgeworthii</i> var. <i>japonica</i>	ヤブマメ	0	0.0	3.7
<i>Agrostis exarata</i> var. <i>Nukabo</i>	ヌカボ	0	0.0	0.0
<i>Phleum pratense</i>	オオアワガエリ	0	0.0	0.0
<i>Hierochloa odorata</i> var. <i>pubescens</i>	コウボウ	0	0.0	0.0
<i>Erigeron annuus</i> (Rosette)	ヒメジョオン(R)	—	—	—
<i>Agrimonia pilosa</i>	キンミズヒキ	0	0.0	3.6
<i>Agrostis clavata</i>	ヤマヌカボ	0	0.0	0.0
<i>Oenothera parviflora</i> (Rosette)	アレチマツヨイグサ(R)	—	—	—
<i>Panicum bisulcatum</i>	ヌカキビ	0	0.0	13.5
<i>Astilbe microphylla</i>	チダケサシ	0	0.0	0.0
<i>Elsholtzia ciliata</i>	ナギナタコウジュ	0	0.0	0.0
<i>Erigeron canadensis</i>	ヒメムカシヨモギ	0	0.0	23.9
<i>Polygonum lapathifolium</i> subsp. <i>nodosum</i>	オオイヌタデ	1	4.1	11.5
<i>Moehringia lateriflora</i>	オオヤマフスマ	0	0.0	0.0
<i>Hypericum electum</i>	オトギリソウ	0	0.0	8.0
<i>Juncus tenuis</i>	クサイ	0	0.0	0.0
<i>Echinochloa Crus-galli</i>	イヌビエ	0	0.0	3.8
<i>Lotus corniculatus</i> var. <i>japonicus</i>	ミヤコグサ	0	0.0	0.0
Number of species		14	16	25
Vegetative cover		<1%	29.3%	84.7%

Sep.	Oct.	Nov.	May. 88	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
42.8	62.0	48.6	49.1	42.8	44.1	45.0	55.5	50.9	33.4
38.3	49.7	60.6	60.9	52.5	48.1	46.2	46.7	48.3	59.7
32.5	39.8	40.0	7.0	18.1	16.9	24.5	34.8	29.2	30.8
95.4	5.1	0.0	8.5	34.5	37.0	39.4	46.5	0.0	0.0
51.7	94.2	87.4	100.0	100.0	93.5	97.2	100.0	57.1	0.0
4.1	7.3	0.0	27.8	16.8	12.2	5.5	11.7	13.4	8.3
91.7	0.0	0.0	64.1	58.4	73.8	80.7	71.2	10.0	3.8
44.1	46.0	26.2	23.7	19.4	17.4	23.7	4.4	0.0	0.0
40.0	48.3	0.0	32.3	43.0	42.5	41.2	50.2	16.6	0.0
37.0	39.0	0.0	42.5	22.0	18.8	25.1	11.0	10.5	0.0
29.6	31.0	58.5	64.3	62.8	61.5	70.5	56.6	72.2	65.1
21.2	31.1	11.6	10.4	19.9	22.6	23.1	17.5	12.7	0.0
14.3	12.5	0.0	0.0	3.4	7.2	7.4	7.7	11.0	3.6
50.2	7.6	0.0	7.0	8.5	10.9	11.7	0.0	0.0	0.0
3.7	0.0	0.0	0.0	7.7	7.5	8.4	9.7	5.0	0.0
28.5	17.2	0.0	0.0	0.0	24.5	35.5	37.0	28.3	3.6
14.6	0.0	0.0	0.0	21.6	24.4	20.9	7.2	0.0	0.0
8.2	10.8	0.0	0.0	0.0	14.3	15.7	27.2	25.8	0.0
7.5	0.0	0.0	0.0	3.7	8.5	13.2	17.4	15.5	0.0
0.0	0.0	0.0	11.8	18.5	30.9	45.9	28.4	36.7	46.6
0.0	0.0	0.0	22.2	22.5	21.4	37.1	4.9	4.8	5.3
0.0	0.0	0.0	50.4	27.3	16.2	12.3	28.8	17.4	25.2
—	—	—	39.4	36.0	34.8	31.1	36.9	79.3	100.0
3.4	3.9	4.6	4.3	4.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
0.0	0.0	0.0	0.0	8.5	16.8	34.6	20.9	25.6	14.9
—	—	—	0.0	28.7	3.3	13.8	7.0	14.9	15.9
18.7	0.0	0.0	0.0	0.0	14.2	14.2	19.3	0.0	0.0
0.0	0.0	0.0	0.0	3.9	4.3	8.3	5.4	10.1	0.0
7.2	0.0	0.0	0.0	0.0	3.5	3.5	8.5	3.7	0.0
26.6	54.2	27.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
7.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
0.0	0.0	0.0	0.0	3.4	3.6	3.5	0.0	3.6	0.0
8.2	8.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.6	8.0	9.0	0.0	0.0
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
3.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
26	18	9	17+1	24+2	28+2	28+2	26+2	22+2	14
83.0%	44.0%	36.0%	22.5%	68.0%	76.5%	85.5%	87.0%	85.0%	59.5%

Table 3. Change of Summed Dominance Ratio (SDR) of the constituent species in the successional stands from 1987 to 1988 in Tsukuba (T-87).

Species		Jun. 87	Jul.	Aug.
<i>Setaria glauca</i>	キン エ ノ コ ロ	10	63.3	62.8
<i>Artemisia japonica</i>	オ ト コ ヲ モ ギ	2	15.0	15.1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	ワ レ モ コ ウ	1	16.6	14.6
<i>Kummerowia striata</i>	ヤ ハ ス ソ ウ	4	21.9	12.2
<i>Cynodon dactylon</i>	ギ ヨ ウ ギ シ バ	1	8.8	8.6
<i>Digitaria adscendens</i>	メ ヒ シ バ	10	80.9	81.0
<i>Oenothera parviflora</i>	アレチマツヨイグサ	6	27.5	33.6
<i>Solidago altissima</i>	セイタカアワダチソウ	0	8.2	14.5
<i>Plantago asiatica</i>	オ オ バ コ	0	7.5	14.1
<i>Artemisia princeps</i>	ヨ モ ギ	0	11.6	12.8
<i>Hemarthria sibirica</i>	コバノウシノシツバイ	0	10.4	11.4
<i>Cassia nomame</i>	カワラケツメイ	1	10.9	10.2
<i>Sonchus oleraceus</i>	ノ ゲ シ	0	3.5	7.4
<i>Miscanthus sinensis</i>	ス ス キ	0	8.3	6.8
<i>Aralia cordata</i>	ウ	0	5.2	5.1
<i>Trifolium repens</i>	シ ロ ツ メ ク サ	0	3.6	3.8
<i>Rubus parvifolius</i>	ナ ツ シ ロ イ チ ゴ	0	3.6	3.6
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	フ タ ク サ	5	28.6	34.1
<i>Euphorbia supina</i>	コ ニ シ キ ソ ウ	0	3.5	15.1
<i>Erigeron canadensis</i>	ヒメムカシヨモギ	0	0.0	14.1
<i>Lespedeza bicolor</i> var. <i>japonica</i>	ヤ マ ハ ギ	0	0.0	7.7
<i>Paspalum Thunbergii</i>	ス ズ メ ノ ヒ エ	0	0.0	4.4
<i>Paederia scandens</i>	ヘ ク ソ カ ズ ラ	0	4.1	4.1
<i>Arundinella hirta</i>	ト ダ シ バ	0	0.0	3.6
<i>Smilax china</i>	サルトリイバラ	0	0.0	0.0
<i>Erigeron philadelphicus</i>	ハルジョオン	0	0.0	0.0
<i>Picris hieracioides</i> subsp. <i>japonica</i>	コウゾリナ	0	0.0	0.0
<i>Setaria faberii</i>	アキノエノコログサ	10	67.4	70.1
<i>Galinoga ciliata</i>	ハキダメギク	1	7.5	7.1
<i>Lespedeza cuneata</i>	メドハギ	0	0.0	4.4
<i>Polygonum lapathifolium</i> subsp. <i>nodosum</i>	オオイメダヂ	4	4.1	3.7
<i>Imperata cylindrica</i> var. <i>Koenigii</i>	チガヤ	0	0.0	0.0
<i>Thesitum chinense</i>	カナビキソウ	0	0.0	0.0
<i>Erigeron annuus</i>	ヒメジョオン	0	0.0	0.0
<i>Taraxacum officinale</i>	セイヨウタンポポ	0	0.0	0.0
<i>Oenothera parviflora</i> (Rosette)	アレチマツヨイグサ (R)	—	—	—
<i>Erigeron annuus</i> (Rosette)	ヒメジョオン (R)	—	—	—
<i>Solidago altissima</i> (Rosetta)	セイタカアワダチソウ (R)	—	—	—
<i>Digitaria violascens</i>	アキメヒシバ	10	43.8	41.2
<i>Digitaria limorensis</i>	コメヒシバ	0	0.0	0.0
<i>Eragrostis ferruginea</i>	カゼクサ	0	0.0	0.0
<i>Lespedeza pilosa</i>	ネコハギ	0	0.0	0.0
<i>Echinochloa Crus-galli</i>	イヌビエ	0	0.0	24.4
<i>Spizanthus sinensis</i>	ネジバナ	0	0.0	0.0
<i>Amphicarpaea edgeworthii</i> var. <i>japonica</i>	ヤブマメ	0	0.0	0.0
<i>Ixeris stolonifera</i>	イワニガナ	0	0.0	0.0
<i>Hydrocotyle raniflora</i>	オオチドメ	0	0.0	0.0
<i>Eriochloa villosa</i>	ナルコビエ	0	0.0	9.9
<i>Echinochloa Crus-galli</i> var. <i>caudata</i>	ケイヌビエ	0	0.0	6.5
<i>Bidens frondosa</i>	アメリカセンダングサ	0	0.0	0.0
<i>Lespedeza cuneata</i> var. <i>serpens</i>	ハイメドハギ	0	0.0	0.0
<i>Sonchus asper</i>	オニノゲシ	0	0.0	0.0
<i>Juncus tenuis</i>	クササ	0	0.0	0.0
<i>Hypericum elatum</i>	オトギリソウ	0	0.0	0.0
<i>Hypericum laxum</i>	コケオトギリ	0	0.0	0.0
<i>Youngia japonica</i>	オニタビラコ	0	0.0	0.0
<i>Cerastium caespitosum</i> var. <i>caespitosum</i>	オランダミミナグサ	0	0.0	0.0
<i>Ixeris polycephala</i>	ノニガナ	0	0.0	0.0
<i>Pleiblastus chinensis</i>	アズマネザサ	0	0.0	0.0
<i>Equisetum arvense</i>	スギナ	0	3.9	0.0
Number of species		13	25	32
Vegetative cover		<1%	31.5%	66.0%

Sep.	Oct.	Nov.	May.88	Jun.	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
62.0	44.4	44.7	50.5	41.4	38.5	38.9	32.1	12.3	
15.3	19.7	39.3	43.9	32.1	29.6	34.6	35.4	31.5	
11.0	11.0	5.3	20.5	16.4	14.8	12.7	12.6	14.0	
18.0	23.4	9.8	44.3	50.4	40.7	54.1	63.6	68.3	
8.5	7.9	29.4	4.9	4.1	13.1	12.7	8.3	8.6	
100.0	100.0	0.0	28.7	23.8	11.0	7.6	7.6	3.4	
33.0	33.0	72.1	30.0	85.6	86.4	71.8	10.5	0.0	
10.8	10.9	23.4	20.5	22.8	25.6	31.9	32.4	16.3	
7.0	7.0	15.3	30.5	24.8	21.5	23.8	20.6	24.8	
16.4	16.7	53.7	46.1	43.1	49.5	50.4	47.6	52.1	
9.7	10.2	66.7	81.3	59.6	63.6	50.6	49.9	58.6	
12.8	11.9	0.0	41.0	43.5	43.9	50.0	75.3	57.4	
3.5	7.5	19.3	16.1	17.0	14.7	4.3	4.6	3.7	
6.1	8.0	39.0	24.6	28.7	26.5	24.6	27.9	31.1	
4.9	5.7	22.3	15.0	19.7	13.8	6.7	3.5	3.5	
3.7	3.9	9.6	11.1	11.1	19.7	16.3	19.3	20.3	
3.5	7.4	18.4	17.6	22.7	15.8	20.2	20.7	25.8	
31.7	33.6	0.0	68.8	69.7	78.9	79.7	75.6	0.0	
15.4	15.2	11.2	0.0	3.4	3.4	3.5	3.4	3.4	
17.5	31.2	66.5	32.8	44.4	72.7	70.0	75.4	65.6	
7.5	11.3	17.6	21.9	17.8	16.4	14.4	15.3	15.2	
8.4	8.5	19.8	11.1	20.7	20.3	36.0	45.0	45.2	
3.6	3.7	0.0	10.7	3.6	3.6	3.6	3.5	4.3	
28.9	10.9	0.0	6.3	4.6	8.9	8.1	18.4	9.0	
3.8	7.3	6.7	5.6	10.8	4.9	5.1	4.8	4.7	
0.0	3.5	5.9	23.7	18.7	18.8	3.5	3.4	3.4	
0.0	3.4	5.0	8.5	10.5	10.5	5.5	9.0	9.2	
65.5	15.4	23.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
7.3	7.5	17.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
4.2	4.2	0.0	0.0	0.0	0.0	5.1	6.9	6.9	
3.7	3.9	0.0	0.0	0.0	0.0	3.6	0.0	0.0	
0.0	0.0	0.0	27.7	28.0	33.7	29.9	24.0	29.4	
0.0	0.0	0.0	19.2	20.5	29.1	21.0	16.4	8.1	
0.0	0.0	0.0	12.3	12.1	14.1	12.7	8.5	8.6	
0.0	0.0	0.0	4.5	3.6	14.9	12.7	12.3	9.0	
—	—	—	19.2	20.5	29.1	21.0	16.4	4.2	
—	—	—	46.0	39.6	33.4	7.1	7.1	3.4	
—	—	—	49.4	39.7	34.4	7.1	7.4	23.2	
43.1	41.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
0.0	0.0	0.0	0.0	6.3	6.7	5.4	4.6	4.7	
0.0	0.0	0.0	0.0	4.4	5.5	5.1	5.7	7.2	
0.0	0.0	0.0	0.0	3.9	5.5	4.7	4.5	7.6	
29.4	36.9	45.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
0.0	0.0	0.0	3.6	3.8	25.7	8.0	0.0	0.0	
0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	3.6	3.6	3.6	0.0	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.5	3.5	3.5	3.5	
0.0	0.0	0.0	0.0	5.4	3.5	3.4	3.4	0.0	
10.2	4.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
6.2	7.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.8	4.7	5.1	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.6	6.2	6.9	
0.0	0.0	0.0	9.0	9.6	6.9	0.0	0.0	0.0	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.7	3.8	0.0	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.4	3.5	0.0	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.4	3.5	0.0	
0.0	0.0	0.0	0.0	4.3	4.1	0.0	0.0	0.0	
0.0	0.0	4.7	10.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
0.0	0.0	0.0	13.6	19.9	0.0	0.0	0.0	0.0	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.6	3.6	
0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	
33	35	26	34+3	40+3	40+3	45+3	44+3	37+3	
63.0%	59.5%	10.5%	23.0%	43.5%	59.0%	66.5%	71.5%	67.0%	

T 87 区は、1988 年 10 月までしか調査地として確保ができなかったために、1988 年 11 月の調査を行えなかった。

出現種数は、1 年目の最高が 10 月の 35 種、2 年目が 8 月の 45 種、のべ 57 種であった。植被率は、1 年目が最高 66.0%、2 年目が 71.5%であり、N 区よりも 15%ほど低かった。

おもな種の SDR₃の季節変化を Fig. 6 に示した。優占種は、1 年目がメヒシバ、アキノエノコログサ、キンエノコロであった。SDR₃は、それぞれ 100、70.1、62.8 であった。11 月になると、アレチマツヨイグサ、ヒメムカシヨモギ、コバノウシノシッペイが上位になった。2 年目になると、アレチマツヨイグサが、SDR₃86.4 で優占種になった。ヒメムカシヨモギも引続き高い値を示し、1 年目の優占種は大幅に減少した。なかでもアキノエノコログサはまったく出現しなかった。N 区で 1 年目の優占種になったブタクサは、T 87 区では、2 年目に 1 年目の 2 倍以上の 79.7 になった。また、マメ科 1 年生草本であるヤハズソウ、カワラケツメイも 2 年目になって SDR₃が

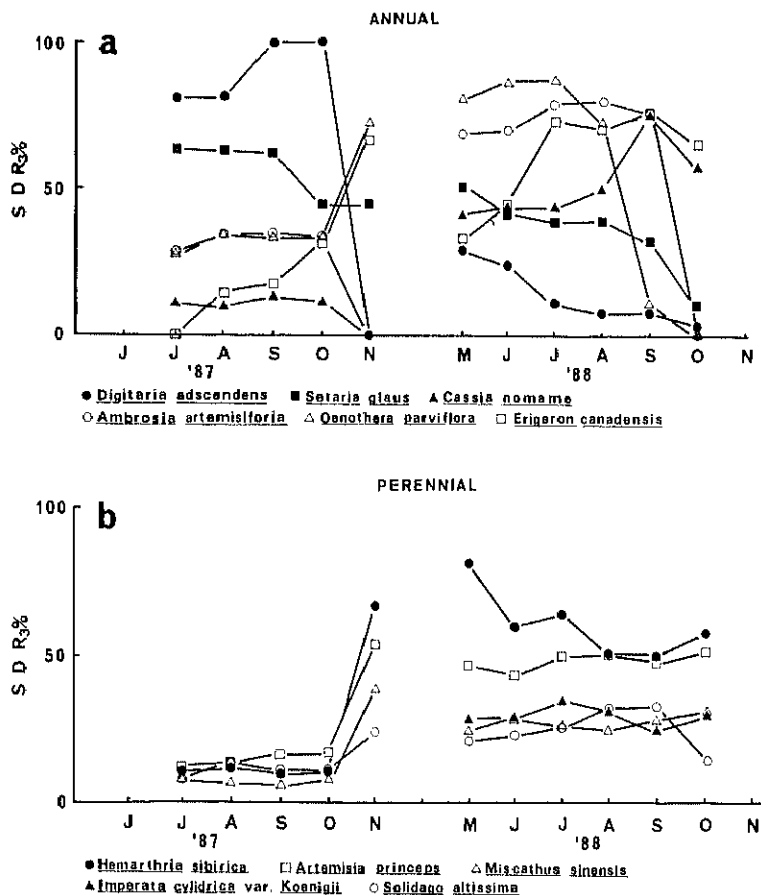


Fig. 6. Changes of Summed Dominance Ratio (SDR) of important species in the successional stands in Tsukuba. a: annual plant, b: perennial plant

なった。

T 88 区での優占種はメヒシバであり, T 87 区と一致した。しかし, そのメヒシバが SDR₃で他種を圧倒している点が異なっていた (Appendix 2)。

両実験地を優占種で特徴づけると, N 区がキンエノコロ, ブタクサ→ヒメジョオンとなり, T 区がメヒシバ→アレチマツヨイグサ, ヒメムカシヨモギとなった。

生活型組成

野辺山試験地 (N 区)

N 87 区の SDR₃で重みづけをした生活型組成を, 休眠型, 地下器官型, 散布器官型および生育型別に Fig. 7 に示した。1987 年 6 月は, SDR₃を算出していないために 7 月から表示した。

まず休眠型をみると, 1 年目の 7 月はブタクサ, キンエノコロをはじめとする夏季一年生草本 Th(s)が 45.7%とほぼ半分を占めた。9 月まで同じような割合であったが, 10 月となると Th(s)

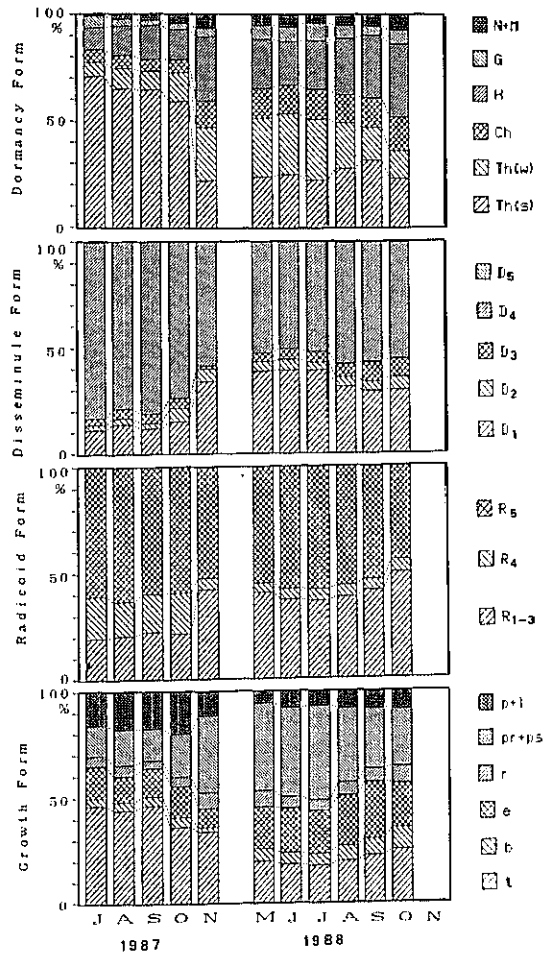


Fig. 7. Changes of th dormancy form, disseminule form, radicoid form and growth form in the successional stands in Nobeyama.

がほとんど枯れたために、冬季一年生草本 $Th(w)$ や地表植物 Ch の割合が増大してきた。11月になるとヒメスイバ、コヌカグサなどの半地中植物 H が 32.6% を占めた。地中植物 G は、地上部が枯死したために 1.3% に激減した。2年目になると $Th(s)$ が夏季でも 30% 前後にまでしかならず、1年目に比べるとだいぶ減少した。それに代わって H は、夏から秋にかけて 20% 以上を保ち、11月には 44.7% に達した。

散布器官型は、1年目の夏に重力散布種子 D_4 が 85% 以上を占めていたのが、秋から2年目に 70~75% に減少し、かわって風散布種子 D_1 が増大した。これは優占種がブタクサ、キンエノコロからヒメジョオンに交代したことを反映したものである。動物散布種子 D_2 、機械散布種子 D_3 は2年目の11月にはともに消滅した。

地下器官型は、 R_5 (連絡体をつくらず単立するもの) が 60% 前後を占めていたのが、10月になって 40% 以下に減少した。対照的に根茎植物 R_{1-3} は、ほぼ 30% であったのが2年目の11月には 62.2% に増大した。シロツメクサが含まれる R_4 (地上に連絡体をつくるもの) は、2年目にやや減少したものの大きな変化はみられなかった。

生育型は、1年目の夏には叢生型 t 、直立型 e 、部分ロゼット型 pr がほぼ同じ割合を占めていた。11月になるとヒメジョオン、ヨモギをはじめとする pr が 68.5% と優位になった。2年目になると、 t がふたたび増大した。しかし、1年目はキンエノコロ、アキノエノコログサなどの $Th(s)$ が大部分であったのに対し、2年目はコヌカグサ、ヌカボ、コウボウなどの多年生草本に入れ替わった。

どの生活型組成でも、 $Th(s)$ の消長によって1年間の傾向が特徴づけられていた。そのため $Th(s)$ の枯れはじめる 10月ごろに大きな変化が起こり、この季節的变化が全体の傾向を特徴づけており、一種の循環的遷移とみることができる。

N 88区でも、N 87区の1年目とほぼ同様の生活型組成の変化を示した。

N 87区、N 88区における、種数によって重みづけしてみると、 SDR_3 によるものと比べ、個々の生活型の割合が多少異なるものの、変化のしかたはほぼ同様であった。ただ、T 87区で D_4 が2年目になっても依然高い割合を占めていた点が違っていた。

筑波実験地 (T 区)

T 87区の SDR_3 で重みづけをした生活型組成を Fig. 8 に示した。まず休眠型をみると、1年目には $Th(s)$ が 70% 近くを占めていたのが、1年目の11月から2年目には 30% 以下にまで減少した。代わって $Th(w)$ と H が増大した。また小高木 M のヤマハギ、低木 N のナワシロイチゴが1年目から見られた。N 区では2年目になっても、 M 、 N は出現しなかった。

散布器官型は、 D_4 の減少、 D_1 の増大で N 区と同じ変化であった。T 区のほうが D_1 の増えかたが著しかった。2年目の 8、9月に D_5 (原則として種子をつくらないもの) が 0.2%、0.3% とわずかにみられたのは、アズマネザサが出現したためである。

地下器官型では、 R_5 は 50~60% でほとんど変化がみられなかった。 R_4 は1年目の10月まで 20% 近くを占めていたのが、11月および2年目には約 5% に減少してしまった。 R_{1-3} は約 20% から約 40% へと 2倍になった。N 区と比べ R_5 と R_4 の変化が異なったことは、T 区の1年目の優占種ヒメシバが R_4 に含まれていることに起因している。

生育型は、 t が 40% 以上を占めていたのが2年目には半分近くに減って、代わって $pr+ps$ 、 e の割合が増大した。 e の増大はブタクサ、カワラケツメイによるものである。N 区にはなかったオオバコ、セイヨウタンポポのロゼット型 r がみられた。匍匐型 p は2年目には、メヒシバの減少に

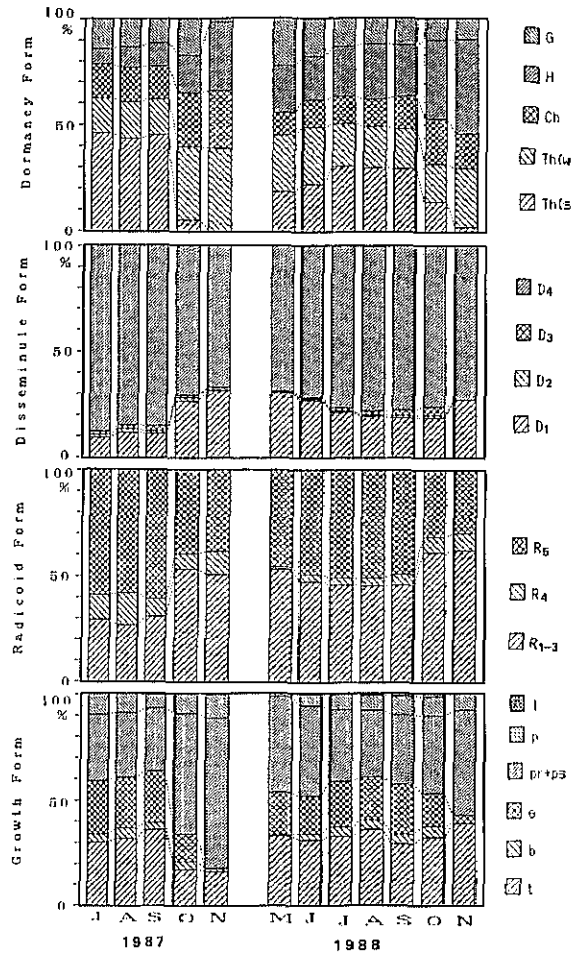


Fig. 8. Changes of the dormancy form, disseminule form, radicoid form and growth form in the successional stands in Tsukuba.

伴って5%程になった。蔓型 *l* は最高でも 2.7%にとどまった。

種の交代が起こって大きな変化がみられるのは、N 区より 1 ヶ月遅い 11 月であった。

T 88 区では、Th (s) のなかでメヒシバ 1 種が他を圧倒し、Th (w) -D₁-pr の組合せの種が多く出現したために、T 87 区の 1 年目と比べると変化の傾向は同様であったのに、個々の生活型の割合はだいぶ異なっていた。

種数によって重みづけした生活型組成は、T 87 区、T 88 区ともに変化のしかたはほぼ同様であった。

群落の発達

群落の発達の程度をみるために遷移度 (沼田, 1961) を求めた (Table 4)。遷移度 (DS) は次式により求められる。

$$DS = \{(\sum d \cdot 1)\} \cdot v$$

Table 4. Numata's Degree of Succession (DS) in the successional stands.

Stand	Initial stand	2nd-yr. stand
Nobeyama		
87	99.8	142.3
88	71.5	—
Tsukuba		
87	55.8	107.7
88	89.2	—

d: SDR_3 , ℓ 生存年限: ($M=100$, $N=50$, $Ch.H.G=10$, $Th=1$), n: 出現種数, v: 植被数 (100%を1とする)

1・2年目の群落での8月のDSをみると, N 87区は99.8から142.3に, T 87区は55.8から107.7になった。これは, 種の多年生化が進んだことによると思われる。N区のほうがT区より値が高いのは, Thの割合がN区が1年目60.6%, 2年目49.2%であるのに対してT区は1年目74.6%, 2年目49.3%と高い (Fig. 2, 8) ことと, 植被率がT区よりN区の方が高い (Tables 2, 3) ことに起因している。

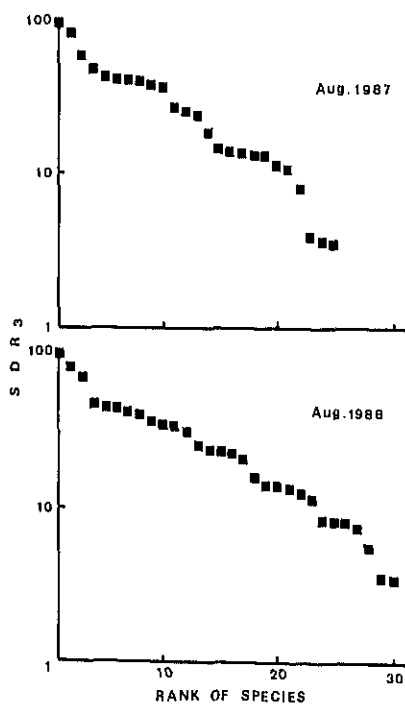


Fig. 9. Relationship between SDR_3 and rank of species in the successional stands in Nobeyama.

次に、 SDR_3 —順位関係を通して群落の発達をみた。Fig. 9 は、N 87 区の 1 年目(上段)、2 年目(下段)の 8 月における SDR_3 を示したものである。これから種類群の動きをみると、1・2 年目とも 3 種の優占種群の優占性がみられた。第 2 群構成種はいくつかの小グループに分かれた。1 年目では第 2 群構成種内の力関係に差がみられたが、2 年目になると差が小さくなり等比級数関係を示す直線の勾配が緩やかになった。

Fig. 10 に T 87 区での SDR_3 —順位関係を示した。1 年目は、優占種群と第 2 群がはっきり分かれて、L 字型を呈した。ところが、2 年目になると優占種群の優占性がなくなり、中位グループがもち上がったために直線的な関係があらわれた。両区とも 1 年目から 2 年目への変化は、優占性が弱まり、均等性が強まるという特徴づけができる。T 区においては、それがより顕著にあらわれた。

越冬期のロゼット 2 種の調査

1987 年 11 月にアレチマツヨイグサのロゼットが対照 (Cover) 区、リター除去 (Bare) 区でそれぞれ 51 個体、ヒメムカシヨモギ属のロゼットは対照区 77 個体、リター除去区 68 個体確認され、そのすべてを個体識別した。

Fig. 11 に、翌年 4 月の生存個体数をロゼットのサイズ別に示した。ヒメムカシヨモギ属のロゼットサイズは、ほとんどが 1 cm 以下と小さく、全体の生存率は対照区でも 23.4% と低く、リター除去区では 0% と全滅であった。アレチマツヨイグサの平均ロゼットサイズは、対照区が 3.3 cm、リター除去区が 4.8 cm であった。全体の生存率は、対照区が 94.0%、リター除去区が 76.5%

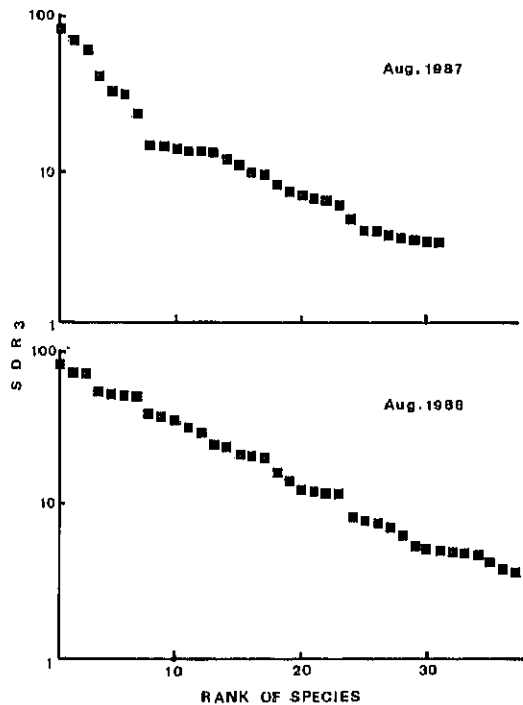


Fig. 10. Relationship between SDR_3 and rank of species in the successional stands in Tsukuba.

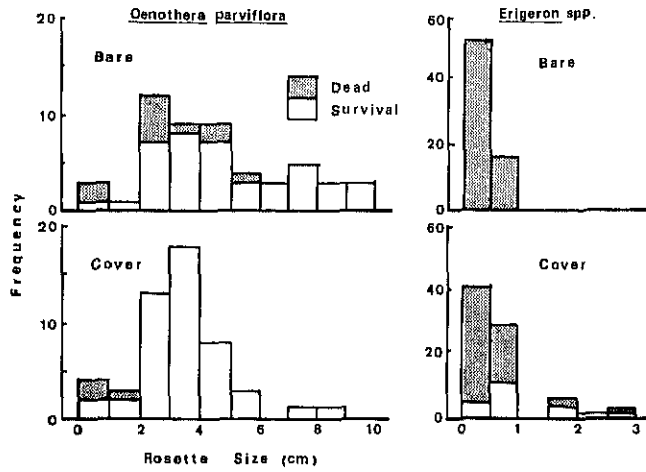


Fig. 11. The number of rosettes of *Oenothera parviflora* and *Erigeron* spp. overwintered in the stands covered by plant litter of previous season (cover stand) and removed it (bare stand).

で、ヒメムカシヨモギ属に比べ高い生存率であったが、対照区の方が生存率が高いという点で共通していた。両種ともロゼットサイズが大きいほど、またリター除去区より対照区で生存率が高い傾向がみられた。

冬季にコドラート内で、霜および霜柱が幾度も観察され、霜柱によると思われる根の露出も観察された。また、それらが対照区よりもリター除去区で数多くみられたことから、霜害が枯死のおもな原因であると考えられた。

考 察

種組成および生活型組成

N 87 区ではブタクサ、キンエノコロ→ヒメジョオン、T 87 区ではメヒシバ→アレチマツヨイグサ、ヒメムカシヨモギという優占種の交代がみられた。野辺山と筑波とで種はそれぞれ違っていたが、生活型でみると、1 年目に成立した群落(先駆群落)では休眠型が Th(s)、散布器官型は D_4 、地下器官型は根茎植物でない $R_4 \cdot R_5$ であり、2 年目の群落では Th(w)、 D_1 、 R_5 、pr であるなど生態的特性は共通する点が多い。一般的に、裸地からの二次遷移での先駆群落は Th(s) が優占し、2 年目には Th(w) が優占してくる(沼田・山井, 1955; 沼田, 1956; 沼田・鈴木, 1958; 沼田・蟲明, 1967; 倉内, 1969)。Table 7 に日本各地における二次遷移初期の優占種を示した。本実験と同様の方法で行われた菅平では、ハルタデ、シロザ、イヌビエ、アキメヒシバが先駆群落の優占種となり、2 年目にヒメムカシヨモギ、ヒメジョオン、アレチマツヨイグサが優占した。千葉ではブタクサ、アカザ、メヒシバが先駆群落をつくり、2 年目にヒメムカシヨモギ属やアレチマツヨイグサが優占してくる。今回の野辺山、筑波での結果は、優占種群からみると典型的な二次遷移の優占種およびその交代を示した。野辺山、筑波では年平均気温で 6.8°C 、生育期間で約 2 ヶ月の差があったが、優占種の交代については両調査地で大きな違いはなかった。同様の裸地化の方法

で柴田ほか (1979) 及び土田 (1970) が美ヶ原高原で行った調査では、一年生草本が出現せず多年生草本のみであった。美ヶ原の場合生育期間が4ヶ月と短く生活環を完結させるには不十分であり、亜高山では低地とは別の遷移系列を持つと考えられるであろうとしている。美ヶ原の亜高山帯の例は別として、野辺山、筑波のように冷温帯と暖温帯と異なった気候帯であっても同じ様に裸地を作れば、二次遷移初期においては Table 5 で示した地域同様、ほぼ同一の種交代をすることが確認できた。

SCHMIDT (1981) の西ドイツでの実験では1年目にシロザ、ハルタデ、2番目のステージで *Soncus* 属、ヒメムカシヨモギが優占した。

優占種の交代を生活型でみると、N区は $(Th(s) \cdot D_4 \cdot R_5 \cdot e) \rightarrow (Th(w) \cdot D_1 \cdot R_5 \cdot pr)$ 、T区は $(Th(s) \cdot D_4 \cdot R_4 \cdot t-p) \rightarrow (Th(w) \cdot D_{4,t} \cdot R_5 \cdot pr)$ となり、Table 6 に示した生活型の交代と同じことが確認できた。群落全体では、 $Th(w) \cdot H$ 、 R_{1-3} 、 D_1 の増大、 $Th(s)$ 、 R_5 、 D_4 の減少という変化を示した (Fig. 7, 8)。この変化は、沼田・山井 (1956)、菅原 (1979) が報告している耕地雑草型 ($Th \cdot D_4 \cdot R_5$) から原野型 ($H \cdot D_1 \cdot R_{1-3}$) への移行と基本的に同じであり、典型的な二次遷移の方向であった。

群 落 の 発 達

優占種群については、N区、T区でほぼ一致したが、第2群以下に多少の違いがみられた。T87区の2年目の優占種はアレチマツヨイグサであったが、その優占性は、N87区ヒメジョオンに比べるとかなり弱かった。アレチマツヨイグサが花期を迎え、 $Th(s)$ の最も繁茂する8月には先駆種にもなりうるブタクサに SDR_3 で劣り、同じ様な生活型をもつヒメムカシヨモギとほとんど同値であった。ブタクサが2年目にも高い SDR_3 を示したことについて、沼田 (1956) はブタクサの個体数のピークは2年目にあるようであると報告している。また、沼田・山井 (1958) が転土区で行った実験では、実際にブタクサが2年目の優占種になっている。T87区の場合は、本来ならばブタクサは個体数が増えても群落の発達によって相対的な地位が下がるものが、植被率が70%程にまでしかならず、1年目に生産された種子からの芽生えが十分成長する空間、環境があり相対的に高い地位になれたと考えられる。

また、群落の発達を群落の重層化の面からみると、N区とT区では違いがある。T87区は生育型が e や t で優占種となりうるような大型の種が多く、群落の草丈は2m以上にもなった。しかし、その下層の生活空間の有効利用がなされていない。N87区では、第1層のブタクサやヒメジョオンは150cm以上で、第2層に中型叢生型のコヌカグサやヌカボがあり、さらに将来優占種になることはないが安定した SDR_3 を示すヒメスイバなど、上層とすみわけ可能な多年生草本が多く、有効に空間を占めている。T87区ではシロツメクサ、オオバコ、ナワシロイチゴなどが、その役割を果たしているが、 SDR_3 の値はN87区に比べかなり高い。また、立体的構造を複雑化し生活空間のすみわけ的利用を表す生育型 p, l (沼田, 1956) をみると、N87区は10%前後で、2年目には増加している (Fig. 7)。T87区では1年目は20%近くあったのが、2年目になって逆に10%以下に減少してしまった (Fig. 8)。このことから、群落の発達に違いがあることがわかる。

さらに、 SDR_3 -順位関係から考えてみたい。植物群落に関して、個体数または優占種一順位を群落と種多様性の関連において論じ、厳しい環境下の種数の少ない群落では等比級数則的 (直線型) がなりたち、種数が多く複雑な群落になるほど対数級数則的 (L字型)、対数正規則 (S字型) に移行していくことを指摘した (沼田ほか, 1953; 延原・沼田, 1954; WHITTAKER, 1956, 1972)。今回の野辺山、筑波でみると、N87区は1年目、2年目ともにS字型であった (Fig. 9)。こ

これは種数も多く、優占種群と第2群以下のグループとの間で重層化がなされ、空間的に有効利用ができ、遷移初期であっても比較的群落が発達していたと考えられる。T 87 区では1年目がL字型、2年目が直線型となった(Fig. 10)。1年目は種数が多く、SDR₃の順位において2グループに分化していたが、2年目には連続した順位関係が成立した。生活型からみた群落の発達と同様に、N 87 区とT 87 区で差があることがわかる。T 87 区で群落の発達が遅れた原因としては、以前に表土を削られていることと、裸地化直前までの利用のされかたが影響しているものと思われる。

先駆群落から Th (w)・pr 型群落への移行

裸地化後1年目の群落は、先駆種になるための条件を備えた種が群落をつくる。その条件としては①種子重量が比較的重い休眠種子を産出する、②低温処理によって発芽が促進される、③発芽に一斉性がある(HAYASHI and NUMATA, 1967)などが挙げられる。そして一般的には、それらの種はタデ類、エノコログサ・メヒシバ類、ブタクサ、シロザ類などであり、裸地という不安定な環境に適応した種である。そして野辺山、筑波ではメヒシバ、ブタクサ、キンエノコロが先駆群落を形成した。

次に、先駆群落から2年目の群落への移行について考えてみたい。N 87 区、T 87 区ともに2年目は生活型 Th(w)・pr をもつヒメジョオン、アレチマツヨイグサが優占種となった。pr 型をもつ種は発芽して最初の生育期はロゼット葉のみで茎をつくらない個体が多い。そして、冬を越して2年目の生育期に直立する花茎を伸長させる。この生育型は、裸地化2年目に種子から成長するものよりも有利に働き、より早く空間を優占する。このように Th(w)・pr という生活型は、Th(s)との競争において2年目の春の立地で優位である。しかし、その有利さを発揮するためには、いくつかの前提条件が必要である。林(1969)はその条件に、次の3つを挙げている。①先駆群落内部に種子が埋蔵されているか、種子が多産で群落外部から散布される機会が多い。②先駆群落内の下層は暗いので、芽生えの耐陰性が強く、群落内でロゼットを形成できること。③先駆種が枯れた後もロゼットとして生育し、越冬できること。これらに成功すれば、Th(w)・pr の種は群落を形成できる。①の条件から考えてみると、ヒメジョオンの種子重量は100粒で2.5 mgで冠毛をもちD₁に属する。しかも、1 m²あたり500万粒(HAYASHI and NUMATA, 1968)も生産される。アレチマツヨイグサの種子は47.5 mg/100粒とヒメジョオンに比べると重く埋土種子として残りやすい。また、D_{4d}で風による散布も可能である。このことより、先駆群落内に外部から種子が散布されることが十分考えられる。②の耐陰性については、HAYASHI (1979) はヒメジョオンの芽生えが強い耐陰性をもつと報告している。最後に③の越冬について林(1969)は、菅平において70 cmの雪の下から両種のロゼットを採集し、生き生きとしたロゼット葉とよく発達した根をもっていることを観察している。つまり、ロゼットが雪によって守られているものと思われる。しかし、菅平ほど積雪のない野辺山や、積雪のまったくない筑波ではどうだろうか。越冬期のロゼット2種の調査の結果(Fig. 11)より、先駆種のリターがロゼットを保護してあることが示唆された。ヒメムカシヨモギ属は前年のリターを取り除いた区では越冬率が0%であるのに対し、対照区だと23.4%になり、共通しているロゼットサイズ0~1.0 cmの個体で比べても対照区の方が越冬率が高い。アレチマツヨイグサも対照区で76.5%に対し94.0%と、越冬率が高くなった。これはリター除去区で霜柱でロゼットが持ち上げられて、根が露出することが大きな原因である。リターによって放射冷却が緩和され、また、空気の流れが抑えられたためにロゼットが霜や霜柱の害から保護されていると考えられる。そして、このことは、裸地化を秋に行ったとしてもヒメジョオンなどが先駆群落を形成する可能性が低いことを示唆している。ヒメジョオンの種子には

休眠性がなく (HAYASHI, 1979; GRIME et al., 1981) 発芽条件下におかれるとすぐに発芽する。しかし、ヒメジョオンのような小さな芽生えは冬の裸地のような厳しい環境では越冬率が低くなる。それに対し秋から冬にかけて休眠する Th(s) 型の先駆種は春に裸地という条件が与えられると休眠が解除され発芽する。こうして二次遷移初期において先駆群落の存在が 2 年目の優占種の芽生えの定着に有利に作用していることがわかる。

謝 辞

本研究を進めるに当たり、筑波大学農林技術センター八ヶ岳演習林・黒田吉雄助手をはじめ演習林の皆さんには実験地の設置から毎月の調査にいたるまでたいへんお世話になった。また農林技術センター筑波苗畑・内田煌二講師、大坪輝夫助手をはじめ苗畑の皆さんには実験地の設置にたいへんお世話になった。筑波大学生物科学系・岩城英夫教授、同・鷲谷いずみ講師、腰塚昭温技官、土谷岳令技官をはじめ陸域生態研究室のゼミに参加していただいた皆さんには数々の助言、ご協力をいただいた。以上の方々に深く感謝し、心から御礼を申し上げます。

引用文献

- BARD, G. E. 1952. Secondary succession of the Piedmont of New Jersey. *Ecol. Monogr.*, 22: 195-215.
- BAZZAZ, F. A. 1968. Succession on abandoned fields in the Shawnee Hills, Southern Illinois. *Ecology*, 49: 924-936.
- . 1974. Ecophysiology of *Ambrosia artemisiifolia*: a successional dominant. *Ecology* 55: 112-119.
- BORNKAMM, R. 1987. Veränderungen der Phytomasse in den ersten zwei Jahren einer Sukzession auf unterschiedlichen Böden. *Flora*, 179: 179-192.
- CLEMENTS, F. E. 1928. Plant succession and indicators. 453pp. Hafner Publishing Co. Inc., New York.
- GRIME, J. P., C. MASON, A. V. CURTIS, J. B. RODMAN, S. R. BAND, M. A. G. MOWFORTH, A. M. NEAL and S. SHAW. 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.*, 69: 1017-1059.
- 花谷 武・児玉正道. 1973. 休耕田の雑草群落調査. *農業技術*, 28: 266-269.
- 箱山 晋・田中日吉・梶 和一・武田友四郎. 1977. 休耕田の植生遷移に関する研究. 第一報 福岡県西北部地域における休耕田の植生. *日作紀*, 46: 219-227.
- 林 一六. 1967. 菅平地方における植物遷移の研究 (1). 東京教育大学菅平高原実験所研究報告, 1: 1-18.
- . 1969. 菅平地方における植物遷移の研究 (2). *日生態会誌*, 19: 75-79.
- HAYASHI, I. 1977. Secondary succession of herbaceous communities in Japan. *Jap. J. Ecol.*, 27: 191-200.
- . 1979. Secondary succession of herbaceous communities in Japan: seed germination and shade tolerance of seedling of the dominants. *Bull. Yokohama Phytosoc. Soc. Jap.*, 16:

- 407-414.
- , 1984a. Secondary succession of herbaceous communities in Japan: quantitative features of growth form of successional dominants. *Jap. J. Ecol.*, 34 : 47-53.
- , 1984b. Secondary succession of herbaceous communities in Japan : seed production of successional dominants. *Jpn. J. Ecol.*, 34 : 375-382.
- HAYASHI, I. and M. NUMATA. 1967. Ecology of pioneer species of early stage in secondary succession I. *Bot. Mag. Tokyo*, 80 : 11-22.
- , 1968. Ecology of pioneer species of early stage in secondary succession II. *Bot. Mag. Tokyo*, 81 : 55-66.
- 笠原安夫・藤沢 浅・黒田耕作, 1978, 休耕田の雑草群落の遷移に関する生態学的研究, 農学研究, 57 : 93-126.
- KEEVER, C. 1950. Causes of succession on old fields of the Piedmont, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 20 : 230-250.
- 倉内一二, 1969, 図説植物生態学 (沼田 真編), pp. 129-188. 朝倉書店.
- 桑原義晴, 1957, 北海道南部地方の耕地・耕作放棄地にみられる雑草群落とその推移, 日生態会誌, 7 : 140-144.
- 松村正幸・西村伸郎・西条好迪, 1988, 飛騨地域の山間休耕田における植生遷移, 日生態会誌, 38 : 121-133.
- NOBLE, I. R. and R. O. SLATYER. 1980. The use of vital attributes to predict successional change in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43 : 5-21.
- 延原 肇・沼田 真, 1954, 等比級数法則の成立条件, 植物生態学会報, 3 : 180-185.
- 沼田 真, 1956, 雑草群落の発達: 第二次遷移の解析II, 日生態会誌, 6 : 62-66, 89-93.
- , 1961, 生態遷移における問題点—とくに二次遷移と遷移診断について—, 生物科学, 13 : 146-152.
- 沼田 真・浅野貞夫, 1969, 日本植物生態図鑑, 合弁類 1, 2, 築地書館.
- 沼田 真・蟲明美恵, 1967, 植物群落の形成過程に関する実験II, 二次遷移の初期段階の解析IV, 千葉大文理学部紀要, 5 : 143-157.
- 沼田 真・延原 肇・鈴木啓祐, 1953, 植物群落と等比級数法則, 植物生態会報, 3 : 89-94.
- 沼田 真・鈴木啓祐, 1958, 植物群落の形成過程に関する実験 I, 二次遷移の初期段階の解析III, 日生態会誌, 8 : 68-75.
- 沼田 真・山井 広, 1955, 雑草群落の形成過程, 第二次遷移の形成過程, 第二次遷移の初期段階の解析 I, 日生態会誌, 4 : 166-171.
- OOSTING, H. J. 1942. An ecological analysis of the plant communities of Piedmont North Carolina. *Midland Naturalist*, 28 : 1-125.
- RAYNAL, D. J. and F. A. BAZZAZ. The contrasting life-cycle strategy of three summer annuals found in abandoned fields in Illinois. *J. of Ecology* 63 : 587-596.
- 齊藤博行・笠原喜久夫・山崎當蔵, 1974, 休耕田の管理方法と雑草発生消長に関する研究, 山形県農試研究報告, 8 : 135-146.
- SCHMIDT, W. 1981. Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. 199pp. Verlag Ehrich Goltze GmbH & Co. KG, Göttingen.

- 柴田 治・内川公人・新井 澄・木下哲雄. 1979. 美ヶ原高原の草原における植物の2次遷移. 日生態会誌, 24 : 1-9.
- 菅原晴康. 1979. 熟畑化過程における雑草植生の変遷に関する研究 6. 原野から熟畑に至る過程における雑草植生の変化. 雑草研究, 23 : 79-85.
- 土田義勝. 1970. 美ヶ原高原の植物生態学的自然保護の研究 (1)長野県植物研究会誌, 3 : 26-32.
- WHITTAKER, R. H. 1956. Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147 : 250-260.
- . 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 : 213-251.

Table 5. The dominant species in the pioneer and winter annual stage in secondary succession observed in various sites of Japan.

Study sites		Pioneer stage			
Kuttian	<i>Chenopodium album</i> var. <i>centrorubrum</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Digitaria adscendens</i>	Th (s)	D ₄	R ₄	t-p
	<i>Echinochloa crus-galli</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	t-p
	<i>Setaria viridis</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	t
	<i>Polygonum spp.</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e, b
Hachirogata	<i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>caudata</i>	Th (s)	D _{1, 2}	R ₅	t
	<i>Polygonum lapathifolium</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e, b
Niigata	<i>Digitaria adscendens</i>	Th (s)	D ₄	R ₄	t-p
	<i>Cassia nomame</i>	Th (s)	D ₃	R ₅	e
	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Portulaca oleracea</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	b
	<i>Setaria viridis</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	t
Kasiwazaki	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Chenopodium album</i> var. <i>centrorubrum</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Erigeron canadensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr
Chiba	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Chenopodium album</i> var. <i>centrorubrum</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Digitaria adscendens</i>	Th (s)	D ₄	R ₄	t-p
	<i>Polygonum lapathifolium</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e, b
	<i>Setaria viridis</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	t
Sugadaira	<i>Polygonum persicaria</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Chenopodium album</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Digitaria violascens</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	t-p
	<i>Echinochloa crus-galli</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	t-p
Utsukusigahara a b	<i>Polygonum persicaria</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Elsholtzia ciliata</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Carex humilis</i> subsp. <i>lanconata</i>	H	D ₄	R ₃	t
Takayama	<i>Centipeda minima</i>	Th (s)	D ₅	R ₄	b-p
	<i>Polygonum lapathifolium</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e, b
	<i>Eleocharis acicularis</i> var. <i>longiseta</i>	HH	D _{1, 4}	R ₃	t
	<i>Erigeron canadensis</i>	Th (s)	D ₁	R ₅	pr
	<i>Trifolium pratense</i>	H	D ₄	R ₃	e, b
Toyohasi	<i>Digitaria adscendens</i>	Th (s)	D ₄	R ₄	t-p
Osaka	<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Chenopodium album</i> var. <i>centrorubrum</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e
	<i>Digitaria adscendens</i>	Th (s)	D ₄	R ₄	t-p
Tottori	<i>Setaria glauca</i>	Th (s)	D ₄	R ₄	t
	<i>Kummerovia striata</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e, b
	<i>Hydrocotyle maritima</i>	Ch	D ₄	R ₄	p
Zentsuujii	<i>Digitaria adscendens</i>	Th (s)	D ₄	R ₄	t-p
	<i>Polygonum lapathifolium</i>	Th (s)	D ₄	R ₅	e, b
Miyakonojoo	<i>Digitaria adscendens</i>	Th (s)	D ₄	R ₄	t-p

	Winter annual stage				Authors
<i>Erigeron canadensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	Kuwabara (1957)
<i>Erigeron canadensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	Hayashi (unpublished)
					Sugawara (1978a, b)
<i>Erigeron canadensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	Okada (1953)
<i>Erigeron canadensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	Numata • Suzuki (1958)
<i>E. sumatrensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	
<i>E. annuus</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	
<i>Oenothera parviflora</i>	Th (w)	D _{1, 4}	R ₅	pr	
<i>Erigeron canadensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	Hayashi (1967, 1986)
<i>E. annuus</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	
<i>Oenothera parviflora</i>	Th (w)	D _{1, 4}	R ₅	pr	
					Tsuchida (1970)
					Sibata et al. (1974)
					Matsumura et al. (1988)
<i>Erigeron sumatrensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	Kurauchi (1969)
<i>Erigeron canadensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	Hayashi (1967, unpublished)
<i>E. annuus</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	
<i>Aster subulatus</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	e	
					Yokokawa • Matsui (1962)
<i>Erigeron canadensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	Kawakami • Noda (1963, 64)
<i>E. annuus</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	
<i>Erigeron bonariensis</i>	Th (w)	D ₁	R ₅	pr	Sawada (1963)

Appendix 1. Changes of Summed Dominance Ratio (SDR) of the constituent species in the successional stand in 1988 in Nobeyama (N88).

Species		Jun. 88	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
<i>Erigeron annuus</i>	ヒメジヨオン	10	51.9	54.9	59.0	73.0	73.2
<i>Trifolium repens</i>	シロツメクサ	10	74.5	38.6	33.0	27.3	28.3
<i>Oenothera parviflora</i>	アレチマツヨイグサ	10	27.1	25.3	35.5	33.2	33.5
<i>Erigeron canadensis</i>	ヒメムカシヨモギ	6	7.7	15.1	20.6	29.4	16.3
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	ブタクサ	10	100.0	100.0	100.0	22.1	0.0
<i>Setaria glaus</i>	キンエノコロ	10	63.4	55.3	63.7	13.6	0.0
<i>Stachys riederi</i>	イヌゴマ	3	38.4	39.2	39.2	46.7	0.0
<i>Artemisia princeps</i>	ヨモギ	0	38.7	38.3	34.7	46.7	37.2
<i>Polygonum lapathibifolium</i> subsp. <i>nodosum</i>	オオイヌタデ	7	25.2	23.9	28.3	7.8	0.0
<i>Potentilla freymiana</i>	ミツバチツグリ	0	7.7	7.1	3.5	3.6	3.5
<i>Hypericum laxum</i>	コケオトギリ	0	38.4	36.6	36.3	37.4	0.0
<i>Agrostis</i> spp.	コヌカグサ属	0	0.0	26.9	12.0	46.6	38.2
<i>Commolina communis</i>	ツユクサ	5	23.7	15.5	21.0	5.8	0.0
<i>Rumex acetocella</i>	ヒメスイバ	0	0.0	14.7	14.6	14.7	15.1
<i>Phaleris arundinacea</i>	クサヨシ	0	0.0	13.4	28.1	67.0	67.5
<i>Digitaria violascens</i>	アキメヒシバ	0	7.2	7.2	4.2	0.0	0.0
<i>Polygonum sieboldii</i>	アキノウナギツカミ	0	0.0	4.4	8.8	4.7	0.0
<i>Lotus corniculatus</i> var. <i>japonicus</i>	ミヤコグサ	0	0.0	3.7	3.7	4.1	0.0
<i>Euphorbia supina</i>	コニシキソウ	0	3.5	3.5	3.5	0.0	0.0
<i>Astilbe microphylla</i>	チダケサシ	0	0.0	3.5	3.6	8.0	0.0
<i>Hypericum electum</i>	オトギリソウ	0	0.0	7.1	10.4	0.0	0.01
<i>Elsholtzia ciliata</i>	ナギナタコウジュ	0	0.0	7.0	7.1	3.6	0.0
<i>Hierochloa odorata</i> var. <i>pubesens</i>	コウボウ	0	0.0	0.0	0.0	42.0	36.2
<i>Oxalis corniculata</i>	カタバミ	0	0.0	0.0	3.5	3.6	0.0
<i>Eleocharis congesta</i>	ハリイ	0	0.0	0.0	0.0	7.6	0.0
<i>Moehringia lateriflora</i>	オオヤマフスマ	0	0.0	0.0	3.7	0.0	0.0
<i>Juncus tenuis</i>	クサイ	0	0.0	0.0	0.0	8.4	0.0
Number of species		9	15	23	25	23	9
Vegetative cover		1.0%	51.5%	72.0%	76.5%	71.0%	50.5%

Appendix 2. Changes of Summed Dominance Ratio (SDR) of the constituent species in the Successional stand in 1988 in Tsukuba (T88).

Species		Jun. 88	Jul.	Aug.	Sep.	Oct.	Nov.
<i>Gnaphalium affine</i>	ハ ハ コ グ サ	5	46.7	47.6	37.9	54.4	45.8
<i>Erigeron canadensis</i>	ヒメムカシヨモギ	10	33.6	43.8	38.6	68.2	68.2
<i>Solidago altissima</i>	セイタカアワダチソウ	6	42.7	42.5	33.1	65.9	90.3
<i>Euphorbia supina</i>	コニシキソウ	9	37.9	36.8	38.5	51.1	9.7
<i>Erigeron</i> spp. (rosette)	ヒメムカシヨモギ属 spp.	10	47.2	36.0	36.9	50.9	74.7
<i>Lysimachia japonica</i>	コ ナ ス ビ	7	39.1	34.2	35.2	47.7	42.1
<i>Oxalis corniculata</i>	カ タ バ ミ	5	33.4	31.8	26.2	48.3	35.1
<i>Oenothera parviflora</i>	アレチマツヨイグサ	3	28.5	26.7	30.7	33.7	27.4
<i>Erigeron philadelphicus</i>	ハルジョオン	1	23.3	14.6	14.0	17.5	22.3
<i>Digitaria adscendens</i>	メ ヒ シ バ	10	100.0	100.0	100.0	100.0	0.0
<i>Hypericum laxum</i>	コケオトギリ	0	4.0	20.6	10.9	9.5	12.6
<i>Kummerovia striata</i>	ヤハズソウ	4	10.0	19.8	18.4	42.6	0.0
<i>Youngia japonica</i>	オニタビラコ	0	11.4	13.0	17.2	3.7	5.8
<i>Artemisia princeps</i>	ヨ モ ギ	0	14.0	13.0	16.2	28.2	22.3
<i>Ixeris stolonifera</i>	イワニガナ	0	3.8	7.5	3.8	3.8	9.2
<i>Hydrocotyle ramiflora</i>	オオチドメ	0	7.6	7.2	7.3	10.8	11.2
<i>Artemisia japonica</i>	オトコヨモギ	0	4.0	3.9	3.6	3.9	9.3
<i>Calystegia hederacea</i>	コヒルガオ	2	32.5	28.2	22.6	0.0	0.0
<i>Setaria faberi</i>	アキノエノコログサ	10	20.8	17.7	16.8	0.0	0.0
<i>Phyllanthus uss</i>	ヒメミカンソウ	0	8.9	8.0	7.3	3.7	0.0
<i>Acalypha australis</i>	エノキグサ	1	18.0	7.4	17.0	9.3	0.0
<i>Lespedeza cuneata</i>	メドハギ	0	9.6	4.6	12.9	12.5	0.0
<i>Digitaria violascens</i>	アキメヒシバ			47.8	61.0	82.0	0.0
<i>Soellaria filicaulis</i>	イトハコベ	0	4.2	8.3	11.4	0.0	0.0
<i>Setaria glauca</i>	キンエノコロ		4.0	3.9	4.8	0.0	0.0
<i>Potentilla freyniana</i>	ミツバチツグ	0	4.2	3.9	3.5	0.0	0.0
<i>Sonchus olemahjzn</i>	ノグサ	0	4.9	10.5	0.0	0.0	0.0
<i>Polygenum lapathifolium</i> subsp. <i>nodosum</i>	オオイヌタデ	0	12.9	7.5	0.0	0.0	0.0
<i>Elytisetum arvense</i>	スギナ	0	0.0	5.1	0.0	0.0	4.0
<i>Cyperus microiria</i>	カヤツリグサ	0	0.0	4.9	4.2	0.0	0.0
<i>Bothriospermum tenellum</i>	ハナイバナ	0	5.6	4.6	0.0	0.0	0.0
<i>Juncus tenuis</i>	クサイ	0	0.0	3.9	3.7	0.0	0.0
<i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	1	8.3	3.8	0.0	0.0	0.0
<i>Mitrasacme pygmaca</i>	アイナエ	0	0.0	3.4	3.7	10.0	0.0
<i>Echinochloa Crus-galli</i>	イヌビエ	0	0.0	0.0	4.4	0.0	0.0
<i>Bides frondosa</i>	アメリカセンダングサ	0	0.0	0.0	3.5	0.0	0.0
<i>Paspalum Thunbergii</i>	スズメノヒエ	0	0.0	0.0	0.0	0.0	18.9
<i>Hemarthria sibirica</i>	コバノウシノシツペイ	0	0.0	0.0	0.0	0.0	11.5
Number of species		18	29	34	31	22	18
Vegetative cover		<1%	55.0%	70.5%	81.8%	55.5%	28.0%