

菅平地方における植物遷移の研究 (1)*

林 一 六

Ichiroku HAYASHI : Studies on the plant succession in Sugadaira, central Japan(1)

わが国の植物遷移に関する研究は、東北地方の森林に関して吉岡(1952, 1953, 1954, 1956) 関東・中部地方については、とくにその初期群落について沼田 (1955, 1956, 1957, 1961), 森林の遷移過程の解析について野本 (1956) がある。さらに四国地方の森林については、堀川 (1957) らの研究があげられる。とくに最近では手塚(1961), 田川 (1964, 1965) によって大島や桜島の溶岩流の上の遷移が総合的に研究されている。一方、本州中部山岳地帯における植物遷移については、まだ報告は少ない。本報では長野県菅平地方を中心とした中部山岳地帯の植物遷移について観察調査した結果を報告したい。

調査地の記載

調査地域菅平は、北緯36°31′, 東経138°21′, 海拔1,300m付近を指し、調査対象のハルタテ群落・ヒメジョオン群落・ススキ群落・アカマツ若令林群落は菅平の東北部に位置する根子

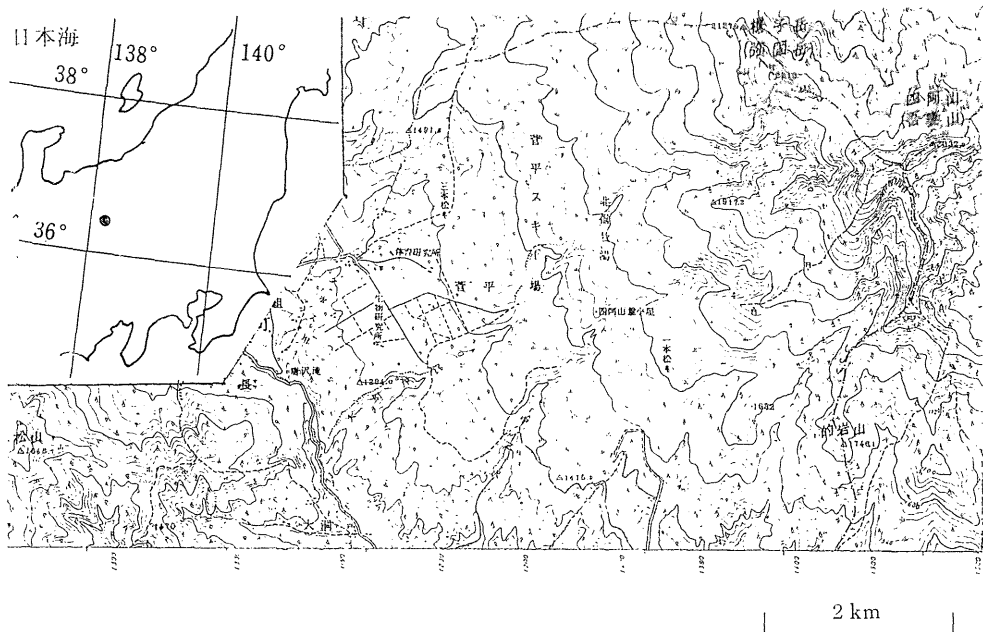


図1 調査地菅平の位置 (●) と菅平付近

岳と四阿山のすそ野に成立している。

土壌は、それら火山の噴火の際の火山灰で強い酸性 (pH4.2~4.7) を示す。さらに、今回調査した中部山岳地帯の極相林とみなされるブナ林は、上記の調査地点から西南約3kmの所にあり、北東に向けた傾斜角30°前後の急な斜面の上に成立している。

表1 菅平地方の気温と降水量 1962—1964年の平均

月	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	総計
平均気温 (°C)	-6.3	-5.0	2.7	5.6	11.6	14.8	19.1	20.1	14.1	8.0	1.0	-1.9	
降水量 (mm)	66	50	64	63	136	176	202	57	132	74	65	64	1149

草本群落を調査した菅平の十の原付近の平均気温と雨量は表1に掲げた。なおこの地方の気候、小気候を調査した吉野(1957)、関口(1964)によれば、植物の生活に大きな影響を及ぼすと思われる気候の特色としては、気温の月平均は札幌付近と毎月ほとんど等しい。

日較差は年平均約10.6°Cでかなり大きく、温帯山地らしい気候を示している。降水量は年総量1149mm(1962—1964年の平均)でわが国では比較的乾燥している。また、霧の出現頻度の高いことも特徴とされている。以上簡単にふれた環境要因と植物との間についての研究は今後の一つの大きな課題であるが、ここでは主として菅平地方に成立した植物群落の種類組成について検討し、遷移についての考察を加えた。

調査方法

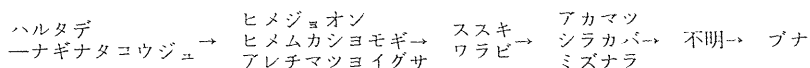
調査地菅平付近は、かつて放牧され、その後放置したあとの草原と、高原野菜を栽培している耕地、およびカラマツの造林地、その他若干のアカマツ・ミズナラなどの二次林がその植生を代表している。この地域で植物遷移を考察するにあたっては、放牧のあとと放置された草原を中心にその草原や森林が二次遷移の出発点に戻されたとき、まずいかなる群落が発生し、それが草原にまで発達するか、またその結果成立した草原がいかなる群落に変ぼうを遂げていくかを念頭に観察調査するのがよい。筆者は、そのような視点から菅平付近を観察調査しこの地方における二次遷移について考察を加えた。調査は当該の群落について、ブナ林を除いてはそれぞれ6×15mの面積に2m間隔に1m²のワク10個を規則抽出し、そのワク内の各種について最高のものの高さと被度を測定した。

ブナ林では5×5mの方形ワクを5個とりその中のブナについて胸高直径(DBH)10cm以上をグラフにプロットし植生調査を行なった。さらに20×30mのワク5個のワク内のブナについて全本DBHを測定した。その後すべての群落について積算優占度(SDR)を計算し、のちに考察の資料とした。なおそれぞれの群落で特に調査したことについては、のちにその群落の説明をする際に述べる。

調査した群落は、ハルタデーナギナタコウジュ・ヒメジョオン・ヒメムカシヨモギ・スキ・アカマツ若令林と、より生長したアカマツ林である。調査はおもに1965年9月から10月にかけて行なわれた。

調査結果

前述の方法で各群落を調査した結果、この地方における二次遷移の1例として次のような遷移を仮定した。



上のような仮定にもとづいて生活型組成の変化、沼田の遷移度 (DS) などを計算すると

表2 菅平地方の各遷移段階における生活型組成(%)と遷移度

	ハルタデ (先駆群落)	ヒメジョオン ヒメムカシヨモギ 群落	ススキ群落		アカマツ 若令群落
			6.24	9.22	
Th	65.5	18.1	3.4	3.7	—
s	21.5	49.4	7.6	10.6	8.0
w	5.7	24.3	43.9	43.3	37.6
H	—	5.5	12.9	16.5	15.0
Ch	6.3	2.6	26.3	22.8	20.4
G	—	—	3.6	0.6	2.0
N	—	—	2.6	3.9	16.9
MM	—	—	—	—	—
種数	16	17	33	46	29
Σ (I×d)	1,031.5	2,167.5	10,823.9	12,190.8	16,711.0
遷移度(DS)	64.4	127.5	327.9	265.0	576.2

表2のごとくなり、仮定した順序に従ってDSが増すのがわかる。以下それぞれの群落を記載するとともに、なぜそのような順序で遷移するかについて考察を加えたい。

1) ハルタデ-ナギナタコウジュ群落

この地方の先駆群落がハルタデを優占種にすることについて

は、耕地放棄あとや攪乱された立地などに常に圧倒的なハルタデの優占が観察されるということにもよるが次のことの考察からも明らかである。すなわちわれわれは関東地方低地において先駆種の条件を検討した際(林・沼田1967)先駆種は少なくとも次の三つの性質をもった生活型を有していることが必要なことを述べた。まず第1に種子の重量がその立地の他の種子の重量に比して重いこと、第2に冬期の低温が、生育期において主として低温領域の発芽を促進するか、少なくとも発芽抑制の作用をしないこと、最後に種子集団の発芽が一斉であることであった。その点に注意してみると、ススキ群落以前の群落の構成種で上の条件によく合う種としてはハルタデがまず考えられる(表3, 表4)。

表3 二次遷移初期に出現する種の種子100粒の重量

種名	種子重量 (mg)
<i>Polygonum Persicaria</i> ハルタデ	143
<i>Elsholtzia Ciliata</i> ナギナタコウジュ	22
<i>Rumex Acetosella</i> ヒメスイバ	63
<i>Erigeron annuus</i> ヒメジョオン	3
<i>E. canadensis</i> ヒメムカシヨモギ	5
<i>Oenothera muricata</i> アレチマツヨイグサ	44
<i>Chenopodium album</i> シロザ	47

表4 ハルタデの種子を5°Cで冷湿処理した場合と無処理の場合の発芽率(%)の比較、冷湿処理が発芽率を高めることを示す。

発芽時の温度(°C)	冷湿処理		無処理					
	25°	30°	25°	30°				
処理日数	光	暗	光	暗	光	暗	光	暗
0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	4	10	17	9	0	0	0	0
30	39	11	77	31	0	0	0	0

かくして、この地方における先駆群落の一つをハルタデであるとしたが、実はこれはその立地を裸地的な出発点に戻す時期が秋から春の場合であることに注意すべきである。出発点に戻す時期が夏であった場合どうなるか、また関東低地で先駆種となるブタクサやエノコログサなどがなぜ優占しないのであるかということは今後の課題である。

このハルタデ群落を詳しく見るならば(表5)、ハルタデの圧倒的優占とナギナタコウジュ・アカザが多いことは明らかであるが、すでにその群落内にヒメジョオン・ヒメムカシヨ

表5 菅平地方における先駆群落の一つであるイスタデ群落の種類組成と積算優占度(SDR)

種名	SDR 3
<i>Polygonum Persicaria</i> ハルタデ	100.0
<i>Elythia ciliata</i> ナギナタコウジュ	79.7
<i>Chenopodium album</i> シロザ	60.2
<i>Erigeron annuus</i> ヒメジョオン	37.7
Gramineae sp. イネ科一種	36.3
<i>Erigeron canadensis</i> ヒメムカシヨモギ	35.6
<i>Stellaria media</i> ハコベ	30.3
<i>Artemisia vulgaris</i> ヨモギ	28.2
var. <i>indica</i>	
<i>Oenothera muricata</i> アレチマツヨイグサ	27.6
<i>Commelina communis</i> ツユクサ	18.3
<i>Poa annua</i> スズメノカタビラ	3.6
<i>Achillea sibirica</i> ノコギリソウ	3.6
<i>Panicum Crus-galli</i> ヒエ	3.6
var. <i>frumentaceum</i>	
<i>Stellaria</i> sp. ナズナ属一種	3.5
<i>Potentilla Freyniana</i> ミツバツチグリ	3.5
<i>Digitaria violascens</i> アキメヒシバ	3.5

な照度は小さいが、湿乾の差が比較的小さく、土砂の移動の少ないような環境条件のもとでのみ生育できるであろうと予想した。そして1粒が約0.03mgという微細な種子をもつ植物が、その数10倍もの重さの種子をもつ種を駆逐して優占するようになるのは、それがロゼットを形成し越年するという生活様式を獲得してきたからに他ならない。それらの種は、その生活様式によって大気候が生存をゆるす所では至る所に散布し広がっている。

菅平地方も二次遷移の先駆種群の次の段階ではこれらヒメジョオン・ヤナギバヒメジョオン・ヒメムカシヨモギ・アレチマツヨイグサなどの優占する群落となる。このことは、われ

モギおよびアレチマツヨイグサのロゼットが生育していることがわかるであろう。なおこの地方の耕地に生育するアキメヒシバの存在も注目すべきである。

2) ヒメジョオン-ヒメムカシヨモギ群落

二次遷移の初期群落を考察するにあたって先駆種である一年生草本のあとには越年生草本群落が成立することはすでに一般に知られている。そしてさらに越年生草本のうちでも広散布性の微細な種子と冠毛をもち、すでに成立している群落の内に散布され、その中で発芽生長することができなければならない。

さきに種子重量、発芽のタイプを検討した際に、それらの種子は散布力は大きいが微細であるため、成立している群落内というよう

表6 ヒメジョオン-ヒメムカシヨモギ群落の種類組成と積算優占度(SDR)

種名	SDR 3
<i>Erigeron canadensis</i>	100.0
<i>E. annuus</i>	88.9
<i>Dactylis glomerata</i>	58.1
<i>Rumex Acetosella</i>	48.6
<i>Erigeron</i> sp. (rosette)	40.3
<i>Elythia ciliata</i>	31.8
<i>Trifolium repens</i>	27.2
<i>Agropyron Kamoji</i>	16.4
<i>Artemisia vulgaris</i> var. <i>indica</i>	13.0
<i>Oenothera muricata</i>	12.8
<i>Phleum pratense</i>	12.6
<i>Setaria viridis</i>	10.5
<i>Cerastium caespitosum</i> var. <i>ianthes</i>	10.4
<i>Digitaria violascens</i>	8.3
Gramineae sp.	7.3
<i>Polygonum Persicaria</i>	4.1
<i>Commelina communis</i>	3.6
<i>Mochringia lateriflora</i>	3.4
種類数	17

われが先にハルタデ群落を検討する際にヒメムカシヨモギ・ヒメジョオン・アレチマツヨイグサのロゼットを見てきたことから明らかで、菅平地方の二次遷移はハルタデ群落の次はヒメジョオン・ヒメムカシヨモギまたはアレチマツヨイグサの群落であることは疑いない。これらの群落のうちヒメジョオンとヒメムカシヨモギの優占している群落の種類組成を表6に示した。この群落では内部にすでにヒメジョオンやヒメムカシヨモギのロゼットを生育させている。カモガヤ・シロツメクサ・オオアワガエリが多いのはこの立地にかつて牧草がまかれたことがあるという立地の履歴によるところが大きいと思われる。ここではすでにハルタデ・ナギナタクウジュは量的に少なく、ヒメスイバ・ヨモギなどが多い。

次に今回の調査では上記の群落の構成種としてまだ登場していないが、耕地・カラマツ造林地とならんでこの地域の植生を代表する草原の主要種であるススキがやがてこれらの種にとって代って優占するであろう。

それと共に群落の構成種も変わるであろうが次にこの地方のもっとも一般的な草原を選んでその種類組成と現存量について検討する。

3) ススキ群落

さきに見たヒメジョオン・ヒメムカシヨモギ群落の立地は数年後にはススキ草原に遷移するであろうが、成立している群落へのススキの侵入と定着拡大の詳細は明らかではない。それは今後の課題である。しかし成立した草原は独特の種類組成をなしている。表7にこの地方の典型的な草原の種類組成を掲げる。

表からも明らかのように、ススキ・ワラビ・シバを優占種群とし種類数も多い。したがってこれは沼田(1965)のいういわゆる mixed-type の草原であって、ススキと共にシバ・トダシバなどを混じている。種類としては、ススキ・シバ・トダシバのほかにワラビ・マツムシソウ・ヨモギ・オトコヨモギ・チドメグサ・オカトラノオ・ミツバツチグリ・ワレモコウ・ハギなど北海道から九州までの草原の構成種で常在度の高いものをすべて含んでいることは注目してよい。またアカマツ・カラマツの実生の存在も見落すことはできない。このような mixed-type の草原では、ススキ草原に放牧とか採草などの圧力が加わるとシバ草原に退行遷移することが予想されるが、事実菅平では、採草、放牧した立地ではほとんどシバ草原に変化している。それではこれらの種類組成をもった群落ではどのくらいの物質生産を行なうであろうか。次に菅平の気候と土壌のもとに成立しているこの草原の生産量について測定した。

東京教育大学菅平高原生物実験所の構内に15×30mの地域をもうけ50に区切りランダムサンプリングで1 m² 5箇のワクを抽出し6, 7, 8, 9月にその地上部現存量を測定した。また6月と8月には地下部現存量を測定した。その結果を生重量および乾重量で表8に示した。乾重と生重の比を求めるために数種の植物を105°Cの乾燥器に入れ24時間ののちデシケーター入れた。その結果乾重量への換算はススキ・シバ・他の広葉草本についてそれぞれ6~7月には生重の33%, 43%, 23%, 8~9月にはススキは35.5%。他は同じとして計算した。この結果を他の地方のススキ草原と比較するとかなり小さい(Midorikawa 1964)。しかし、この草原のうちでも、地形のくぼんだ所や低くなっていて水の流れ込む所などではススキの生育はよく、部分的に存在する。そういう立地から得たわれわれのデータは1 m²あたり1965年9月21日で7種497g, 10種648g(乾重)である。他の地方のデータと比べて少なくはない。しかしそういう立地はかなり特殊であり、菅平地方の草原といえは前者によって代表されるとするのがよい。さてこのような草原の生産力の低さはいかなる要因によ

表7 菅平地方の代表的なススキ群落の種類組成と積算優占度(SDR)

種	名	SDR 3
<i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ	100.0
<i>Zoysia japonica</i>	シバ	61.1
<i>Artemisia japonica</i>	オトコヨモギ	37.6
<i>Arundinella hirta</i>	トダシバ	37.0
<i>Hypericum erectum</i>	オトギリソウ	35.9
<i>Pteridium aquilinum</i>	ワラビ	35.5
<i>Scabiosa japonica</i>	マツムシソウ	34.8
<i>Hydrocotyle sibthorpioides</i>	チドメグサ	34.8
<i>Potentilla fragarioides</i>	キジムシロ	31.8
<i>Lysimachia clethroides</i>	オカトラノオ	31.5
<i>Lactuca dentata</i>	ニガナ	29.0
<i>Pinus densiflora</i>	アカマツ	26.5
<i>Viola mandshurica</i>	スミレ	26.3
<i>Galium verum</i> var. <i>asiaticum</i>	カワラマツバ	35.5
<i>Sanguisorba officinalis</i>	ワレモコウ	25.3
<i>Erigeron</i> sp. (rosette)	ヒメジョオン属一種(ロゼット)	25.2
<i>Euphrasia Maximowiczii</i>	タチコゴメグサ	24.5
<i>Vinca major</i>	ツルニチニチソウ	22.9
<i>Lotus corniculatus</i> var. <i>japonicus</i>	ミヤコグサ	20.6
<i>Cirsium Tanakae</i>	ノハラアザミ	19.6
<i>Artemisia vulgaris</i> var. <i>indica</i>	ヨモギ	19.6
<i>Rubus parvifolius</i>	ナワシロイチゴ	19.0
<i>Scabiosa japonica</i> (rosette)	マツムシソウ(ロゼット)	18.0
<i>Botrychium ternatum</i>	フユノハナワラビ	14.5
<i>Potentilla Fryniana</i>	ミツバツチグリ	14.4
<i>Adenophora triphylla</i> var. <i>japonica</i>	ツリガネニンジン	14.4
<i>Seseli Libanotis</i> var. <i>daucifolia</i>	イブキボウフウ	11.7
<i>Larix leptolepis</i>	カラマツ	11.6
<i>Oenothera muricata</i>	アレチマツヨイグサ	11.2
<i>Veronica Onoei</i>	ゲンバイヅル	10.9
<i>Aster Yomena</i>	ヨメナ	9.3
<i>Polygonum cuspidatum</i>	イタドリ	9.0
<i>Halenia corniculata</i>	ハナイカリ	8.7
<i>Solidago Virga-aurea</i> subsp. <i>asiatica</i>	アキノキリンソウ	7.5
<i>Lysimachia japonica</i>	コナスビ	7.3
<i>Lespedeza bicolor</i> var. <i>japonica</i>	ヤマハギ	5.3
<i>Spiranthes sinensis</i>	モジズリ	4.5
<i>Cirsium</i> sp.	アザミ属一種	7.4
<i>Erigeron canadensis</i>	ヒメムカシヨモギ	4.2
<i>Gentiana scabra</i> var. <i>Buergeri</i>	リンドウ	4.2
<i>Cynanchum paniculatum</i>	スズサイコ	4.2
<i>Pieris hieracioides</i> var. <i>japonica</i>	コウゾリナ	3.8
<i>Rumex Acetosella</i>	ヒメスイバ	3.6
<i>Gentiana Zollingeri</i>	フデリンドウ	3.6
種	類	数
		43

表8 菅平地方のススキ草原における各種についての現存量の変化

種名	調査時	地上部現存量 g・生重/m ²			
		6月22日	7月22日	8月25日	9月25日
<i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ	133.2	321.1	380.5	325.2
<i>Zoysia japonica</i>	シバ	26.2	36.3	13.0	14.0
<i>Pteridium aquilinum</i>	ワラビ	19.4	30.7	88.9	0.2
<i>Scabiosa japonica</i>	マツムシソウ	10.8	71.8	55.0	12.2
<i>Lactuca dentata</i>	ニガナ	9.8	2.3	2.2	—
<i>Pinus densiflora</i>	アカマツ	6.0	0.4	0.6	0.8
<i>Lysimachia clethroides</i>	オカトラノオ	3.2	7.3	32.0	4.4
<i>Polygonum cuspidatum</i>	イタドリ	2.0	22.6	22.6	—
<i>Artemisia japonica</i>	オトコヨモギ	1.2	8.8	12.3	6.6
<i>Potentilla Freyniana</i>	ミツバツチグリ	1.2	0.5	5.6	1.6
<i>Hydrocotyle sibthorpioides</i>	チドメグサ	9.2	1.6	5.8	6.0
<i>Lespedeza bicolor</i> var. <i>japonica</i>	ヤマハギ	—	24.0	16.1	—
<i>Artemisia vulgaris</i> var. <i>indica</i>	ヨモギ	—	10.5	4.5	0.2
<i>Cirsium Tanakae</i>	ノハラアザミ	—	9.2	9.0	7.2
<i>Carex caryophylllea</i> var. <i>nervata</i>	シバスゲ	—	—	5.6	1.5
<i>Ecchilopus cotulifer</i>	アブラススキ	—	—	10.8	—
<i>Arundinella hirta</i>	トダシバ	—	—	9.8	6.4
<i>Aster ageratoides</i> var. <i>ovatus</i>	ノコンギク	—	—	—	5.0
その他 (other herbs)		7.8	57.1	27.0	15.2
総計		230.0	604.2	701.3	406.5
種類数		19	28	33	31
地上部総乾重 (g・乾重/m ²)	(95%信頼限界)	71±9	185±40	209±50	209±29
地下部総乾重 (g・乾重/m ²)	(")	847±197	—	908±439	—
リター (g・生重/m ²)	(")	522±108	700±33	346±79	471±69

るのであろうか。これは今後環境条件の精密な測定によって明らかになると思われるが、さきに指摘したように、菅平地方が年間総降水量1149mmで比較的乾燥していることによると思われる。それはさきに示したm²あたり 497 g, 649 g の現存量をもつ立地がいずれも傾斜地の下方にある平地で、雨水などの流れ込む場所であることから予想される。以上のことから、菅平地方の火山灰土壌の上に成立している草原群落は草原を構成する典型的な種類組成と高い種類密度、比較的低い物質生産によって特徴づけられているとよい。このような草原では陽樹の木本の侵入が容易で草原から木本期への遷移はかなり短期間に行なわれるであろう。しかしシバ草原に退行遷移をさせている要因を除いた場合の進行的遷移については不明である。それでは上に述べたようなススキ群落が遷移に従ってどのような群落に変わっていくのであろうか。菅平付近の草原を調査するとその中にアカマツやカラマツの実生を高い頻度で見いだすことができる。またススキ群落の中に生育しつつあるアカマツおよびそれにシラカンバを混えた若令林を見ることができる。菅平地方ではススキ草原はやがてアカマツ林またはアカマツ・シラカンバ混交林に遷移していくとよい。したがって以下では樹令5年のアカマツを中心とする群落についてやや詳しく検討する。



図2 調査地点の一つアカマツ若令林 (I)

表9 アカマツ若令林 (I) における種類組成と積算優占度 (SDR)

種	名	SDR %
<i>Pinus densiflora</i>	アカマツ	100.0
<i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ	77.8
<i>Pteridium aquilinum</i>	ワラビ	66.7
<i>Carex caryophylla</i> var. <i>nervata</i>	シバスゲ	38.2
<i>Zoysia japonica</i>	シバ	36.2
<i>Potentilla fragarioides</i> var. <i>major</i>	キジムシロ	34.3
<i>Hydrocotyle sibthorpioides</i>	チドメグサ	33.7
<i>Veronica Onoei</i>	グンバイヅル	28.3
<i>Scabiosa japonica</i>	マツムシソウ	27.7
<i>Erigeron</i> sp. (rosette)	ヒメジョオン属一種(ロゼット)	21.8
<i>Viola mandshurica</i>	スマイレ	21.4
<i>Botrychium ternatum</i>	フユノハナワラビ	21.1
<i>Potentilla Freyniana</i>	ミツバツチグリ	19.3
<i>Lactuca dentata</i>	ニガナ	14.8
<i>Gnaphalium multiceps</i>	ハハコグサ	13.9
<i>Arundinella hirta</i>	トダシバ	13.8
<i>Sanguisorba officinalis</i>	ワレモコウ	12.8
<i>Hypericum erectum</i>	オトギリソウ	11.0
<i>Solidago Virga-aurea</i> subsp. <i>asiatica</i>	アキノキリンソウ	10.9
<i>Betula platyphylla</i> var. <i>japonica</i>	シラカンバ	8.4
<i>Rubus microphyllus</i>	ニガイチゴ	11.8
<i>Cirsium Tanakae</i>	ノハラアザミ	7.5
<i>Polygonum cuspidatum</i>	イタドリ	3.7
<i>Moehringia lateriflora</i>	オオヤマフスマ	3.7
<i>Galium verum</i> var. <i>asiaticum</i>	カワラマツバ	3.5
<i>Larix leptolepis</i>	カラマツ	3.5
<i>Seseli Libanotis</i> var. <i>davcifolia</i>	イブキボウフウ	3.5
<i>Lactuca denticulata</i>	ヤクシソウ	3.5
Caryophyllaceae sp.	ナデシコ科一種	3.5
種	類	数
		29

表10 アカマツ若令林(Ⅱ)における種類組成と積算優占度(SDR)

種	名	SDR ₂
<i>Miscanthus sinensis</i>	ススキ	60.0
<i>Pteridium aquilinum</i>	ワラビ	58.6
<i>Thymus serpyllum</i> subsp. <i>quinquecostatus</i>	イブキジャコウソウ	52.7
<i>Lysimachia japonica</i>	コナスビ	51.1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	ワレモコウ	33.0
<i>Inula salicina</i> var. <i>asiatica</i>	カセンソウ	32.2
<i>Lespedeza bicolor</i> var. <i>japonica</i>	ヤマハギ	31.1
<i>Oenothera muricata</i>	アレチマツヨイグサ	29.3
<i>Aster ageratoides</i> var. <i>ovatus</i>	ノコンギク	28.0
<i>Celastrus stephanotiiifolius</i>	オオツルウメドモキ	26.6
<i>Gnaphalium multiceps</i>	ハハコグサ	26.6
<i>Lactuca dentata</i>	ニガナ	21.1
<i>Iris Nertschinskia</i>	アヤメ	21.1
<i>Artemisia japonica</i>	オトコヨモギ	19.7
<i>Lysimachia clethroides</i>	オカトラノオ	19.7
<i>Gentiana scabra</i> var. <i>Bergeri</i>	リンドウ	19.7
<i>Symurus pungens</i>	オヤマボクチ	18.2
<i>Prunella vulgaris</i>	ウツボグサ	17.8
<i>Parnassia palustris</i>	ウメバチソウ	16.1
<i>Polygonatum officinale</i>	アマドコロ	15.8
<i>Halenia corniculata</i>	ハナイカリ	15.5
<i>Seseli Libanotis</i> var. <i>daucifolia</i>	イブキボウフウ	15.5
<i>Potentilla fragarioides</i> var. <i>major</i>	キジムシロ	15.5
<i>Rosa multiflora</i>	ノイバラ	14.1
<i>Achillea sibirica</i>	ノコギリソウ	12.8
<i>Convallaria majalis</i> var. <i>Keiskei</i>	スズラン	12.8
<i>Veronica Onoei</i>	グンバイヅル	12.8
<i>Scabiosa japonica</i>	マツムシソウ	12.7
<i>Erigeron</i> sp. (rosette)	ヒメジョオン属一種(ロゼット)	12.7
<i>Botrychium ternatum</i>	フユノハナワラビ	12.2
<i>Hydrocotyle sibthorpioides</i>	チドメグサ	11.9
<i>Viola mandshurica</i>	スマレ	11.3
<i>Cirsium</i> sp.	アザミ一種	11.3
<i>Carex caryophylla</i> var. <i>nervata</i>	シバスゲ	10.5
種 類 数	34	

4) アカマツ若令群落

調査したアカマツ若令林は2地点で、一方(図2)は樹令5年を中心とする群落で他方は樹令10—11年を中心とする群落である。双方の種類組成を表9、表10に示した。ここでは前者をアカマツ若令林(Ⅰ)とし後者を(Ⅱ)とする。遷移は(Ⅰ)から(Ⅱ)に進むことはない。 (Ⅰ)の立地は6~7年前にかなり生長したアカマツが草原の中に生育していて、そのアカマツを伐採したのちにその草原からアカマツ林が発達したものである。この地点へのアカマツ種子の供給は東・南・北のそれぞれの方向50~100mのところの生育しているアカマツ林による。群落(Ⅰ)の調査は図2に示した地点20×20mの面積内に1m²のワク10個を規則抽出し、その中の全種について最高のものの草たけと被度を測定した。

その結果にもとづいて積算優占度を求めた。さらにアカマツについては、その地点に5×5mのワク4個を設置して個体の分散の状態をグラフにプロットした。さてこの群落の種類

組成にたち入ってみるとアカマツ若令樹を除いてはほとんど前に見た草原と変わりなく前記のススキ草原の中にアカマツが侵入してきたのであることが了解されるであろう。また構成種の中にニガイチゴなどがはいつていることが注目される。さらにこの群落が5~6年たったとき種類組成はどうなるであろうか。アカマツ若令林(Ⅱ)の組成表によると組成の質的構成は(Ⅰ)の場合とほとんど変化はないが量的にはたとえば草本の被度などはいちじるしく減少している。イブキジャコウソウ・コナスビなどが増しオオツルウメモドキなどが生育していることは興味深い。

なお(Ⅱ)の調査は群落内に5×5mのワクを1個おき、その中のアカマツの樹令と胸高直径を測り、草本は各種の最高のもの草たけと被度を測った。さてこのようなアカマツ若令群落は遷移からみると木本期最初の群落である。それでは草原へのアカマツ侵入の際の個体群の動きはどうであろうか。前記のごとくアカマツ若令群落に5×5mのワクを4個おき、その中をそれぞれ1m²のワクに区切りアカマツの分散を検討した。分散図の1部を図3に

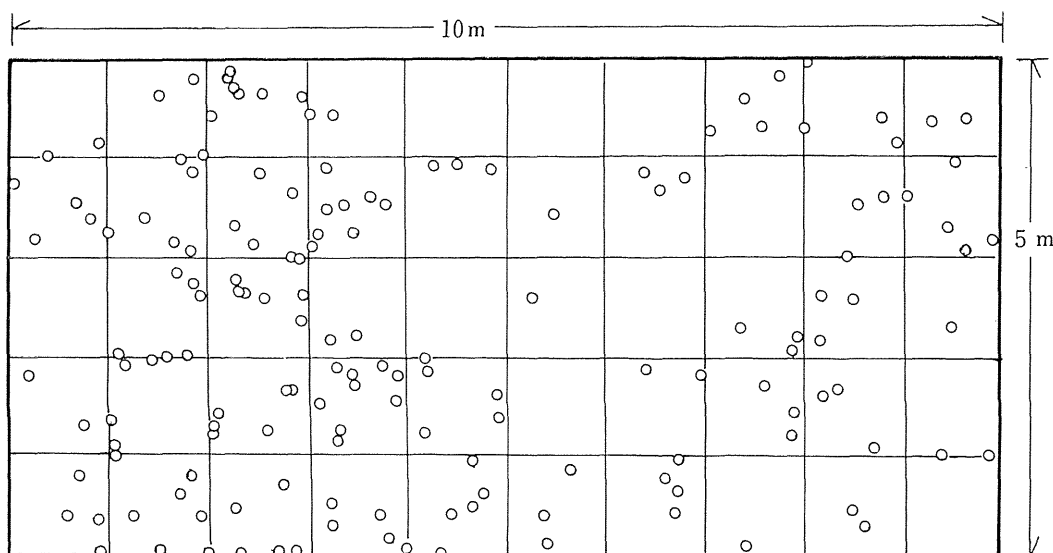


図3 5m×10mのワク内におけるアカマツ幼樹の分散図

示し、そのワク面積についての個体均質度係数(CH), I_{δ} 指数などを表11に示した。表に示されている値によるとこの群落は集中的な分布を示しているようにみえる。森下の I_{δ} 指数—ワク面積について検討してみると図4のようになる。

表11 アカマツ若令林におけるアカマツの密度(D), 標準偏差(S), 均質度係数(CH), A/F比(A/F), I_{δ} 指数 (I_{δ})

D	S	CH	CH/ η^*	A/F	I_{δ}
3.07	2.32	0.24	1.57	0.43	1.37

* η は理論均質度係数

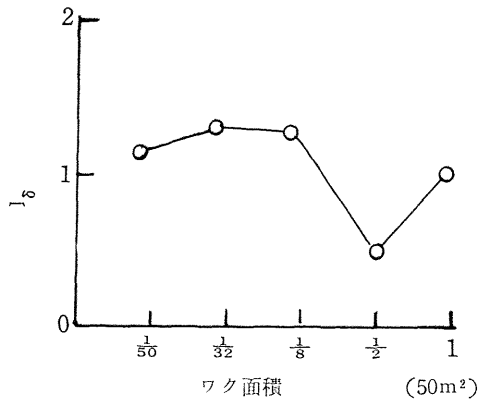


図4 アカマツ若令林(1)における I_g-ワク面積関係

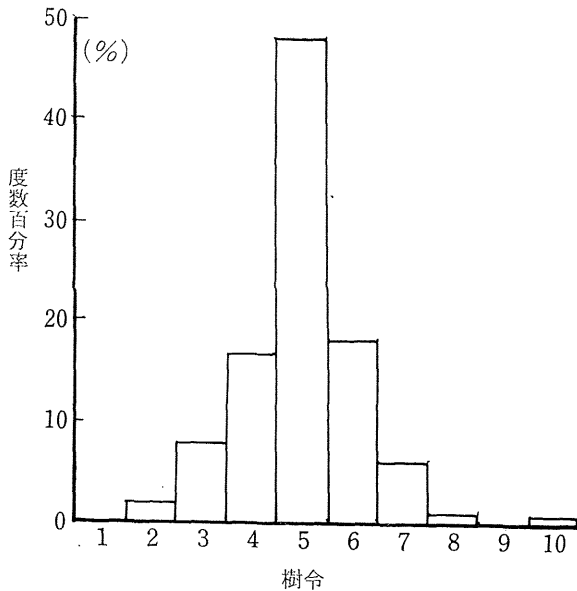


図5 アカマツ若令林(1)の樹令組成ヒストグラム

平面的にこのような分布を示すアカマツ群落の個体群の樹高樹令などの構成はどうなっているであろうか。樹令構成を図5に示す。樹令5年の個体が全体の50%を占め、4, 5, 6年のほぼ同令個体群によって群落構成されていることがわかる。これは草原ができた時の事情にもよるがさらにある年に特に供給された種子集団によって群落の構成員が占められ、その後供給された種子群はほとんど発芽生育ができなかったと思われる。しかも6, 7, 8年の樹令の個体も25%を占めていて、草原の中に最初に侵入してきたこれらの個体が発芽生育したのちにいまの樹令5年の個体群が発芽生育したと考えてよい。しかもそののちに供給される個体は樹令5年の個体群によって

発芽生育がコントロールされたといえるであろう。しかしある立地の群落の樹令構成を決める要因はその立地に供給される種子量の年による変動にもよる。したがって一般に草原に木本が侵入する際の木本の個体群の動態は次のようであろう。最初に侵入する個体の草本との競争、その結果としての草原の環境の変化、その環境に対応して次の世代の発芽生育およびそれに続く後の世代への発芽生育のコントロールということであると思われる(大賀・沼田1965)。これらのことがその立地への種子の供給の年変動と相互に

影響しあって現在の群落をつくり上げたのであろう。次にこのような樹令構成をもった群落の樹高ヒストグラムを図6に示す。明らかなように樹令5年の個体が全体の50%近くを占めているこの群落で樹高の個体間の変動が大きい。さらに、この群落の中から樹令5年の個体みの樹高ヒストグラムを描いてみると一層明らかになる(図7)。すなわち樹高75cmを中心に30cmから130cmのものまで個体の間にきわめて大きな差のあることがわかる。この差はおそらくアカマツの発芽生育の培地である草原の環境の非均一性にもとづくものであ

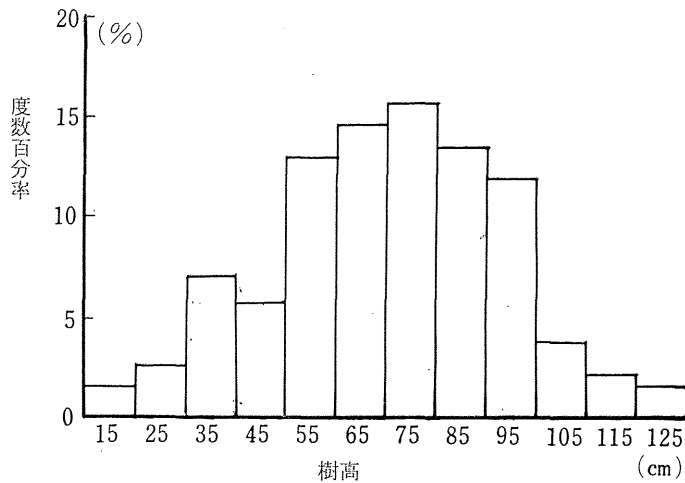


図6 アカマツ若令林(Ⅰ)の樹高ヒストグラム

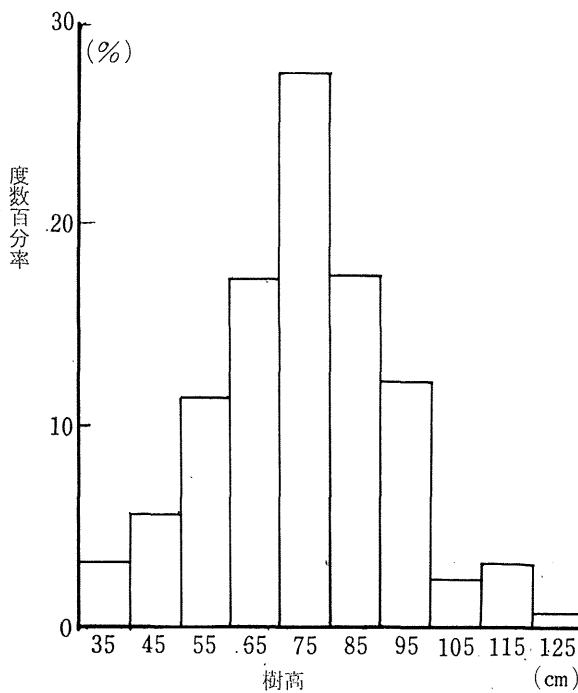


図7 アカマツ若令林(Ⅰ)の樹令5年のものの樹高ヒストグラム

ろう。

たとえばある立地への種子の分散はすぐ近くに母樹がある場合などを除いてはランダム分散することが予想されるが、さきに述べたようにここでは集中非ポアソンの分散の傾向を示している。このことからすでに発芽とその後の生育にこの草原の非均一性が作用しそれと相まって同令個体群の間での個体間の差が現われたとみるべきであろう。そして草原のもつ非均一性による群落内の個体間の差はアカマツ群落の発達に大きな影響を及ぼすであろう。

次に(Ⅱ)の群落、すなわちこの群落の5~6年後の群落について樹高ヒストグラムとDBHのヒストグラムを示す(図8, 9)。

1 m²あたりの個体数は3.4本である。樹令組成では11年のものが全体の53%、10年と11年合わせると全体の75%を占めている。すなわち、(Ⅰ)における同令個体群的傾向をより一層強めている。(Ⅱ)の群落のDBHヒストグラムは図9のごとくである。さらにこれらの個体の中から同令個体、すなわち11年のものと10年、11年を合わせたものを

抜き出してDBHヒストグラムを描いてみると図10のようになり二つのピークをもつ。すなわち樹令11, 10年の両方についてみると空白の部分で示したごとくになりDBH 2.5cm, 5.5cmの所にピークがあり11年の個体のみでも同様のピークがある。

もし胸高直径と樹高に正の相関があるとすると、この群落を構成する同令個体群は明らかに二つの異なった樹高をもつ個体群に分けられている。しかも11年の個体ではDBH 5.5cmが多いのに10年の個体と合わせると2.5cmのものが多。これは主として11年の個体が上層に10年の個体が下

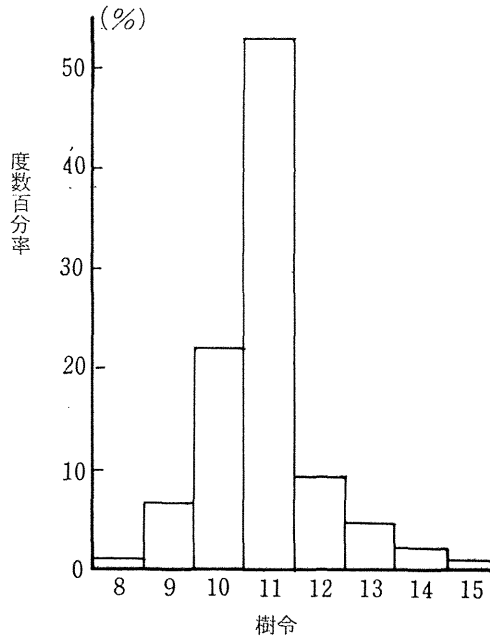


図8 アカマツ若令林(Ⅱ)の樹令ヒストグラム

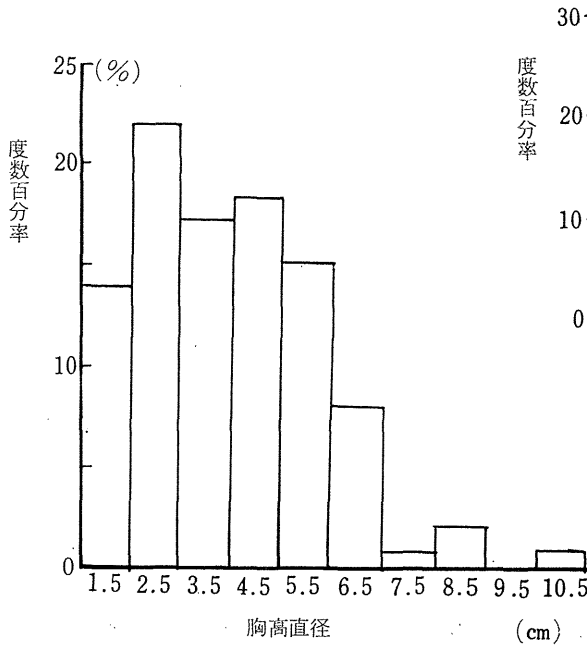


図9 アカマツ若令林(Ⅱ)DBHヒストグラム

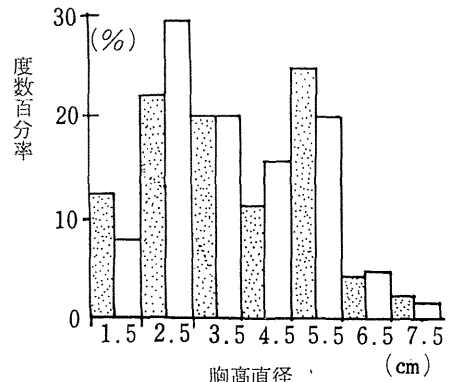


図10 アカマツ若令林(Ⅱ)の樹令11年(点の部分)および10年, 11年を合わせた個体(空白の部分)のヒストグラム

層にあることを示していると思われる。そして他の樹令の個体がこの両者の個体の占めている他の群落空間に生育していることが図9と図10の比較によってわかる。さてわれわれはアカマツ群落の遷移について樹令5年を主とする群落から11年を主とする群落を検討してきたが、前者から後へ遷移するものとして次のことが明らかになった。(1) 個体密度はほとんど変化がないか、ないしは増加の傾向をもつ。(2) 種類数の変化はいちじるしくないが草本の量は減少しオオツルウメ・ドキなどの生育が見られる。(3) 同令個体群落的傾向は一層強まり個体群の樹高、DBHで二つのグループに分かれる。したがって群落の構造としては垂直的に2層に分かれるなどの諸点である。このような現象と群落内外の環境条件がいかに対応するものであるかということの詳細はさらに検討されなければならない。

さて、いままでハルタデ群落からアカマツ林に至るまでの遷移段階の記載をしてきたが、このアカマツ林がいかなる群落を経てこの地方のクライマックスの林になるかは明らかでない。ミズナラ・シナノキ群落が遷移系列上いかなる位置にあるかも不明である。いずれも今後の課題である。

5) ブナ極相林

菅平地方のクライマックスがブナ林であることは、気候帯から考えても、また、この地方に関する古い記録を見てもまちがいないと考えられる。しかし現在ではほとんどが伐採されてミズナラ・シナノキなどの二次林となっているか、カラマツの造林地となっている。そこで前記の真田町大洞地域にある北東斜面に残存しているブナ林について予備的調査の結果を述べたい。この立地は海拔1,300mで北東に向いた斜角30°の斜面で腐植層はうすく土壌は強い酸性を示す。落枝、落葉量の予備的調査の結果を表12に示す。

表12 ブナ林床 1m²のワク4個内の落枝、落葉、種子の生重量(g)

ワク設置期間	1965年			1965年		
	9月18日—9月24日			9月24日—10月21日		
ワク番号	枝	葉	種子	枝	葉	種子
1	7	56	1.7	4	206	7.6
2	3	52	4.7	7	179	4.6
3	10	44	2.2	0	151	4.2
4	2	48	1.0	5	229	6.5

調査は9月24日に行なった。5×5mのワク5個をすえ、その中の植生調査をしたのち、ブナの個体の位置をグラフ上にプロットした(図11)。さらに20×30mのワク5個のワク内の全本についてDBHを測定した。

DBHのヒストグラムを図12に示した。植生については表13に示した。高木層はブナのみによって占められるが亜高木層以下には木本21種、草本4種が生育している。とくに亜高木層以下にはヒトツバカエデをはじめとしてカエデが多い。その他ノリウツギ・コシアブラ・リ

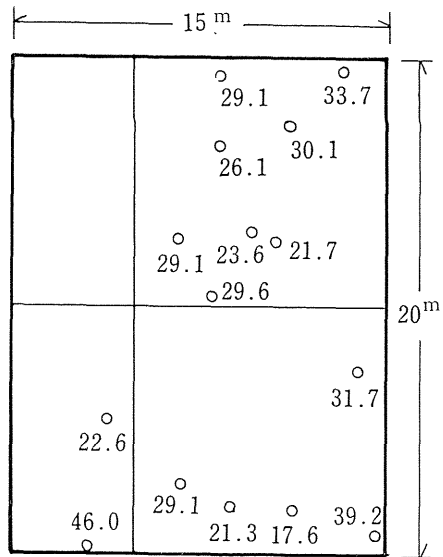


図11 20×15mのワク内におけるブナの分散とDBH 添えた数字はDBH(cm)

ョウブなどが多い。ブナも亜高木層，低木—草本層を通して生育している。

草本層の植被は小さくササ類たとえばスズタケ・アズマネザサなどを欠くことが注目される。草本ではモミジハグマが多い。またこの調査地点では比較的少ないが林内の他の場所ではハイイヌツゲが多いことも興味深い。このようにして今回調査したブナ林は第1層をブナで占め第2層以下にヒトツバカエデなどカエ

デ類が多く低木—草本層にササを欠いていることが特徴としてあげられる。かくしてササを欠いた林床は植被は小さく，種類としては草本ではモミジハグマ，低木ではハイイヌツゲ・ヤマウルシなどが多い。

考察と結論

わが国中部山岳地帯の一部である菅平地方の植物遷移について，その二次遷移系列を種類組成の変化を中心にして述べてきた。しかしここでは二次遷移についていくつかの整理をしておきたい。すなわち，従来植物遷移については，一次遷移，二次遷移を分け，とくに後者では一度成立した群落破壊されそこから再び遷移が開始されるときに二次遷移と名づけている。そしてある気候と土壌のもとで二次遷移の出発点に戻されるときその立地の先駆群落は一定であるとされている。しかし，ここで注意すべきことは，与えられた環境のもとに成立した群落破壊されて二次遷移の出発点に戻されるとき成立する群落は，次の諸要因によって規定されることである。(1) 遷移の進行途上のどの群落からその出発点に戻されたのか，たとえばヒメジヨオンなどの越年生草本期が裸地化されたものか，ススキなどのような根をもつ群落か，それとも木本期であるかなどである。(2) ある群落が破壊されるときその破壊の方法と程度である。すなわち，群落の地上部のみを破壊する場合とか，種子以外のすべての栄養体を除く程度，ある立地からすべての生物体を除く場合など。(3) 群落破壊されるとき季節。(4) その群落の周囲にいかなる群落が成立しているかなど，である。上記の諸要因によって先駆群落の種類組成をはじめとする諸性質が決まってくると思われる。

さて，ここで述べた先駆群落としてのハルタデ群落はヒメジヨオン，またはススキ群落の初期が種子以外の栄養体を除くという方法で二次遷移の出発点に戻された場合に限定されている。

このようにして群落の遷移の種類の変化を中心として考察してきたが，別の見方をすれば遷移はその植物群落の生活様式の変化でもある。ある気候と土壌に対応してある独特な生活様式をもった種類群の群落は成立し，その種類群の生活様式それ自体のうちに遷移の動因が含まれていると考えてよいであろう。

わが国中部山岳地帯の植物遷移がどのような生活様式をもった種類群によって担われてい

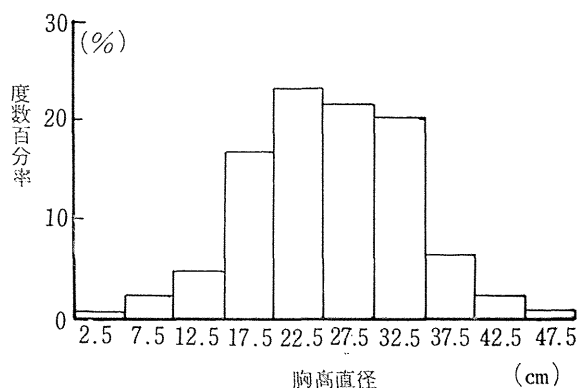


図12 20×30mのワク5個内のブナ全木についてDBHヒストグラム

表13 ブナ極相林における種類組成と積算優占度 (SDR)

	種	名	SDR ₂
高木層	<i>Fagus crenata</i>	ブナ	100.0
亜高木層	<i>Acer distylum</i>	ヒトツバカエデ	100.0
	<i>Hydrangea paniculata</i>	ノリウツギ	29.4
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	コシアブラ	29.3
高木層	<i>Clethra barbinervis</i>	リョウブ	15.8
	<i>Acer tenuifolium</i>	ヒナウチワカエデ	10.5
	<i>Quercus crispula</i>	ミズナラ	9.1
木層	<i>Fagus crenata</i>	ブナ	5.2
	<i>Acer japonicum</i>	ハウチワカエデ	4.7
	<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	4.7
層	<i>Prunus Grayana</i>	ウワミズザクラ	5.0
	<i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	4.0
	<i>Ilex macropoda</i>	アオハダ	1.3
低木層	<i>Acer distylum</i>	ヒトツバカエデ	100.0
	<i>Benzoin umbellatum</i>	クロモジ	43.0
	<i>Rhus trichocarpa</i>	ヤマウルシ	38.4
	<i>Clethra barbinervis</i>	リョウブ	35.6
	<i>Viburnum furcatum</i>	オオカメノキ	33.4
	<i>Ilex macropoda</i>	アオハダ	18.4
	<i>Acer japonicum</i>	ハウチワカエデ	14.3
	<i>Prunus Grayana</i>	ウワミズザクラ	12.0
	<i>Quercus crispula</i>	ミズナラ	11.3
	<i>Acanthopanax sciadophylloides</i>	コシアブラ	9.4
	<i>Fraxinus sambucina</i>	コバシジノキ	8.5
	<i>Acer tenuifolium</i>	ヒナウチワカエデ	6.1
	<i>Vaccinium Smallii</i> var. <i>glabrum</i>	スノキ	5.8
木層	<i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	5.0
	<i>Fagus crenata</i>	ブナ	3.5
	<i>Tilia japonica</i>	シナノキ	3.4
	<i>Acer mono</i>	イタヤカエデ	3.4
	<i>Paris tetraphylla</i>	ツクバネソウ	2.8
	<i>Ainsliaea acerifolia</i>	モミジハグマ	1.9
	<i>Fraxinus japonica</i>	トネリコ	1.4
	<i>Ilex crenata</i> subsp. <i>radicans</i>	ハイイヌツゲ	1.4
	<i>Disporum smilacinum</i>	チゴユリ	1.3
	<i>Majanthemum bifolium</i> var. <i>dilatatum</i>	マイズルソウ	0.7
層	同定不能種 (unknown sp.)	1	0.8
	"	2	9.2
	"	3	9.5
	"	4	9.2
	"	5	6.1
種類数		29	

るかを群落を構成する種類の生理—生態的研究によって明らかにしていきたい。

本稿を終るにあたって終始批判と助言をいただき本原稿の訂正をしていただいた千葉大学沼田真教授、本原稿のご校閲をいただいた東京教育大学伊藤洋教授に深く感謝いたします。

引用文献

- Hayashi, I. and Numata, M. (1967): Bot. Mag., Tokyo, 80, 11—22. 堀川芳雄・奥富清 (1957): 日生態会誌, 7, 1—5. Iwaki, H., Midorikawa, B. and Hogetsu, K. (1964): Bot. Mag. Tokyo, 77, 447—457. 森下正明 (1961): 宮地伝三郎他著 動物生態学, 東京. 野本宣夫 (1956): 日生態会誌, 6, 1—5. 沼田真・山井広 (1955): 日生態会誌, 4, 166—171. 沼田真 (1956): 同, 6, 89—93. —・鈴木啓祐 (1957): 同, 8, 68—75. 沼田真 (1959): 沼田真編 植物生態学 I, 東京. — (1961): 生物科学, 13, 146—162. — (1961): Coll. Art. Sci. chiba Univ., 2, 327—342. — (1962): 草地診断の基準に関する研究 第1報, 千葉. — (1962): 草地診断の基準に関する研究 第2報, 千葉. 大賀宣彦・沼田真 (1955): 千葉大・文理・紀要, 5, 263—275. 関口武 (1964): 菅平自然とその人文, 長野. Tagawa, H. (1964): Mem. Fac. Sci. Kushu Univ. Ser. E., 3, 185—288. — (1935): Jap. Journ. Bot., 19, 127—158. 吉野正敏 (1957): 東教大地理研報, 1, 159—188. 吉岡邦二 (1952): 植生態会誌, 1, 165—175. — (1952): 同, 2, 69—74. — (1953): 同, 3, 38—45. — (1954): 同, 3, 219—229. — (1956): 福島大学芸理科報告, 5, 13—23. — (1957): 同, 6, 35—50.

Summary

Studies on subseres of the plant succession in Sugadaira, central Japan were carried out in 1965. Sugadaira is situated in lat. 36°31' N. and long. 138°21' E. and 1,300 m above the sea. The studied area belongs climatically to the cool temperate zone where the mean annual temperature of 6.9° C and about 1149 mm in the total annual precipitation are observed at the nearest meteorological station. The local climate of the area is mainly characterized by rather low mean annual temperature and rather small quantity of the total precipitation.

Investigations of neighboring vegetation in the area and some autecological informations of constituent species suggest the course of succession there as follows: 1. *Polygonum Persicaria-Elsholzia ciliata* community as one of pioneer communities of the subseres in the area. 2. *Erigeron annuus*, *E. canadensis* community. 3. *Miscanthus sinensis* community. 4. *Pinus densiflora* community. 5. unknown. 6. *Fagus crenata* community (climax forest).

The change of life-form spectra and the increase of Numata's degree of succession (DS) along the course of succession support the above-mentioned assumption (Tab. 2). The results show clearly the decrease of therophytes, chameophytes and the increase of nanophanerophytes, macrophanerophytes in the life-form spectra with the increase of DS.

The investigation of grassy vegetation was carried out with 10/m-quadrat by the regular sampling in the area of ca. 20×20m. The floristic composition of above mentioned five communities are shown in Tab. 1, 2, 3, 4 and 5.

According to some experimental results concerning the pioneer species of the subseres (Hayashi and Numata, 1967), *Polygonum Persicaria* fits better for a pioneer than any other species. Among 16 constituent species of the *Polygonum* community, *Polygonum Persicaria* and *Elsholzia ciliata* are the dominants. The *Erigeron* community

developing from the *Polygonum* stage has 17 species and among them *Erigeron annuus* and *E. canadensis* are the dominants.

The matter production of *Miscanthus* community was estimated relating to its floristic composition. As shown in Tab. 8, the dry weight of the aboveground part per 1×1 m are 71 ± 9 , 185 ± 40 , 209 ± 50 and 209 ± 29 g in June, July, August and September in 1965 respectively. These values indicate that the productivity of this area is lower than those of grasslands studied by other workers. This may be due to a little precipitation during the growing season.

In this area, many pine seedlings are found in *Miscanthus* stands and saplings grow well everywhere surpassing grasses. Therefore the succession from the *Miscanthus* community to the *Pinus* community is undoubted. The ecological studies were carried out on both young saplings and older saplings of the *Pinus densiflora* community. The mode of dispersion of pine trees is examined by 100 quadrats of 1×1 m. The result suggests the contiguous distribution of pine saplings. The histograms of ages, heights and diameters at the breastheight of pine trees are also examined. From these results, though the pine community is approximately even-aged, the variation of heights and diameters is large. This is due partly to the effect of heterogenous conditions of the *Miscanthus* stand and intraspecific competition among these trees. The tendency of even-aged population increases as the succession proceeds from the young sapling stands to the older sapling stands. In the older sapling stands, the classes of DBH divided into two groups of 2.5 and 5.5 cm in the modes.

An actual course of succession from the *Pinus* community to the climax forest (*Fagus crenata* community) in this area is unknown yet. Further studies on the problem are necessary for us. In the present report, the floristic composition of the *Fagus crenata* stand is described. This stand is situated on the north-east steep slope of about 30° . The dominant species based on SDR are *Fagus crenata* in the tree layer and *Fagus crenata*, *Acer distylum*, *Hydrangea peniculata*, *Acer Japonicum* in the subtree layer. The stand is characterized by the absence of *Sasamorpha* and the presence of *Ilex crenata* subsp. *radicans* in the forest floor. The density of *Fagus* trees is 8 per 10×10 m and the histogram of DBH is shown in Fig. 13.

(東京教育大学理学部付属菅平高原生物実験所: Sugadaira Biological Laboratory of Tokyo Kyoiku University, Nagano Pref.)