

磐梯山の 1954 年火口壁崩壊地周縁部における 20 年間の植生変化と 種個体群の分布動態

栗原 恵・豊田真理子・辻村東國
山形大学理学部生物学科

はじめに

植生遷移は、同じ気候下でも底質などの条件の違いに応じて様々な軌跡をたどって進行する (Tansley, 1924; Olson, 1958)。周辺植生との関係も遷移に影響し、周辺植生との距離が近い場所と離れた場所では、遷移の進行のしかたが異なると言われている。特に、周辺植生が森林の場合には、間近な森林の存在が種子の散布や光・土壌環境への関与を通じて遷移に影響すると言われているが (Bazzaz and Wayne, 1994)、植生変化のスピードが遅い一次遷移について、このような林縁付近の遷移進行の特徴を明らかにした研究は少ない (Fastie, 1995)。

遷移における植生変化を把握する場合には、同じ場所を経年的に追跡する永久調査区法を採用する方が、遷移開始時期が異なる複数の場所を同時期に比較する方法をとるより信頼性が高くなる。しかし、永久調査区法の場合でも、調査区の配置のしかたがその後得られる情報に影響する。群落を構成する種ごとに個体群の時間的、空間的な変化に関する情報を得ることによって、遷移現象の理解は大きく進展する (Peet and Christensen, 1980)。しかし、そのためには、継続調査する調査区が空間的に連続して配置される必要がある。

磐梯山では、1888 年の噴火の際に流出した泥流によって植生が破壊された後に一次遷移が進み、アカマツ林が形成されたが (吉井, 1939; Hiroki, 1979)、66 年後の 1954 年に、カルデラ壁の一部崩壊による堆積物が火口原を覆い、この場所では再度一次遷移が開始された。これまで、この 1954 年の火口壁崩壊地における初期遷移の解明のためにいくつかの調査が行われてきたが (Makita, 1973; 広木, 1978; Tsujimura, 1984)、Tsujimura and Toyoda (1993) は 1954 年の崩壊地と 1888 年泥流の境界部に両者を含む連続調査区を設置し、境界付近には、1954 年崩壊地と 1888 年泥流地のどちらも異なる特有な植生が見られると述べた。しかし、この研究は単年の調査結果を記したものであったため、群落を構成する種個体群の動きに言及できなかった。

そこで本研究では、Tsujimura and Toyoda (1993) によって 1989 年に調査された連続調査区を再度調査して 20 年間の植生変化を見るとともに、構成種の個体群の動きを調べることによって、1954 年の火口壁崩壊地周縁部における植生遷移の詳細を明らかにしようと試みた。

調査地と方法

調査地

調査地は、福島県耶麻郡北塩原村にある磐梯山北斜面、標高約 1100m の地点である。磐梯山は 1888 年 7 月に水蒸気爆発を起こし(Sekiya and Kikuchi, 1890)、火山泥流が北斜面を流下した。この泥流上には、現在アカマツが優占する森林が広く分布している(Hiroki,1979)。一方、1954 年 4 月～5 月にかけて繰り返された火口壁の崩壊により、土砂岩塊流が北方に流れ出して約 1.4km² の地域を覆った(大矢・羽田, 1955)。調査地は、この土石流堆積地(以降、「1954 年崩壊地」と呼ぶ)が 1888 年の噴火により堆積した泥流(以降、「1888 年泥流」と呼ぶ)と接する場所にある。周囲三方向は火口壁であり、1888 年泥流上に形成された植生以外に調査地と接する周辺植生はない(図 1)。

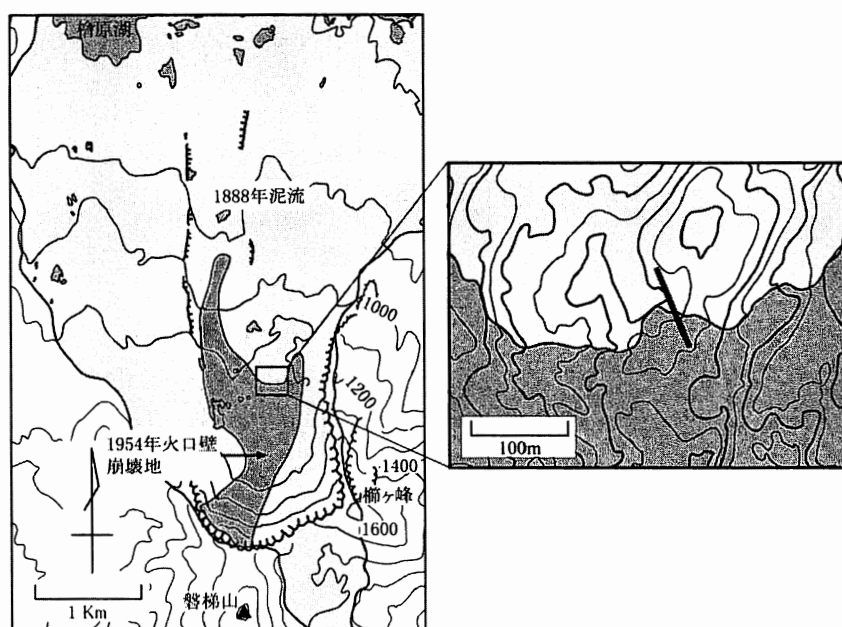


図 1 調査地図

右図の太線は調査されたベルト・トランセクトである。

野外調査

調査は、Tsumimura and Toyoda(1993)によって 1989 年に行われた調査と同じ場所で、ベルト・トランセクト法を用いて行われた。1888 年泥流と 1954 年崩壊地の両方にまたがって、5m×5m の調査区を 18 個連続して設置した(図 1, 図 2)。また、このベルト・トランセクトの北東端と南西端の緯度・傾度を GPS 受信機 (Geneq, SX Blue II) で計測するとともに、ベルト・トランセクトの長辺に沿った地表面の比高変化をトランシット・コンパス (牛方商会, S-25) を用いて測定した(図 2)。調査区番号 1～11 が 1954 年の崩壊地に、調査区番号 12～18 が 1888 年泥流に位置している。これらの

調査区ごとに、出現する維管束植物の被度百分率を測定した。これらの調査は 2009 年 8～9 月に行った。

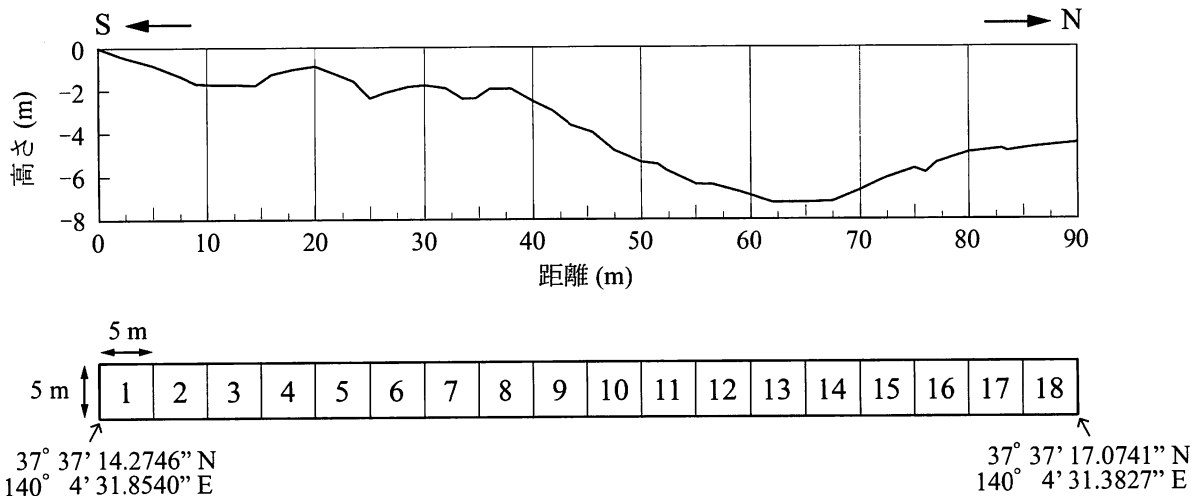


図 2 ベルト・トランセクトに沿った地形断面図（上）と調査区番号（下）
 距離はベルト・トランセクトの南端からの距離である。高さはベルト・トランセクトの南西端を 0m とした場合の比高で表されている。

データ解析

本研究で得られたデータと Tsujimura and Toyoda(1993)のデータから、1989 年と 2009 年における調査区ごとの組成を比較し、20 年間の植生変化を推定するために、多変量解析の一種である DCA 法（除歪対応分析法）を用いて調査区の序列化を行った。この解析には CANOCO ver.4.5 (Ter Braak and Šmilauer, 2002)を使用した。また、調査区ごとに全出現種の被度を合計して総被度百分率を求めるとともに、多様度指数として Shannon-Wiener の H' を計算した。

次に、種ごとに個体群の分布域を表すために、調査区の位置をベルト・トランセクトの南端から各調査区の中心までの距離とし、調査区における各種の被度百分率のデータを占有面積に換算の上、距離の増加に伴う累積占有面積を計算した。この結果に基づいて、1989 年と 2009 年における各種の分布位置の 25 パーセンタイル値、中央値、および 75 パーセンタイル値を求めた。1 調査区にのみ出現した種については、中央値のみを表した。

結果

組成変化

はじめに、調査されたベルトにおける植生の概要を 1989 年と 2009 年の間で比較する。1989 年においては、1954 年崩壊地の多くは裸地であり、1888 年泥流から離れた

場所では裸地率の値が 80%に達していた。そこではシラタマノキが斑紋状に生育し、これに混じって樹高 1~3m のアカマツが点在していた。これに対して 1888 年泥流との境界付近では植被率が比較的高く、樹高 2~3m のヤシャブシが多く生育し、これに同程度の高さのアカマツが混じっていた。また、1888 年泥流上には樹高が 10m を超えるアカマツが優占する林が形成されていた。

2009 年になると、1888 年泥流との境界から離れた場所でも、樹高 8~10m に達したアカマツや樹高 5~7m のヤシャブシが樹冠を広げ、これにキツネヤナギ、ノリウツギなどの低木が混在していた。下層にはシラタマノキ、ススキが多く生育して、裸地率は 20%以下に下がっていた。一方、境界の近くでは樹高 5~11m のアカマツと樹高 2~7m のヤシャブシが、樹冠を互いに重ならせずに生育していた。また、1888 年泥流上の植生の相観は 1989 年とあまり変わらず、樹高 15~21m のアカマツが優占する林となっていた。

次に、DCA 法を用いて調査区を序列化した結果を図 3 に示した。これによると、野外における空間的な位置と調査年に従って、調査区がかなり明瞭な集団を作っていた。

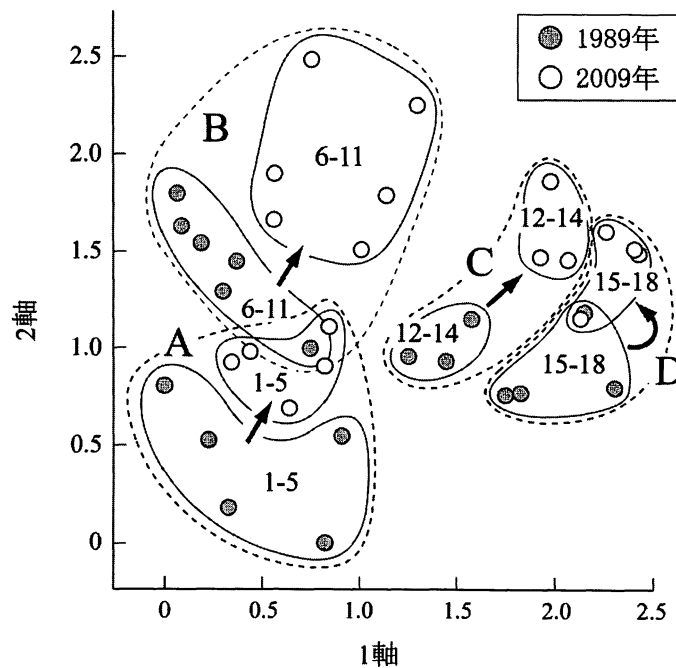


図 3 DCA 法による調査区の序列化

数字は調査区番号、A~D は調査区グループ名である。

このことから、特に 2009 年の組成上の位置に近い調査区よりなる 4 つのグループに調査区を分けて、A~D の名称を付した。このようにしてできた調査区グループの中では、A と B のグループが 1954 年崩壊地上に位置し、A グループの方が 1888 年泥流から遠い位置にある調査区よりなっていた。一方、C と D のグループは 1888 年泥流上に位

置し、Dグループの方が1954年崩壊地から離れた調査区よりなっていた。

類型化されたこれらのグループごとに序列化の結果を見ると、1954年崩壊地上の調査区グループと1888年泥流上の調査区グループは第1軸に関して明らかに配置が分かれていた。また、1989年から2009年にかけての組成上の位置の動きをグループごとに見ると、どのグループも座標面の右上方に向かって位置が移動する傾向が見られたが、C、Dグループの動きは小さい上に互いの位置が収束する様子が認められた。また、1954年崩壊地上にあるAとBのグループは、第1軸に沿ってC、Dグループに近づいてはいるものの、第2軸に沿った動きがC、Dグループより大きかった。特にBグループは第2軸に沿って大きな動きを示しており、このグループの組成上の位置がC、Dグループと異なる方向に向かって移動する結果をもたらした。

次に、これらの調査区ごとに、出現する植物の種類数、それらの量の目安としての全植物の総被度、および群落の多様度を示す指数としてShannon-WienerのH'を計算し、グループごとの平均値を表1に示した。それによると、種数、総被度については調査年間、あるいはグループ間に違いが認められた。1989年においては1888年泥流上に位置するC、Dグループが1954年崩壊地に位置するA、Bグループを大きく上回る種数、総被度を示した。その後20年間でどのグループにおいてもこれらの値が増加したが、特にBグループの増加は大きく、C、Dグループとの差がほとんどなくなった。多様度指数については、すべてのグループで20年の間にその値が増加した。また、いずれの調査年においてもAグループが他グループより低い多様度指数の値を示したが、それ以外にはグループ間の顕著な違いは認められなかった。

表1 各調査区グループにおける出現植物の種類数、量、および群落多様度

A~Dは調査区グループ名、括弧内は調査区番号である。H'はShannon-Wienerの多様度指数である。

	A(1-5)			B(6-11)			C(12-14)			D(15-18)		
	種数	総被度(%)	H'	種数	総被度(%)	H'	種数	総被度(%)	H'	種数	総被度(%)	H'
1989	10.40	19.79	0.55	18.67	43.16	0.91	18.67	137.55	0.73	21.75	126.34	0.61
2009	17.40	159.00	0.77	23.50	199.78	0.92	26.33	235.28	1.00	26.00	251.41	0.99

個体群の動き

種ごとに、個体群の量と分布のしかたの20年間の変動を見た(表2, 図4)。アカマツに代表されるいくつかの種は、1989年の調査時点で、既に1954年崩壊地と1888年泥流の両方に広く分布しており、2009年においても、量は増えたが分布範囲に大きな変化がなかった(図4-a)。

一方、これらの広域分布する種以外の植物は3つの型に大別された。はじめに、シラタマノキ、アカモノ、ススキなどの種は、1989年の調査時に1954年崩壊地と1888

表 2 各種の占有面積と分布の変動

占有面積とは、調査されたベルト・トランゼクト（面積 450m²）において各種のキャノピーが占める面積である。分布の 25, 75 パーセンタイル値および中央値は、それぞれベルト・トランゼクトの南端からの距離で示されている。

		1989				2009			
		占有面積 (m ²)	25パーセン タイル値 (m)	中央値 (m)	75パーセン タイル値 (m)	占有面積 (m ²)	25パーセン タイル値 (m)	中央値 (m)	75パーセン タイル値 (m)
高木	アカマツ	133.64	57.76	68.21	77.88	183.72	30.66	60.42	76.46
	ダケカンバ	0.80	27.50	42.21	53.38	7.22	35.46	49.04	51.13
	ウダイカンバ	1.01	3.76	5.03	6.29	1.41	23.93	25.53	27.13
	ナナカマド	0.39	17.96	52.78	57.62	14.04	15.68	19.93	33.33
	ヤシャブシ	18.15	38.95	40.40	41.85	160.99	10.76	26.50	36.49
	アオダモ	0.07	82.63	82.92	83.21	1.86	20.73	23.97	50.63
	ヤマウルシ	3.14	62.91	63.31	68.37	7.89	63.43	65.40	67.37
	ヤマモミジ	1.94	77.82	78.20	82.65	5.77	78.10	80.16	82.22
	イタヤカエデ	0.20	62.83	63.17	67.50	0.71	78.24	79.66	81.08
	ヒトツバカエデ	0.70	—	87.50	—	5.25	82.73	84.32	85.91
アズキナシ	0.05	—	72.50	—	0.25	—	72.50	—	
低木	ハナヒリノキ	2.33	25.57	32.50	58.54	17.10	22.11	31.12	50.24
	ムラサキヤシオ	0.40	13.79	15.21	16.64	3.05	14.45	16.40	48.04
	ミヤマホツツジ	0.21	4.22	5.94	28.89	1.99	38.37	40.12	46.87
	ウラジロヨウラク	4.35	31.50	38.92	41.26	26.87	32.72	37.96	41.92
	リョウブ	0.49	21.33	38.01	40.46	9.39	18.39	22.18	44.41
	コヨウラクツツジ	0.23	39.08	40.65	42.23	0.52	35.81	43.78	45.64
	マルバシモツケ	0.48	28.34	30.02	31.69	0.45	32.61	34.24	35.87
	キツネヤナギ	12.20	44.25	54.36	61.76	13.64	38.07	42.30	48.93
	タニウツギ	13.38	53.33	63.49	65.85	38.49	40.85	49.27	61.43
	ノリウツギ	13.98	48.60	73.67	79.67	88.72	53.00	67.50	79.41
	ドクウツギ	7.60	69.20	74.86	79.60	2.88	74.79	78.75	81.63
	オオバクロモジ	0.06	—	87.50	—	1.63	—	87.50	—
レンゲツツジ	0.03	—	87.50	—	0.94	—	87.50	—	
匍匐低木	シラタマノキ	25.76	11.49	37.98	50.55	43.46	2.51	6.97	13.06
	アカモノ	0.98	22.78	32.69	35.57	0.32	0.89	1.78	18.13
	マルバフユイチゴ	0.01	—	87.50	—	17.80	48.35	52.93	67.11
草本	ススキ	40.71	55.04	60.59	73.08	43.79	15.73	58.30	67.46
	イタドリ	2.70	22.63	46.83	52.40	2.58	13.97	32.74	49.56
	ヒメスゲ	0.07	0.71	1.41	2.12	0.40	2.50	2.50	2.50
	シシガシラ	0.05	—	12.50	—	0.21	11.75	23.96	25.73
	ヤマハハコ	0.08	39.31	52.29	59.55	1.28	17.50	17.50	17.50
	ウド	0.28	—	37.50	—	1.20	—	37.50	—
	ヨツバヒヨドリ	0.03	—	47.50	—	0.55	44.57	46.63	51.91
	オシダ	2.07	83.62	84.92	86.21	20.65	60.04	78.42	83.37
	オククルマムグラ	0.01	82.63	84.25	85.88	1.25	50.37	55.96	66.48
	アキノキリンソウ	2.90	61.27	69.80	81.92	11.24	66.10	73.10	80.01
	ヒカゲノカズラ	2.59	56.15	71.27	77.17	6.03	60.14	71.04	82.00
	フキ	1.17	58.19	62.96	67.73	0.97	68.22	69.71	71.20
	ヒメノガリヤス	0.21	68.33	70.73	75.46	1.82	58.60	83.23	85.36
	ナライシダ	0.01	—	87.50	—	1.49	57.55	60.53	82.53
ツル植物	ヤマブドウ	0.18	43.39	51.78	63.20	58.61	41.68	50.37	57.19
	ツルアジサイ	0.23	38.94	40.38	41.81	4.16	44.61	67.22	81.14
	クロヅル	5.78	50.32	62.37	66.72	21.31	35.86	52.26	65.94
	ツルウメモドキ	0.03	—	72.50	—	14.87	47.21	62.73	76.00
	ツタウルシ	0.53	67.26	70.80	81.04	8.75	55.12	67.50	80.00
	サルナシ	0.09	—	67.50	—	2.10	54.54	56.57	60.37

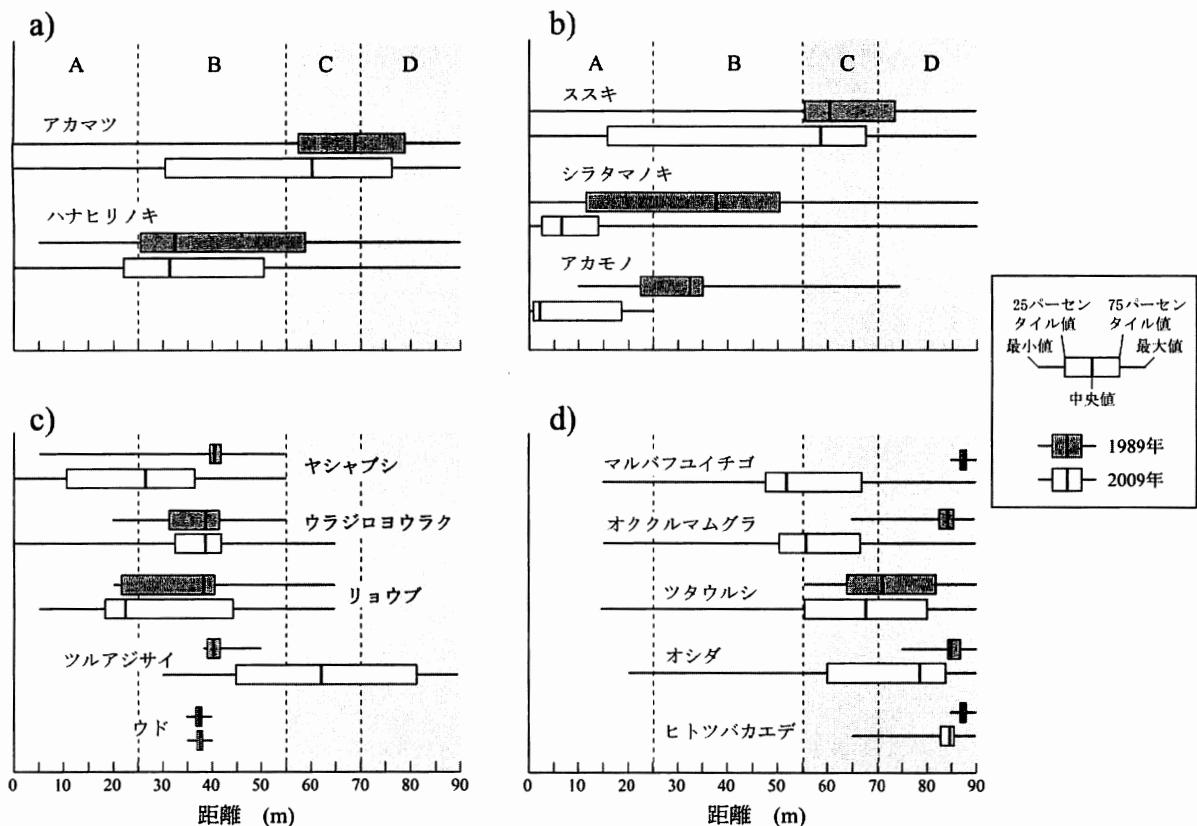


図4 各種個体群の分布変動

距離はベルト・トランゼクト南端からの距離を示している。灰色で示した55m～90mの部域は1888年泥流上にある。A～Dは調査区グループ名を表しており、それぞれの位置する範囲が破線で区切られている。

年泥流の両方に分布していたが、2009年になると、分布の中心が1954年崩壊地の南端方向に移り、1888年泥流上での占有面積が著しく低下した（表2、図4-b）。これと反対に、オシダ、マルバフユイチゴ、オククルマムグラなどの多くの植物は、1989年には1888年泥流にのみ分布していたが、2009年になると1954年崩壊地に分布を広げた（図4-d）。

最後に、ヤシャブシ、リョウブ、ウラジロヨウラクなどの植物は特有な分布の動きを示した（図4-c）。これらの植物はいずれも1989年の調査時には、1954年崩壊地における1888年泥流との境界に近い周縁部にのみ分布していた。2009年になるとヤシャブシは1954年崩壊地のより南側へと分布を拡大させた。一方、ウラジロヨウラクやリョウブなどは1954年崩壊地のより南側と1888年泥流内の両方向に分布をのびた。ツルアジサイは周縁部から1888年泥流内に分布を大きく拡大し、分布の中心が1888年泥流上に移った。ウドは周縁部でのみ分布を続けた。

考察

1954年崩壊地における遷移進行

1954年崩壊地と1888年泥流では物質が堆積したきっかけが異なるが、堆積物はともに磐梯山の山体を構成していた火山岩とそれらの粉砕物の混合であり（大矢・羽田, 1955; 丸田, 1968）、植物が定着するための底質として大きな違いはない。従って、1954年崩壊地における遷移は、先行する1888年泥流上の遷移と同じ軌跡をたどる可能性が高い。本研究において、実際に20年間の組成変化をDCA法により解析した結果においても、1954年崩壊地のうちの1888年泥流から離れた調査区の組成上の位置の変動には、その傾向が認められた（図3）。

種ごとに個体群の量や分布域の変動を見た結果からは、20年前に1954年崩壊地上に多く見られた種の量が減り、1888年泥流上の群落に見られた種が1954年崩壊地上で増えていることが分かった（図4-b, d）。従って、1888年泥流から離れた調査区における1888年泥流上の群落への組成上の接近は、この量的変動の結果であると推測できる。さらに、これらの種においては、量の減少あるいは増加に伴って個体群の分布域の縮小や拡大が起こり、それらは、ともに1888年泥流から離れる方向へと、方向性をもって生じていた。この結果は、1954年崩壊地に新たに侵入した種の量が1888年泥流に近いほど多く、この新たな侵入により、前侵入種が競争的に排除されつつあることを示している。Makita (1973)は1954年崩壊地における初期植生構成種のうちのいくつかの種の量が、1888年泥流上の植生からの種子散布量によって場所的に制限されていると述べている。本研究で新たに侵入した種はそれより遷移的に進んだ群落を構成するものであるが、これらの植物の量の空間的な変動も種子散布量の勾配によって生み出された可能性がある。このように、遷移進行が種子散布によって制限される現象は、他の一次遷移の例でも報告されている（McClanahan, 1986; Fastie, 1995）。

周縁部植生の遷移と働き

一方、1954年崩壊地にあって、1888年泥流との境界に近い周縁部の群落の組成上の位置は、1888年泥流上の群落とは明らかに異なる方向に移動していた（図3）。この場所の群落については、1989年の時点でも組成的に特異であることが指摘されていたが（Tsujiura and Toyoda 1993）、その後20年の経過によって、隣接するアカマツ林とは異なるコースをたどって遷移する可能性が高まった。さらに、DCA法による解析結果からは、1888年泥流との境界から離れた群落でも、若干ではあるが、周縁部の群落と同方向に組成が変化する様子が見て取れた（図3）。群落を構成する種の個体群の動きを調べた結果からは、これらの現象が、いくつかの種が1989年に周縁部にのみ出現した後にそこで量を増やしたこと、あるいはそこを起点として周囲に分布を拡大した結果であることが示唆された（図4-c）。

1954年崩壊地におけるこの周縁部は、北方に向かって流れ出て堆積した崩壊土砂の末端に位置するため、北に向かって傾斜した斜面となっており、この点は他の調査区と異なっている（図2）。地形が遷移進行に影響するとする例はこれまでも報告されている（eg. Abe et al., 2002）。しかし、本研究で見られたように、周縁部の個体群が傾斜地を越えて拡大している事実を考慮すると、この群落は地形のみに対応した群落であると結論づけることはできない。

一般に、森林が攪乱を受けて植生が乏しくなった場所の中では、周辺の攪乱を受けていない森林に近い場所の方が離れた場所より、光や水条件の上でより穏やかになることはこれまでも指摘されている（Bazzaz and Wayne, 1994）。本研究における1954年崩壊地上の周縁部における特有な植生も、隣接する1888年泥流上において既に高さ20mに達するアカマツ林が形成されていることから、同様な物理的条件の緩和の影響を受けて成立した可能性が高い。

周辺植生の存在のような生物的要因の影響を多く受けて侵入・定着した種の場合には、地形などの場所に特異的な条件のみに対応して定着する場合と違って、分布域が当初の場所に止まるとは限らない。本研究において周縁部に侵入の起点を持っていたヤシヤブシは高木種であり、成長して樹冠を拡大することによって、物理的に緩和された条件を、より初期的な状態にある1954年崩壊地の中心部方向に作り出しているものと推測できる。これによって、樹冠下近辺への他種の侵入が促され（Clements, 1928; Callaway and Walker, 1997; Callaway, 1998）、そこは遷移進行の核（Yarranton and Morrison, 1974; Del Moral and L.C. Bliss, 1993）となる。その結果、1888年泥流上のアカマツ林を縁取るように形成された林の占有域が、1954年崩壊地の中心部方向に拡大した可能性がある。

既に1954年崩壊地内には広くアカマツが分布しているので（Makita, 1973）、このヤシヤブシが優占する群落は1954年崩壊地を覆い尽くすことはないが、アカマツの樹冠の分布もまだ連続しているわけではない。また、これらのアカマツの樹高は10m程度に達している。従って、これらのアカマツの周囲に、1888年泥流との境界付近と類似した物理的に緩和された環境が今後形成される可能性がある。その場合には、1954年崩壊地の周縁部に見られるような群落が、今後これらのアカマツが優占する小群落の周囲にも形成されるかもしれない。

本研究から、1954年崩壊地の周縁部付近の群落は中心部の群落とは異なる遷移コースをたどり、さらに周辺植生にも組成的な影響を与えていることが示唆された。吉井（1949）は1929年に噴火した駒ヶ岳の軽石流上の植生を調査し、噴火の被害を免れた植生との境界付近では、遷移の進み方が異なることを指摘した。しかし、そのような場所が時間的、空間的に継続して研究されることはなかった。遷移研究においては、遷移開始時期が異なる複数の場所を調べることによって、遷移の大筋を把握することができる。しかし、この場合には、なるべく均一な植生を対象として遷移系列をまとめ

る傾向があり、不均一性を生じる元となった小面積の群落は対象から除かれがちである。しかし、本研究は、この面積的には劣る特有な群落が、大面積の群落と相互に関係しながら (Park et al., 2005)、固有な軌跡を保って遷移し続けることを示唆しており、今後注視すべき対象であることを示している。

引用文献

- Abe, M., J. Izaki, H. Miguchi, T. Masaki, A. Makita and T. Nakashizuka (2002) The effects of Sasa and canopy gap formation on tree regeneration in an old beech forest. *Journal of Vegetation Science*, 13: 565-574.
- Bazzaz, F.A. and P.M. Wayne (1994) Coping with environmental heterogeneity: the physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. In: Caldwell, M.M. and Pearcy, R.W. (eds.) *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above- and Belowground*. pp. 349-390. Academic Press, San Diego.
- Callaway, R. M. and L. R. Walker (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78: 1958-1965.
- Callaway, R. M. (1998) Positive interaction among plants. *Botanical Review*, 61: 306-349.
- Clements, F.E. (1928) *Plant Succession and Indicators: A Definitive Edition of Plant Succession and Plant Indicators*. H.W. Wilson, New York.
- Del Moral and L.C. Bliss (1993) Mechanisms of primary succession: Insights from the eruption of Mount St Helens. In: Begon, M., Fitter, A.H. (eds.) *Advances in Ecological Research* 24. pp. 1-66. Academic Press, San Diego.
- Fastie, C.L. (1995) Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 76:1899-1916.
- 広木詔三 (1978) 裏磐梯における二次泥流上の植物群落. 吉岡邦二博士追悼植物生態論集, 346-355.
- Hiroki, S. (1979) Ecological studies of the plant communities on the Urabandai mudflows. *Ecological Review*, 19(2): 89-112.
- Makita, H. (1973) Plant invasion upon newly-born surfaces: an example from the Bandai-san Meiji crater, Fukushima prefecture. *Science Report of Tohoku University. 7th Series Geography*, 24:11-24.
- McClanahan, T.R. (1986) The effect of a seed source on primary succession in a forest ecosystem. *Plant Ecology*, 66: 175-478.
- 丸田英明 (1968) 裏磐梯泥流に関する若干の考察. *地理学評論*, 41 : 465-469.

- 大矢 暁・羽田 忍 (1955) 磐梯山カルデラ壁の崩壊. 地質学雑誌, 61: 87.
- Olson, J.S. (1958) Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan. *Botanical Gazette*, 119: 125-170.
- Park, A., D. Kneeshaw, Y. Bergeron, and A. Leduc (2005) Spatial relationships and tree species associations across a 236-year boreal mixedwood chronosequence. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(3): 750-761.
- Peet, R.K. and N.L. Christensen (1980) Succession: a population process. *Vegetatio*, **43**: 131-140.
- Sekiya, S. and Y. Kikuchi (1980) The eruption of Bandai-san. *The Journal of the College of Science, Imperial University, Japan*, 3: 91-172.
- Tansley, A.G. (1936) *British Islands and their vegetation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ter Braak C.J.F. and P. Šmilauer (2002) *CANOCO Reference manual and Cano Draw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Tsujimura, A. (1984) Ecology of *Carex oxyandra* 1. the habitats and community on the mud flow in Mt. Bandai. *Bulletin of the Yamagata University, Natural Science*, 11:101-108.
- Tsujimura, A. and M. Toyoda (1993) Development of the forest edge community on a mud flow on Mt. Bandai. *Ecol. Rev.*, 22: 179-184.
- Yarranton, G.A. and R.G. Morrison (1974) Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journals of Ecology*, 62: 417-428.
- 吉井義次 (1939) 火山植物群落の研究(1). *生態学研究*, 5: 204-217.
- 吉井義次 (1942) 駒ヶ岳爆発後の植物群落. *生態学研究*, 8: 170-220.