

[実習マニュアル]

植生動態実習マニュアル

露崎 史朗¹・長谷 昭²

¹北海道大学大学院地球環境科学研究科 ²北海道教育大学函館校生物学教室

Manual for the procedure of teaching vegetation dynamics

Shiro TSUYUZAKI¹ and Akira HASE²

¹Graduate School of Environmental Earth Science, Hokkaido University, Sapporo 060-0810, Japan

²Biology Lab., Hokkaido University of Education, Hakodate Campus, Hakodate 040-9567, Japan

Summary

A manual for the procedure of teaching plant community dynamics is proposed to promote a real understanding of plant community dynamics. The procedures are divided into three stages: (1) preparation for field measurements including apparatus, formed field notebooks and guidebooks, (2) field measurements using (permanent) quadrats by participants themselves, and (3) data analysis and preparation of reports, based on the field data obtained. There are two types of data analysis applied: the evaluation of successional pace to understand temporal changes in plant community, and cluster analysis to understand spatial changes. The two characteristics of this procedure are that (1) short-term application is possible, i.e., the teaching is conducted for less than 4 days, and (2) highly skilled teachers are not necessarily required because the procedures are simple and well-organized. The manual is mainly designed for the practical teaching of the early stages of volcanic succession, but could be applied widely for herbaceous plant communities.

はじめに

植物群落は、時間軸および空間(環境)軸に沿って変化している。群落動態 vegetation dynamics とは、その中でも時間軸に沿って植物群落が変化すること、ということが出来る(Kent & Coker 1992)。植生動態には、極相にいたるまでに場合によっては数 100 年を要する群落遷移も含まれる。これらを短い時間で体験するには、周到に準備された実習内容を作成することが必要である。

一方、理科教育は、新しい知識を次々と与えることよりも、むしろ自然を探究する過程を通して科学の方法や基本的知識を見につけさせ、正しい自然観を育成することの大切さが強調されつつある(勝見・永盛・三沢, 1986)。また、1998 年 12 月に改訂された学習指導要領においても、「小学校、中学校、高等学校を通じて、児童生徒が知的好奇心や探求心をもって、自然に親しみ、目的意識をもって観察、実験を行うことにより、科学的に調べる能力や態度を育てるとともに、科学的な見方や考え方を養

うことができるようにする」ことが求められており、そのための自然体験や身近な自然環境を利用した実験・観察が重視されている。植物群落動態に関する実習を行なうことは、学習指導要領の本方針の具体化という点でも、また、特に、植物群落に関する高等学校生物の教科内容の理解を助けるという点においても、極めて有効なものと考えられる。

これらの観点から、群落構造の時間的、空間的变化を理解することを目的として実施されている北海道教育大学函館校生物学教室の野外実習の内容を紹介したい。植物群落調査に関する大学および大学院の野外実習では 1 週間程度にわたり実施されているものが多いが、中学校・高等学校のカリキュラムでは勿論、大学においても専門課程でないかぎり、長期間の野外実習時間を確保することは困難であろう。ここで紹介する野外実習は 2-3 日間で行われており、適宜内容を変化させることにより、様々な実習者を対象とした草本群落調査に、主として応用可能である。

実習手順

おおまかな全体の流れは、実習企画者が行なう事前準備、野外実習、群落変化の定量化とレポート、という3段階に分けることができる。なお、駒ヶ岳における実習では、時間内に実生個体の追跡調査等も行なっているが、ここでは触れない。

1. 実習準備

(1) 実習用調査地の選定

群落遷移中、初期段階は、群落、環境ともに短い時間で大きく変化する(Tsuyuzaki 1995)。初期段階の植物群落が発達するところとして、大規模なものからあげるならば、火山噴火跡地、山火事跡地、田畑の耕作放棄地、そして学校の花壇等の掻起こし跡などが上げられる。時間軸ばかりでなく空間軸に沿った群落構造の変化を、同時に実習できれば、植物群落の発達様式に関する理解をより深めることができよう。

本来の生態調査においては、調査区設定から始めるわけだが、野外体験の少ない実習者を対象とした実習では調査区が必ずしも適切な場所に設定できるとは限らず、また調査区選定に比較的長時間を要する。また、群落動

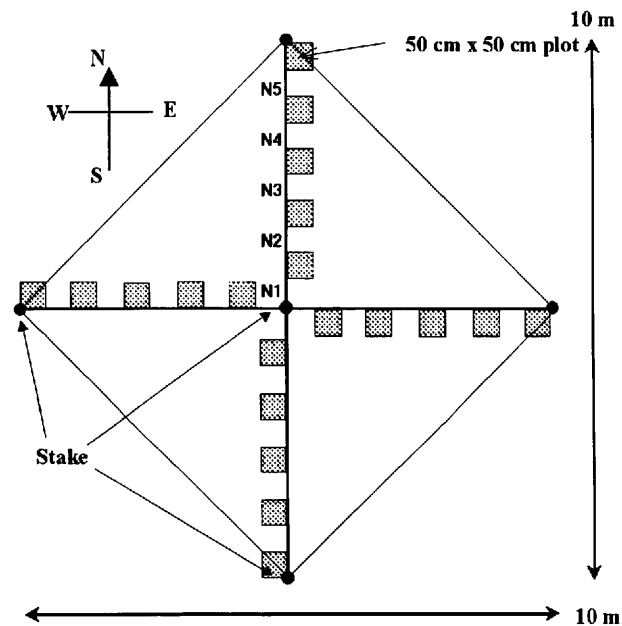


図1 駒ヶ岳で用いられている永久調査区のデザイン。中央に1本の杭(stake)を立て、そこから東西南北方向5mのところそれぞれ杭を打つ。東西南北方向に打った杭をロープ等で結び外枠が完成する。灰色に塗りつぶした20の四角形の部分が50 cm × 50 cmのフレームを設定するところ。N1… N5: 表1のN1 … N5に対応する。

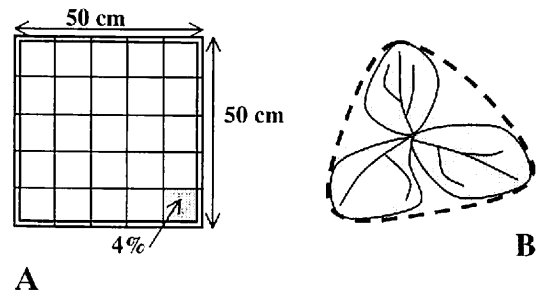


図2 被度測定方法。A. 50 cm × 50 cm フレーム内を25分割している。したがって、フレーム全体を100%とすれば、1分割あたり4%となる。B. 被度の測定法。実線で表し部分は植物の絶対面積を示すが、これを計るのではなく、鎖線で囲まれた部分の面積を計る。

態調査は以前との比較を行うため、以前のデータ(ここでは前年のデータ)を採取しておく必要がある。本実習では、初年度のデータは基準データとなるため、正確を記するため筆者らによって記録されている。このように、事前に調査区を設けておく方が適切な場合もある。

本実習では、駒ヶ岳において1996年噴火時に堆積した火山灰が、厚いところ、やや厚くところどころ噴火以前の土壌が見えるところ、厚さが数 mm 以下と薄く堆積したところ、全く堆積していないところ(対照区)、という4つの異なる環境(調査地)に、それぞれ5調査区を設けている。これらの調査地間の比較が、火山灰の厚さという環境勾配あるいは空間軸に沿った群落変化を、同一調査地における前年度のデータと比較することが、時間軸に沿った群落変化を調べることになる。

調査区設定は、学生に同定可能な植物が多く、種数も少ない場所を意識して設定している。実習実施時期は、植物の同定が容易であり、また実習者が興味を示しやすい開花期が望ましいであろう。

(2) 調査区デザイン

群落調査方法としては、高校教科書などでは植物社会学的調査方法として Brawn-Blanquet の5段階法(Brawn-Blanquet 1964)があげられていることが多い。しかしながら、本方法による調査はかなりの経験を必要とするものであり(佐々木 1973)、一般の実習者が実施する場合には、個人差が大きくなり現実的方法ではない。また1年間での変化を測定するわけだから、精度の高いデータを得る必要があり、5段階評価法のようなおおまかな区分では意味がない。そこで、本実習においては、セントヘレンズ山において1980年噴火後の草本群落の動態調査で用いられている調査方法を採用している(del Moral 1983, del

表 1 駒ヶ岳植生動態野外実習データシート. Site = 調査地 Date = 調査日, Observer(s) = 調査者(ここではイニシャル). Overall は調査方形区外だが, 調査区内に出現していた種を記入. このデータシートのメモ欄(Memo)には, 調査地の標高(Alt), 傾斜(Gr), 斜面方位(Asp)が記録されている. また, メモ欄は広く作っておき, 実習中気づいたことを適宜書き込めるようにしておくとうい.

Site C2 Date: 1996. 7. 26 ⇒ Observer: ST, TK, KM

Plot #	N1	N2	N3	N4	N5	E1	E2	E3	E4	E5	S1	S2	S3	S4	S5	W1	W2	W3	W4	W5	Overall	
Environmental factor																						Overall ミネヤナギ
Gravel area (%)																	16	90				
Microtopography	R	R	G	G	G	G					R	G	G	G								
Species (%)																						
イヌコリヤナギ																						
ウラシマツツジ																						
ウラジロタデ						1																
エゾスカボ																						
オオイタドリ										1												
カラマツ																						
シラタマノキ																						
ススキ																						
スズメノヤリ																						
タルマエソウ																						
ドロノキ																						
ノリウツギ																						
ハナゴケ																						
ヒメスゲ	1			12	16	0.01							0.5	0.01	0.5				1	0.5		
ミネヤナギ																						
ミヤマリンドウ	1																0.5					
ヤナギラン																						
ヤマハハコ																						
Plot cover (%)	2			12	16	1				1				0.5	0.01	0.5	0.5		1	0.5		

Memo Alt 1005, Gr 14, Asp S
(このスペースを、できる限り広くとる)

Moral & Wood 1993)(図1)。まず、調査区の中に1本の杭(stake)を打つ。ついで、コンパス等を用いて北方向を確認し、その杭から東西南北に5 m 離れた位置に、それぞれ杭を打つ。東西南北に打った4本の杭をロープで結び、枠を作り、1調査区の設定が完了する。1調査区の設定が終わったら、その中心から20-30 m 間隔で次の調査区を同じ要領で設定する。

(3) 被度測定用フレームの準備

被度(coverage)とは、植物の被覆面積のことで、厳密な地上被覆面積ではなく、植物体の外縁を結んだ投影面積を用いるのが普通である(図2)。駒ヶ岳実習においては、植物高は測定していないが、群落によっては各種の高さ等も記録するとよりよい。

被度測定用フレーム(frame)は、水道管などに用いられている塩化ビニール製のパイプによって作られているが、木枠等に変えても何ら問題はない(図2, 3)。内側の1片が50 cmの正方形の枠を作り、4辺それぞれに10 cmおきに穴を開け、そこにビニール紐などを通し10 cm × 10 cmの

小メッシュを作り、フレームを25等分する。フレーム全体を100%とすると1メッシュは4%に相当する。

2. 野外実習

(1) 学生・生徒の準備

(a) 測定用具等の準備

実習にあたり携帯すべきものを準備もしくは連絡し準備しておく(群落調査に必要な道具や準備に関してはMüller-Dombois & Ellenberg 1974)。合わせて、実習を行なう場所の歴史的背景や地形的特徴を紹介しておくか、実習者自身によって調べておく。例えば、駒ヶ岳植物群落に関してはYoshioka (1966, 1974)、Kondo & Tsuyuzaki (1999)等の参考文献を読んでおくとうい。

教室で準備するものとしては、50 m(または30 m)の巻尺、杭(杭が消失していた場合の補充用)、被度測定用フレームがある。巻尺およびフレームは、実習を個人単位で行なう際には人数分、数名で班を作り実習を行なう際には班数分の数を用意しておく。1-2 mのコンベックス(折尺)は便利であり、教室、個人どちらかで用意しておく。

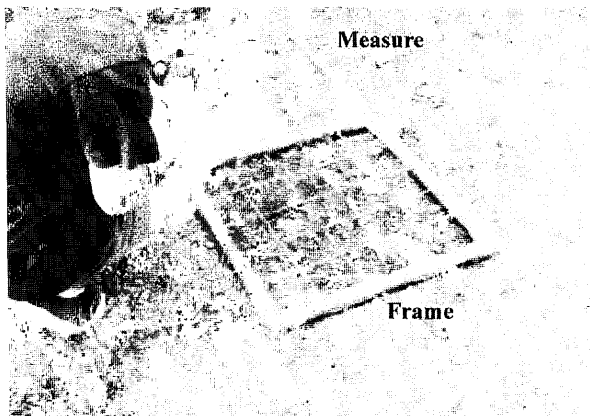


図3 フレームを用いた被度測定。ただし、この写真は1人で調査する場合の例である。

実習者が携帯するものは、筆記用具、(必要であれば)弁当、防寒具、雨具がある。(野外で使用できるハンディな)図鑑、カメラ、コンパス等があると便利である。

野外測定は、合計20調査区を北海道教育大函館校から駒ヶ岳までの移動時間を含め1日半かかっている。

(b) 野帳

野帳として、昨年度の調査データを記入したデータシートを配布している(表1)。これは、同一調査区において調査を行なっているため、昨年と比べることにより、記入ミスや見落としを減らす意味で行なっているが、その場で去年との違いを実感できるという効果もある。

データシート中の微地形(microtopography)とは、フレーム内における礫(gravel)の被覆面積と、土壌侵食を大規模な沢(gully)と溝程度のリル(rill)に分けて、どの程度調査区内を占めているかを記録している。このような環境要因を記録しておくことは、データを整理しまとめる際に環境要因と群落の対応関係を考察する上で必要なことである。そこで、各調査区に関して記録すべき環境要因はデータシート中に組み込んでおき、記録もれがないよう注意する。さらに、気づいた点は適宜メモ欄等に記録しておく。

(2) 測定

(a) 被度

野外測定は、各調査区内に設定された合計20の50 cm × 50 cmプロット中で行われる(図1)。調査区の中心から東西南北4方向にそれぞれ5 mロープを伸ばし、東西南北をそれぞれE, W, S, Nとしており、中心の杭から1 m間隔で1から5の番号を付したプロットに順にフレームを置く。

ついで、野帳にデータを記録して行く。1人で行なう場合にはデータシート(表1)を片手にフレーム中の各植物の被度を読むわけだが、班を組んで行なう場合には1人が野帳を担当し、その他の者が各種の出現状況および被度を読むことになる(図3)。1人で1調査区を測定調査することは可能であるが、2-3人で班を作り行なった方が、見落としや記録ミスが減り、記録と測定を数人で交互に行なうことにより習熟が早く、結果として正確かつ効率的に実習が行なえる。

各出現種の被度の測定は、フレーム内において各植物が占めているメッシュ数を数え、1メッシュが4%であるから、メッシュ数を4倍した値を野帳に書きこめば良い。4%以下の場合にはメッシュの大きさの1/4である5 cm × 5 cmが1%に相当し、5 mm × 5 mmが0.01%となる。このように測定して行けば、被度をかなり迅速かつ正確に記録できる。

(b) 環境要因

環境要因の測定は、被度の測定と平行して行なわれるものであり、本実習では前述のように微地形は必ず記録している。また、調査区全体の斜面方位および傾斜も測定している。また、調査中に気づいた点は野帳のmemoの欄に書きこむとよい(表1)。実習内容に合わせ、そのほか重要と思われる環境要因を野帳の形式を変えることにより記録できるようにしておく工夫は必要である。

(c) プロット外出現種

20 方形区内の被度測定が終了したら、調査区内において方形区外にのみ出現している植物を記録する。

3. 群落変化の定量化とレポート

調査データのとりまとめは、これまで視覚的に理解してきた群落構造を、定量的に把握するという意味で野外と同様不可欠な課程である。レポート作成までに要する時間は、おおむね半日である。

本実習で用いている指数や分析手法は、本来調査区数が多量にあり生データを一瞥しても全体像が把握できない場合に、データを縮約し視覚的理解を行なうためのものである(Kent & Coker 1992, 小林 1995)。多量のデータを処理するには Statistica (StatSoft Inc. 1995)等の統計解析コンピュータパッケージを用いるのが普通であるが、これらの指数等の持っている意味を理解するためには、簡単なデータをもとにまず手計算を行なってみるのがよい。

(1) 群落動態

群落動態を表す様々な指数が提案されているが(Numata 1969, 小林 1995)、式の意味が理解しやすく、計算が比較

表2 CC, PS, クラスタ分析実施例. A. CC & PS の計算のもととなるデータ例. 各調査区内の 20 方形区の平均被度を数値例として示してある. -: 観察されなかった. B1. Mountford 平均連結法を行なう際の出発点となる類似度行列(マトリックス). 例えば, 調査区 1 と 2 の間の類似度は 0.786 である. B2, B3. 平均連結法において再計算により新しく作られた類似度行列.

A				B1				B2				B3			
出現種	x 年	y 年	$\min(x_i, y_i)$	調査区	1	2	3	4	調査区	1-2	3	4	調査区	1-2-3	4
ウラジロタデ	0.050	0.050	0.050	1	-	-	-	-	1-2	-	-	-	1-2-3	-	-
オオイタドリ	0.050	-	0.000	2	0.786	-	-	-	3	0.488	-	-	4	0.418	-
ヒメスゲ	1.575	1.950	1.575	3	0.555	0.421	-	-	4	0.406	0.444	-			
ミヤマリンドウ	0.075	-	0.000	4	0.231	0.580	0.444	-							
タルマエソウ	-	0.050	0.000												
計	1.750	2.050	1.625												
種数	4	3													

的簡単である、という理由から群落係数 community coefficient (CC) と百分率類似度 percentage similarity (PS) を用いている(Bornkamm 1981)。これらは、調査区間でどの程度似ているか(あるいは似ていないか)を表す尺度であり、類似度指数の一種である。CC は以下の式で与えられる。

$$CC = 2c/(a + b + 2c),$$

a は前回調査時のみ出現した種数、 b は今回のみ出現した種数、 c は両調査年に出現した種数である。したがって、両年の種組成が全く異なる場合には分子 c は 0 となるので CC の値は 0 となる。両年の種組成が全く同じ場合には a と b が 0 となるので CC の値は 1 となる。即ち、CC は、何も変化がないときに 1 をとり、変化が増すにつれ値が減り、両年に出現した全ての種が全く異なる時(群落組成が全く変わってしまったとき)に 0 となる。PS は CC が種のあるなしをもとにした式であるのに対し、各種の被度を考慮した式であるが、下式のように CC と同様に全く変化がないときに 1、全てが異なる場合に 0 となる。

$$PS = \frac{\sum_{i=1}^n 2\min(x_i, y_i)}{(x_i + y_i)}$$

x_i と y_i は x 年および y 年に出現した i 種の優占度である。優占度としては、本実習ではフレームで得られた被度の平均値を採用している。各種において、両調査年の小さい値の方の総和を分子に、各種の被度の合計を 2 倍した値を分子におく。

計算手順を表 2 の例を用いて示すと以下ようになる。まず、表 1 にある 1 調査区内の 20 方形区における各出現種の被度の平均値を求める(表 2A)(同時に標準誤差等も計算すると統計の基礎を学べる)。CC では、 x 年のみに出現する種は、オオイタドリとミヤマリンドウの 2 種であ

り $a = 2$ となる。同様に y 年のみに出現する種はタルマエソウ 1 種であるから $b = 1$ となる。両年に出現する種はウラジロタデ、ヒメスゲの 2 種であるので $c = 2$ となる。よって、CC は $(2 \times 2)/(2 + 1 + 2 \times 2) \approx 0.571$ となる。PS では、前回と今回の調査結果を比較し被度が小さいほうの値を $\min(x_i, y_i)$ とする(表 2A)。この合計値が分子となり、分母は前回と今回に調査した各種の被度の合計値を 2 倍したものとになるので、 $PS = 2 \times (0.050 + 1.575)/(1.750 + 2.050) \approx 0.855$ となる。

(2) 群落構造の空間変化

空間軸変化の定量化の入門として、マウントフォードの平均連結法(Mountford's average linkage method)(Mountford 1962)によるクラスタ分析を行なっている(図 4)。クラスタ分析とは、得られた調査区を幾つかのグループにまとめる方法であり、もっとも類似した調査区から順につないでいく集約方式と、ある基準を設定しそれを元に調査区を順に分割していく分割方式の 2 つの方法がある。平均連結法は、集約方式のクラスタ分析の代表例といってもよい。以下に述べる手順を参考に原理を理解されたい。なお、クラスタ分析により完成された図をデンドログラム(樹形図)と読んでいます。

各調査地間の類似度をもとに類似度行列を作成し(表 2B1)、行列中もっとも類似度の高い調査区を選び出す。この場合、調査区 1 と 2 の間の 0.786 であり、類似度が 0.786 のところで調査区 1 と 2 を結ぶ(図 4)。次に、調査区 1 と調査区 2 は一つのグループとなったわけだから、1 と 2 を合わせたもの(以下グループ 1-2)と、3 および 4 との類似度を再計算する(表 2B2)。グループ 1-2 と調査区 3 の平均の類似度は、調査区 1-3 間類似度と調査区 2-3 間類似度の平均と考え、 $(0.555 + 0.421)/2 = 0.488$ となる。同様に

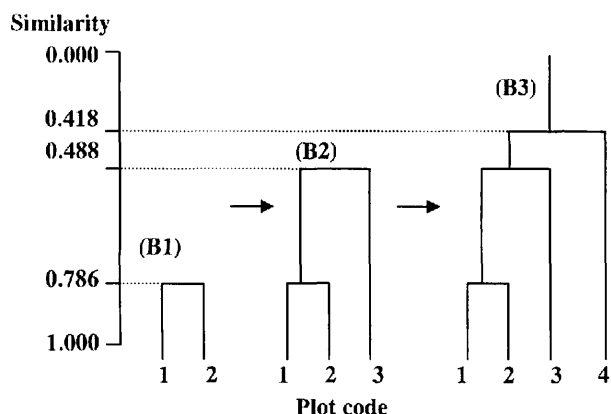


図4 Mountfordの平均連結法によるデンドログラム作成手順。B1, B2, B3それぞれが、表2のB1, B2, B3に基づいて連結された部分である。

グループ1-2と調査区4の平均類似度は $(0.231 + 0.580)/2 = 0.406$ となる(表2B3)。調査区3と4間にはそのままの値が入る。この新しくできた類似度マトリックス中で最大の類似度はグループ1-2と3の間であるので、既に結ばれているグループ1-2と3を類似度0.488のところでは(図4B)。その結果、調査区1, 2, 3が一つのグループとなる。そこで、調査区1, 2, 3をまとめたグループ1-2-3と調査区4の間の類似度を求める。これは1-4, 2-4, 3-4間の類似度の平均値であるから $(0.231 + 0.580 + 0.444)/3 = 0.418$ となり、これを調査区1, 2, 3のグループと類似度0.418のところでは繋ぎクラスターが完成する(図4C)。

(3) レポート作成

レポートは、野外観察で得た成果を確実なものとするために必要不可欠なものである。レポート中の結果と考察は、主として観察および分析から得られたことをもとにまとめることに留意する。レポートは、個々人が得た結果をもとに考察すべきものであるから、ここでは、その具体的内容については触れないが、駒ヶ岳実習においては、火山灰がどの程度堆積したところで群落変化がもっとも大きいのか、またその要因は何か、等に着目してまとめるとよい。感想等を書く書かないは実習目的によって適宜変更してもよかろう。大学生であれば、最後はビールで乾杯するのもよいであろう。

おわりに

1998年12月に改訂された新学習指導要領は、移行措置期間を経て2002年4月より実施される。「総合的学習の時間」の新設と学校週5日制の下、理科も大幅に時間

数が削減され内容も厳選されているが、生物学分野においては、環境との関わりが引き続き重視されている。小学校においても、個々の生き物の観察、飼育等から始まり、個体の時間軸に沿った変化(成長、発生等)のみならず、初歩的ながら空間軸に沿った変化の観察まで取り扱われている。しかし、生物間及び生物-環境間の相互作用についての本格的な取り扱いは、中学校における理科第2分野の最後まで待たなければならない。ここでは「食物連鎖」についての学習とともに、「学校周辺の身近な自然環境を調べ、自然環境は自然界のつり合いの上に成り立っていることを理解するとともに、自然環境を保全することの重要性を認識すること」も目標として掲げられている。更に高等学校理科では、生物-において「生物の集団」に関する内容が大きく取り上げられており、また、「課題研究」においても「自然環境についての調査」が含まれている。また新設される高等学校理科総合Bにおいても、「生物と環境」が一つの重要な内容となっている。

このように、「地球的規模の環境問題」が全人類の課題となっている今日、時間軸・空間軸に沿って変化する生物集団を、児童・生徒の発達段階に応じて適切な実験・実習によって学習させることは、生物教育上も重要な課題となっている。しかし、これに応えうるような実験・実習方法は必ずしも多くはない。本稿で説明した実習内容は、教員養成大学学部生を対象として作成されたものであるが、小中学校及び高等学校理科(生物)への応用は、適宜可能である。例えば、1) 校庭の日当たりの悪い場所と日当たりの良い場所では、植物の成長のみならず群落を構成している種類はどう違うか調べる、2) 校庭等において踏みつけの多いところと少ないところの植物群落はどのように違うか、即ち踏圧傾度に沿った植物群集構造の変化を調べる、3) 耕作地や花壇として使用後放棄されたところでの経年的あるいは季節的な群落変化を調べる、などが即座に思い浮かぶ。これらの実習は、若干データシートの形を変えれば、そのまま小学校高学年から十分実施可能な内容である。解析に用いている方法は、生態学分野では広範に用いられている方法である一方、計算自体は四則演算のみからなる簡単なものであり、小学校高学年でも十分計算できる。

フレームを用いた測定は簡便かつ迅速な方法であり、セントヘレンズ山の調査において採用されているように(del Moral 1983, del Moral & Wood 1993)、草本群落の構造および動態の調査においてはこのような調査デザインの

方が普通となりつつある。さらに、多くの高等学校教科書では、遷移初期段階に 1 年生草本が侵入するとしているが、この点に関しては疑問の点が多く、今後教科書内容も変更となる可能性もあり(露崎 1993)、実際に駒ヶ岳のような火山遷移初期段階の植物群落構造を知っておくことは、新しい群落遷移概念を理解する上で貴重な助けともなる。

最後になりましたが、駒ヶ岳の調査に関して快く許可を下さった、森町役場および函館営林署森営林支局の担当の方々、ならびに、本実習に参加されたすべての学生諸君に感謝の意を表します。

引用文献

- Bornkamm, R. 1981. Rates of change in vegetation during secondary succession. *Vegetatio* **47**: 213-220
- Braun-Blanquet, J. 1964. *Pflanzensoziologie* (3rd edn). Springer-Verlag, New York (鈴木時夫訳. 1971. 植物社会学(上・下) 朝倉書店)
- del Moral, R. 1983. Initial recovery of subalpine vegetation on Mount St. Helens. *Amer. Midl. Natur.* **109**: 72-80
- del Moral, R. & Wood, D.M. 1993. Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *J. Veg. Sci.* **4**: 223-234
- 勝見謙次・永盛拓行・三沢英一. 1986. 身近な環境を重視した学習指導一校地とその周辺の動植物の教材化一. 北海道札幌清田高等学校 1-28.
- Kent, M. & Coker, P. 1992. *Vegetation description and analysis. A practical approach.* CRC Press, Boca Raton.
- Kondo, T. & Tsuyuzaki, S. 1999. Natural regeneration patterns of an introduced *Larix kaempferi* on the volcano Mt Koma, northern Japan. *Div. Dist.* (in press)
- 小林四郎. 1995. 生物群集の多変量解析, 蒼樹書房
- Mountford, M.D. 1962. An index of similarity and its application to classificatory problem. "Progress in Soil Zoology" (ed. Murphy, P.W.). 4-50, Butterworths, London
- Müller-Dombois D. & Ellenberg H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology.* John Wiley & Sons, Inc., New York
- Numata, M. 1969. Progressive and retrogressive gradient of grassland vegetation measured by degree of succession. *Ecological judgment of grassland condition and trend IV. Vegetatio* **19**: 96-127
- 佐々木好之. 1973. 植物社会学, 生態学講座 4ab, 共立出版
- StatSoft Inc. 1995. *STATISTICA for Windows (Computer program manual).* StatSoft Inc., Tulsa, OK
- 露崎史朗. 1993. 火山遷移は一次遷移か. *生物科学* **45**: 177-181
- Tsuyuzaki, S. 1995. Vegetation recovery patterns in early volcanic succession. *J. Plant Res.* **108**: 241-248
- Yoshioka, K. 1966. Development and recovery of vegetation since the 1929 eruption of Mt. Komagatake, Hokkaido, *Ecol. Rev., Sendai* **16**: 271-292
- Yoshioka, K. 1974. Volcanic vegetation, pp.237-267. In: *The Flora and vegetation in Japan*, ed. Numata, M. Kodansha
- Wood, D.M. & del Moral, R. 1987. Mechanisms of early primary succession in subalpine habitats on Mount St. Helens. *Ecology* **68**: 780-790