植物群落の遷移に関する理論的考察

東京教育大学菅平高原生物実験所 林 一 六
千葉大学理学部生物学教室 沼 田 真

Ichiroku HAYASHI* and Makoto NUMATA** : Theoretical Consideration on Plant Succession

1. 遷移学説の展望

植物遷移は群落を構成する種の入替りをとおして群落が移りかわることをその主な内容とする。ある立地で時間の経過と共にしばしば構成種が入替るということが普遍的事実として植物学者の注意を惹いたのは、かなり古くからであった。しかしなんといつてもそれを科学的対象としたのは WARMING (1891)¹⁾ 以後で、彼の仕事からさらに COWLES (1899)²⁾, CLEMENTS (1916)³⁾ に至って古典的意味での遷移学は完成したといつてよい。砂丘とか沼地などの植生が移り変っていく現象がフィールドエコロジスト達の注意を惹いたのは容易にうなづける。とくに WARMING は遷移と土壤生成の問題を論じたのみならず、気候と土壤の変化しない状態での植生の変化を論じ、生活型や散布型の問題までも論じている。それらを論じた著作の中で種の起源についてのべていることについて、CLEMENTS は遷移に関しては間接的な関係をもつに過ぎないといっているが、実は後にのべるように遷移を考察するにあたって種の進化の問題は重要な条件になってくるのである。ところで一方、当時地上に広がる植生に相観的単位のあることも観察されていた。たとえば SCHIMPER (1898)⁴⁾ は気候的群系 (klimatische Formation) と土壤的群系 (edaphische Formation) に分けたりした。とくに CLEMENTS は動群系 (associates) の見方をとりいれて、遷移と群落単位の種類を結びつけた。このようにいろいろな群落が時間的系列によつて並んでいるという認識は、その後極相 (climax) をめぐつてたびたび論議されることになる。

そして地上にあるすべての群落は遷移の一ステージであるとして植物群落は生成、発展するものであると考えた CLEMENTS は、すべての群落はある気候のもとでは単一の安定した群落 (極相) に発展していくという説を唱えた。そして遷移を、一つの気候のもとで一つの極相に向つて生成・成熟・発展する organic entity の生活

史になぞらえた。

1916 年のモノグラフ “Plant Succession” の中で裸地への植物の移住から定着、成長、さらに競争による植物群落の生成発展をのべている。

その中でとくに遷移が始まる前の裸地の成立について詳細な説明を加えている。明らかに群落成立の前提である立地の生成から遷移を説き起している。ここで注意すべきことは、CLEMENTS が遷移を地上部植生の動態にのみ限っていないことである。このことは後にのべる生態系の運動という考え方との関連で考えてみるとよい。遷移を起す要因として、まず侵蝕、堆積、隆起、沈降などの地形要因を論じたのちに土壤的、気候的、生物的要因による裸地の生成をのべている。そして、裸地への植物の定着と、その結果生ずる環境形成作用による群落の成立、極相への発展を説明する。のちの章で植生の構造と単位、発展の方向、遷移系列の分類、遷移研究法とつづくのであるが、主として前半の極相成立までの遷移の説明をみるならば、彼が遷移を、群落の成立する前提である無機的環境までもを含めて考察していることがわかる。これらのことを考えると、土壤条件に依存する群落があつてもある気候的条件のもとでは長い間に土壤条件それ自体が変化して気候的極相に収束していくと彼が考えたのもうなづける。その中で、遷移が開始される立地の初期状態によつて一次遷移、二次遷移を分けた。前者は熔岩流の上とか、湖底が陸化された際のように全く生物を欠く場所からはじまる遷移をいい、後者は既成の群落が破壊されたあとのように生物体が残っている場所からの、いわば途中からの遷移をいう。そして遷移の各段階を遷移系列 (sere) とよんだ。しかしその後イギリスの生態学者 TANSLEY (1920)⁵⁾ はこの単極相説とそれを支える進行的な自発遷移説 (群落内部、とくに種間の競争に遷移の原因を求める autogenic succession) を批判し、一つの大気候のもとでもいろいろな極相があるし、また森林がある外的要因によつて草原に退行すると

* Sugadaira Biological Laboratory, Tokyo Kyoiku University, Sugadaira, Nagano-ken.

** Department of Biology, Chiba University, Chiba.

する他発遷移（群落の外に遷移の原因を求める *allogenic succession*）を主張した。それらの批判に対して CLEMENTS は極相の一つ前の段階で比較的安定を保っているような亜極相 (*subclimax*) や本来極相になるべきところが環境の妨害によつて他の植生におき代えられている妨害極相 (*disclimax*)、また局部的な気候とくに水分条件によつて極相よりすすんだ段階や手前の段階が出現するのをそれぞれ後極相 (*postclimax*)、前極相 (*preclimax*) と呼んだりした。TANSLEY のような立場を CLEMENTS の単極相 (*monoclimax*) 説に対して多極相 (*polyclimax*) 説というが、後者の極相の中には火入れによるもの (*fire climax*)、刈りとりによるもの (*mowing climax*) など含まれる。

このような極相をめぐる二つの対立した意見に対してもう一つの考え方が出された。それは群落の構成種が主要な環境勾配に応じて変化することを主張した WHITTAKER らによつて提出された。WHITTAKER (1953)⁶⁾ の極相パターン説 (*climax pattern hypothesis*) は、群落をその環境に最もよく適応した個体群の複合とし、それが環境の変化に対応していくつかのパターンに分かれるとした。したがって極相はそういつた連続したパターンの一つであるとしたのである。それは、遷移を先駆種からなる始相から極相種からなる終相への連続した共同体とみなす立場すなわち植生連続体 (*vegetational continuum*) 説にたつた遷移観である。そこでは、遷移の各ステージとされている群落は環境勾配に沿つた各種個体群分布の複合とみなされる。

いずれにしてもこれらの論議は植物的自然の把握の仕方をめぐるものであり、現在でも十分解決されたとはいえないものである。しかし、こうした今までの遷移学が確認している諸点は次に述べる事柄である。すなわち、① 遷移は植物群落の移り変りをその主内容とするが、同時に群落を成立させている無機的環境の変化と切り離すことができない。② 存在するすべての群落は遷移の一段階である。それぞれの気候条件のもとで、最後は変化がゆるやかになり、長期にわたつて安定した極相群落となる。③ 遷移の開始される立地の初期状態によつて一次遷移、二次遷移を分ける。④ 群落動態を支配する力としていくつかあるが、その作用因が群落内部にある場合と外部にある場合とによつて自発遷移と他発遷移に分けられる。⑤ 遷移の母体を単位的な群落とみるかまたは種社会の複合体である植生連続体とみるかという二つの極めて異なつた基本的立場がある。

さて次に、前にのべた単極相か多極相か、または遷移に退行遷移をみとめるか否かの論議についてまとめてお

こう。先に CLEMENTS の説を紹介した際にのべたように、彼の単極相説はきわめて長い地史的時間を単位として考えられているのに対し、多極相は比較的短い時間を単位に考えているともいえるであろう。もつとも、全部を実験にかけることができないので仮説の域を出ない点がある。しかし CLEMENTS らのように、biome 的な社会有機体を遷移の母体と考える立場からは、単に時間のスケールだけでなく、多極相というのは考えられぬことである。これに対して WHITTAKER (1953)⁶⁾ のような植生連続体説にもとづく極相パターンという考え方にたてば TANSLEY (1920)⁵⁾ や NICHOLS (1923)⁷⁾ のような多極相はむしろあたり前のこととなり、この際当然極相というものの概念規定がちがつていることになる。退行遷移をみとめるかどうかは、今もなお元気に砂丘の研究をつづけている WILLIAM S. COOPER が 1926 年の画期的な論文 (COOPER, 1926)⁸⁾ において植生のすべての変化が遷移であるとして提起されたのであるが、これも連続体説の立場にたてば容易にみとめ得ることである。連続体説は GLEASON (1926)⁹⁾ から明確な主張となつてあらわれてきたのに対して、遷移説はこれとは別に単極相対多極相、進行遷移対退行遷移といった問題意識で扱われてきた。しかし後から考えると、結局は社会有機体説対植生連続体説という二つの基本的立場から派生した問題であつたことがわかるのである。

次に、前述の自発遷移、他発遷移についてもう一度ふれておこう。この問題は現在においても遷移学の核心をなすもので、群落動態のメカニズムを明らかにすることによつて両者を統一的に理解することができるであろう。しかし現時点で少なくともいえることは、群落の動態はさまざまな外的要因に対する植物の側の反応によつて結果されるということである。そういう意味ではいかなる遷移もすべて自発遷移というべきである。しかしながらその地域の気候以外のなんらかの作用が働いて遷移が起つたとすると、それを結果的に他発遷移と呼んでいることになる。この場合もある外的要因についての植物の側の反応があつてはじめて遷移が起るのであるから、この点における理論的解明が必要となろう。

このようなことを考えるとき BRAUN-BLANQUET und JENNY (1926)¹⁰⁾ が中央アルプスの高山帯植生と土壌との間にみられる遷移関係を解明した有名な例を思い出す。つまり石灰岩のうえに *Carex firma* の優占する群落が入りこんで、母岩の侵蝕がすすみ酸性の腐植がたまり pH が下つてくると、*Elyna myosuroides* や *Agrostis alpina* の群落にかわる。その後酸性腐植はほとんど塩基を溶脱して、腐植と A, C 2 層の岩礫からな

るレンジナになると、極度に好酸地生 (acidiphilous) なスゲの *Carex curvula* の優占する群落にかわつてこれが高山帯の極相植生となると同時に、土壤も極相の土壤となるというのである。ここにみられるのは単なる自発か他発かではなく、環境作用と環境形成作用をとおしての植物と環境との間の相互作用である。

いずれにせよ、この群落動態のメカニズムを一層明らかにすることが現代の遷移研究に課せられた課題の一つといえよう。先にのべたように植物群落が単極相に向つて収束するものであるか、それとも一つの気候のもとにいくつかの極相が存在するものであるかという問題とは別に、具体的に問題追求ができるという点で種の入替りが早く起る初期の二次遷移に生態学者の注意が向けられていつた。また遷移に伴う環境条件、とくに土壤の変化などについての研究が行なわれるようになった。

2. 主体—環境系の変化

戦後主としてアメリカの生態学者によつて農耕地放棄跡や湖床 (lake bed) の上などの遷移の研究が盛んになつて、ようやく具体的記載と実証を伴つた実験的遷移学の時期に入つた。このような研究は、まず遷移現象を種の交代を主に記載するという方法ですめられ、それは現在まで続いている。ある立地が時間の経過と共に自然に種が入れかわるということは確かに興味あることであるが、その後群落の社会構造の変化として分析し記載していく研究へと進んだ。わが国ではこの方向からのアプローチとして、東北地方の森林植生や北海道の火山植生を研究した吉岡 (1952~1954¹¹⁾, 1966¹²⁾), 二次遷移初期について沼田ら (1955¹³⁾, 1956¹⁴⁾, 1958¹⁵⁾, 1961¹⁶⁾, 1968¹⁷⁾), 中国地方のシイ林の遷移を研究した堀川・奥富 (1957)¹⁸⁾, 伊豆大島の火山噴出物や桜島の熔岩流の上の遷移を研究した手塚 (1961)¹⁹⁾, 田川 (1964)²⁰⁾, 1965²¹⁾, 1966²²⁾) などがある。

奥富らは山陽中部に成立するシイ林のシイ総本数に対する老木数の % をはかり、その 20% 間隔で 5 つの stand に分け、それぞれの基底面積 (basal-area, BA), 胸高直径 (DBH), 密度の関係を検討し、遷移に伴つて平均 DBH の増大と密度の減少, BA が増大—最大値—減少を示すことを明らかにした。田川は桜島の噴火の年代の異なる熔岩流上の遷移を種類組成の変化として記述したのちに個体の分散様式や、類似度指数などを用いた群落構造についての解析を加えた。さらに植物の移動, 散布, 侵入の方法や能力を seed trap によつて検討した。

一方、二次遷移の研究は千葉大学を中心に行なわれ

た。沼田らは人工的に裸地を作る実験的研究で、早いテンポで種の交代が起る実態を記述した。そののち遷移に伴う群落の体制化を論じ、先駆種であるブタクサの草丈の重層化、個体の分布様式の集中分布からランダム分布への変化、生活型組成の変化などを明らかにした。その後沼田は、一方では二次遷移の初期群落の成立母体である埋土種子集団の解明と同時に、イネ科草本期の遷移上の意義、草本期から木本期への移行の原因を究明する研究に向つた。

これら一連の研究は、遷移を群落体制の変化として解析している点では現代遷移学の一つの柱となり得たと思う。これらの研究から種の交代の様相はかなりはつきりとわかつたと同時に、とくにそれを生活型組成の変化として扱ったことは大きな意味をもつといえよう。一年生草本、越年生草本、多年生草本の群落へと遷移することはすでに WARMING が指摘してから久しいが、この単純な事実ののちにのべるように草本群落の遷移の度合を示す遷移度の基礎となつた。

一方、門司 (1954)²³⁾ は、かつて植物群落学について次のような立場を表明した。すなわち“われわれは或る群落の構成員として、或る環境下に或る植物が物質を生産しそれを一定の割合で消費し、また種々の形態に蓄積する主体的営みを基礎にして植物相互の社会的関係を明らかにしていくのが植物群落生態学、ひいては植物社会学の基本的方向であると信ずる”。この立場は当然遷移研究にも適用され、群落内の光条件とそこでの植物の成長とが理論的に考察された (MONSI and OSHIAM, 1955)²⁴⁾。とくに下安定的草原に例をとり、草原群落の中に生えた木の陽葉と陰葉の生産力と光条件について考察し、同様な条件下での木の成長曲線を求める作図法を説明した。同様の観点から稚樹の成長による草原の破壊や、森林内部の光条件と樹種の耐陰性のちがいから遷移についても説明を加えた。この方向からの研究は野本 (1956)²⁵⁾ によつてブナ、ミズナラ林でなされた。彼はブナとカンバの各照度条件下での成長のちがいの上に、いくつかの仮定を加えてミズナラ林からブナ林への遷移を推論した。また他方、わが国の生態学に大きな影響を与えることになつた陸水学者 LINDEMAN (1942)²⁶⁾ は、TANSLEY の生態系という概念を指導理念として湖沼の研究をし、その概念の有効性を立証した。LINDEMAN の仕事や ODUM (1953)²⁷⁾ らの生態系研究法は、生態系の観点に立つた一つのアプローチであるが、それが生態系生態学としてわが国に受け入れられた。これは植物群落のみならず動物や無機的环境をも含めた一つの系という自然認識の立場を確立させた。それがその後生物経

議論を掲げる立場へ強力に発展していくのだが、この立場からすれば、遷移はそうした生態系の運動とみなされた。すなわち生物と非生物的環境の統一としての系の発展を遷移とみなしたのである。これによれば、生態系を構成する土壌、水、その他の要因が遷移と共に変化しつつそれがまた系内部における生物を規定するという現象を、とくに物質やエネルギーの流れから明らかにしていくのである。前述の、大島で火山性の遷移を研究した手塚 (1961)¹⁹⁾ や北八ヶ岳で森林植生を研究した木村 (1963)²⁸⁾ の業績はこの系列のものである。外国では CROCKER and MAJOR (1955)²⁹⁾、OLSON (1958)³⁰⁾、ODUM (1960)³¹⁾、OVINGTON, HEITKAMP and LAWRENCE (1963)³²⁾ などがある。手塚はその報告の中で、遷移の進行に伴う土壌有機物の量の増大とそれに伴う窒素をはじめとする無機塩の増大を報告している。そして、その中で遷移のきめ手となる要因として、裸地から rock desert までは土壌条件を、そののちは光条件をあげている。

このようにして遷移の進行に決定的に作用する要因を無機的環境の側に帰させる考え方は、上にのべたような生態系の運動という考え方から当然導かれる。このようにして遷移を生態系の運動として土壌、水、無機塩類、光条件などとともに一次生産や二次生産の動きなどを調べるという方法は、系における物質生産とその収支、またはエネルギー収支の研究とともに大きく進歩してきた。たしかに群落の構造が発達し複雑化するにつれて、その立地の現存量も増し、それにつれて窒素をはじめ多くの塩類の立地への流入が起る。そういう過程は、系の自己増殖運動とみることもでき、そのメカニズムを探るのは興味ふかい。裸地的立地への植物の侵入と、それによる光合成、すなわち太陽エネルギーの同化とその同化機構の拡大再生産は、遷移過程のもう一つの側面である。植物群落は種の交代によつて群落全体としてはより効率のよいエネルギー固定系に移つて行き、やがてそれも同化量に比して呼吸消費の多い、いわば効率はそれ程よくないが安定した系に収束していくのであると考えられる。しかしながらこのような生態系としての立場からは、どういう種が交代するのかという、種を中心にした見方は後退していったと考えてよいだろう。ところが生態系の概念はそれを用いる人々の間でその意味が完全に一致しているとは限らない。ここではわれわれは、系の主体である植物とそれの生育に不可欠な環境との相互作用系を主体-環境系と呼び、それを正しい意味での生態系として用いたい。すなわちそのような植物主体的な生態系は、等質な構成要素から成っているエネルギーや、

物質の循環のためのいれ物ではなくて、植物があつてはじめて成立する系である。しかもそれらの植物は歴史的に形成されてきたものであることを忘れてはならない。いままでも草地生態系とか森林生態系とかのように、その立地の植物群落や生活型によつて生態系を名づけてきているが、われわれが具体的に接するのはスキの優占する生態系であり、ブナやシイの優占する生態系であり、もしくはマツ類の優占する生態系である。したがってまた、おのおのの種類組成で示される遷移段階は、それぞれの優占種で明示される植物主体的な生態系であることがわかる。そこで、それぞれの遷移段階の群落の質的・量的属性が十分解明されるのであれば、さまざまな生態系を種類組成によつて表現することもできよう。さらにいえば、種類組成を一つの指標として、われわれの必要に応じたある生態系を持続させることができるであろう。そのことが応用遷移学の一つの目標でもある。そのためには遷移の起るメカニズムの解明を通して種の交代を正しく予測しなければならぬ。

それでは遷移を規制する一般的条件は何であろうか。JENNY (1958)³³⁾ は生態系の性質・状態を決める環境条件を次の五つにまとめた。

- ① 気 候 (cl)・・・その地域の気候。
- ② 生物相 (b)・・・その地域に種子を送り込み あるいは移住してくる可能性のあるすべての生物の種類。これは歴史的に決まる。
- ③ 地 形 (r)・・・地史的に決まった状態。
- ④ 初期状態 (i)・・・生物のいなかった土地から生態系が発達する場合には母岩。
- ⑤ 時 間 (t)・・・生態系の発達がはじまつて以来の時間。

これはその地域に成立する群落を決めるための条件である。たとえば一次遷移、二次遷移のちがいはこの初期状態のちがいで理解できるだろう。田川は前述の論文の中で植物の侵入の速さに影響を与える要因について考察を加え、次の点をあげている。① 種子の供給源としてのまわりの植生、② その立地（熔岩流の上）へのまわりの植生の距離、③ 風の状態、④ 土壌と地形、である。また菅平地方の二次遷移を調査した林 (1967)³⁴⁾ は、その地方の先駆群落の種類組成を決める要因として、① 破壊される群落の遷移段階、② 破壊の方法と程度、③ 破壊される季節、④ まわりの植生、をあげたが、田川の ① と ③ と林の ④ は JENNY の ② に、田川の ③ は JENNY の ① に、また ④ と ⑤ と林の ① と ② は大きな意味で JENNY の ③ と ④ に該当する。ただ JENNY のそれは、後者の作用によつて結果

された状態で示したのに対して、後者は具体的な作用因で表わしたものである。これらの要因については沼田 (1961)¹⁶⁾、沼田・大賀 (1965)³⁵⁾、DANSEREAU (1946)³⁶⁾などの考察がある。この同じ論文の中で JENNY はこれらの条件のいくつかを独立変数、従属変数に想定した場合の遷移について、思考実験で考察した。われわれは実際野外で観察実験を行ない、初期二次遷移のメカニズムを考察した。

3. 初期二次遷移のメカニズム

現実には遷移はきわめて複雑かつ多様である。そこでわれわれはまず比較的単純で、しかも実験的にそれに近い状態をつくり出せるようなある典型状態を想定しよう。そして想定された典型状態における推論と、それに近い状態での実験結果とから遷移モデルを構築し、それと現実には起る遷移現象とを比較することによって遷移の本質に迫るという方法を採用したい。

ここで想定される典型状態は、ある成立している群落を種子以外のすべての植物体を除くという方法で裸地化した状態で、これを二次遷移の出発点と定義する。ここからはじまる遷移を一つの典型とするのである。その状態もしくはそれに近い状態での遷移の観察結果を次に示そう。

表1に、日本と北アメリカの温帯低地における二次遷移の先駆種とその後の遷移系列の優占種を示す。これに

よつて上に定義した二次遷移の出発点は、同一の気候条件のもとでは沢山ある種類の中から特定の種をその優占種とすることがわかる。日本の初期二次遷移は大部分アメリカナイズされているが、北アメリカの二次先駆種では *Erigeron* など日本と共通な種や属も多い。多年生草本期の *Aster*, *Andropogon* などは日本のヨモギ (*Artemisia*) やススキなどを思いうかべることができる。生態的同位種 (ecological equivalent) というより、むしろ遷移的同位種 (seral equivalent—沼田, 1961¹⁶⁾) である。これも非常に面白い問題であるが、ここでは主として日本の各種の例について優占種の種生態を考えてみよう。

上の例で示したように、生活型で考えると一年生草本から越年生草本、さらに多年生草本へ遷移することは明らかだが、それでは一年生草本なら必ず先駆種になるかというところではない。われわれ (林・沼田, 1967⁴²⁾, 1968⁴³⁾) は最近二次遷移の初期に成立する群落の構成種の種生態を調べているが、それによると先にのべた裸地的立地への初年度の先駆種となるための条件は、① 種子重量が重く、裸地という条件下でも十分生育できる芽生えをつくること、② わが国の冬期の低温が発芽にマイナスの効果をもたらず、好適な条件が与えられると、その種子集団の発芽が一斉に起こること、③ 土壤中で種子が不適な状態におかれたとき種子の寿命が長いこと、などであつた。

もちろんこれはわが国のような温帯でしかも低地の場合の条件であつて、大気候の異なる地域ではこの条件は変つてくる。たとえば BEWS (1929)⁴⁴⁾ はその著 “The World Grasses” (p. 298) の中でサバンナの先駆種である *Aristida* は、土の中に深くまで入る根をもつた乾生植物 (xerophyte) であり、極相種はこれに反して中生植物 (mesophyte) であるとしている。

わが国で先駆種の次に来るいわば二次先駆種の越年型の種の特徴は、まず ① 種子重量が軽く、冠毛などをもつた広散布性の種子をもつ、② 芽生えの耐陰性が強く、暗い群落内部でもロゼット葉を展開し、それで越年できることである。そして次にいわゆるイネ科草本がその群落にとつて代わるのであるが、それらはいずれも多年生草本である。しかもそれらのうちでも群落の優占種となるのは種子が風散布に有利な装置をもっているススキやチガヤなどが多

表 1 二次遷移の遷移段階と優占種

先駆群落の優占種	次のステージの優占種	多年生草本期の優占種	地域と研究者
<i>Lamium amplexicaule</i> <i>Alsine media</i>	<i>Solidago hirsutissima</i>	<i>Solidago Cerothamnus</i>	New Orleans; BONCK and PEN- FOUND (1945) ³⁷⁾
ヒメムカシヨモギ メ ヒ シ バ	<i>Haplopappus divaricatus</i> (yellow aster) <i>Lechea villosa</i> (ハンニチバナ科)	<i>Eragrostis spectabilis</i> ギ ヨ ウ ギ シ バ	South Carolina; ODUM (1960) ³¹⁾
ヒメムカシヨモギ	ブ タ ク サ <i>Aster dumosus</i> <i>Aster ericoides</i>	<i>Andropogon virginicus</i>	North Carolina; OOSTING and HUMPHREYS (1940) ³⁸⁾
ブ タ ク サ アレチマツヨイグサ	<i>Solidago nemoralis</i>	<i>Aster ericoides</i> <i>Andropogon scoparius</i>	New Jersey; BARD (1952) ³⁹⁾
ブ タ ク サ ヒメムカシヨモギ <i>Erigeron strigosus</i>	ブ タ ク サ ヒメムカシヨモギ	<i>Aster pilosus</i> <i>Andropogon virginicus</i> セイタカアワダチソウ	Tennessee 中部; QUARTERMAN (1957) ⁴⁰⁾
ブ タ ク サ ユノヒログサ メ ヒ シ バ	ヒメジョオン オオアレチノギク アレチマツヨイグサ	ス ス キ チ ガ ヤ	千葉; 沼田ら (1955) ^{12~15)}
ハ ル タ シ ロ ザ	ヒメジョオン ヒメムカシヨモギ アレチマツヨイグサ	ス ス キ	菅平; 林 (1967) ³⁴⁾
イ ス タ メ ヒ シ バ	ヒメジョオン ヒメムカシヨモギ		北海道; 桑原 (1964) ⁴¹⁾

い。それではこれらの諸性質をもつた種類群がどのようにして交代していくのかを考察しよう。まず二次遷移は、その土地に埋没している種子集団からはじまるわけであるが、ブタクサ群落、ヒメジョオン群落の立地に埋土している種子集団を表2に掲げた。このように土壌中

表2 千葉市附近のブタクサ、ヒメジョオン群落の立地の埋土種子 (1m² 深さ1cm の表土当たり種子数)

種名	ブタクサ群落 (1962年12月)	ヒメジョオン群落 (1960年12月)
ブタクサ	10,000	400
アカザ	10,448	10,425
イヌビエ	232	—
エノコログサ	68	—
メヒシバ	12	50
ヒメジョオン <i>Erigeron</i> sp.	4	4,375
アレチマツヨイグサ	—	2,850

表3 二次遷移初期に優占する種の種子重量 (未発表)

種名	種子重量 (mg/100粒)
ブタクサ	442
エノコログサ	214
メヒシバ(除皮種子)	67
ハルタデ	131
アカザ	47
ヒメジョオン	2.5
ヒメムカシヨモギ	3.3
アレチマツヨイグサ	44

には多くの種類の種子があるのに、なぜ先駆群落は特定の種によつて占められるのであろうか。表3には埋土されている各種についての種子の重量を示し、図1には裸地と、地上をサトウキビに

図1 地上にサトウキビの植被がある立地と裸地との微気候のちがい

注) R. GEIGER (1965) の 150, 152 図を一部改変して描く。

その環境は温度、湿度条件において裸地のときよりはるかにおだやかになり、そのかわり光条件はわるくなる。菅平地方の先駆種の一つであるハルタデ群落の生産構造図を図2に示した。この群落の中で生育できるためには、芽生えの耐陰性が大きく、しかもその生育期のうちに生活史を終ることのない生活様式、すなわち越年生か多年生であることが有利である。表4に、菅平地方の先駆種の一つであるハルタデ、シロザ、次のステージで優占するヒメムカシヨモギ、アレチマツヨイグサの芽生えの耐陰性を示した。とくにヒメムカシヨモギはかなり暗いところでも生育をつづけられる。野外の場合はハルタ

子の重量を示し、図1には裸地と、地上をサトウキビに被われている立地の微気候を示した。この図からもわかるように裸地とサトウキビの生えている立地とでは温度、湿度などの条件が大きく異なる。たとえば、裸地の地表面の温度は日出時に約 8°C で日中には 36°C にもなるが、サトウキビの生えている立地では、日出時に 9.5°C 付近で日中でも 22°C 付近になるだけである。植被のない裸地ではその地表面でいかににげしい温度変化があるかがわかる。また裸地の相対湿度は、日出時に 70% で日中は 15% 近くまで下るのに対して、サトウキビの生えている立地では日出時に 90%、日中でも 60% を維持している。上の温度とあわせて地上の植被のない裸地がいかにきびしい微気候の激変にさらされているかがわかってる。

こういった環境条件のもとで、1粒の重さが 0.03mg くらいの種子からつくられた *Erigeron* の芽生えよりも、1粒が約 4mg もあるブタクサや約 2.2mg のエノコログサの種子からできた芽生えの方がこういった立地に群落をつくり易いことは諒解できるであろう。またメヒシバの芽生えのように根の発達の早い性質の種も有利であろう。こうして成立した先駆群落は、その立地を裸地のきびしい条件から群落内部の環境条件に変える。

図2 ハルタデ群落の生産構造図 (林, 未発表)

表4 営平地方の先駆種と次のステージで優占する種の芽生えの耐陰性 (林, 1967; 未発表)

種名	まいてから20日目の芽生えの重さの種子の重さに対する乾重比	
	照度 1,000 lux	照度 100 lux
ハルタデ	2.2	腐敗
シロザ	1.8	1.2
ヒメカシヨモギ	11.6	3.6
ヒメジョオン	9.2	8.0
アレチマツヨイグサ	2.6	1.5

注 1) 光源は日立白色蛍光灯

2) 培地: クノッブ液, pH 4.5~5.0

3) 温度: 27±1℃

図3 ヘラバヒメジョオン群落の生産構造図 (林, 未発表)

この群落では上層に葉が少なく、地表面から20cmくらいの高さに葉層をもっている。これはこれらの種が一年目の生育期にロゼット葉で成長し、花茎を出し花をつけるときにはその枝の上部には比較的少ない葉をつけるに過ぎないということによる。下層に葉の多いのはその種のロゼット葉と、ヨモギや、この群落の例でいえばヒメスバヤやナワシロイチゴなどの葉があるためである。この構造は、越年生という生活型に属するある草本の栄養成長期における群落形態の表現である。

この群落では、多年生草本の生育は先のハルタデ群落より有利である。イネ科草本期までの遷移のメカニズムは以上ようであるが、遷移の内発的要因は、歴史的に形成されてきた種の生活様式にこそ求めるべきであるというのが、この部分に関するわれわれの結論である。

二次遷移のコースで草本期から木本期への移行は草本期の中の上述のような移行とくらべるとはるかに大きい変革で、草という生活型から木という生活型へどのようにして転換するかをわれわれは目下追究している (大賀・沼田, 1965)⁴⁵⁾。沼田 (1967)⁴⁶⁾ は草と木の生態地理学的考察をこころみだが、BANCROFT (1930)⁴⁷⁾ の論じたような *arborescent habit* の検討が一つのきめてとなるだろう。以上、主に多年生草本群落の成立までを考察したが、これらの群落の中にはハギ、ウツギ類などを混えるようになり、やがてマツ類、シラカンパなどの林をへて極相に向うのである (沼田 1966)⁴⁸⁾。しかし現実には、人間による放牧、草刈り、火入れなどによつて遷移の進行がとめられあるいは曲げられてイネ科草本群落が世界的に広く維持されている。

そのような草原が日本でも至るところに広がっているが、それらは気候条件や管理の状態によつていろいろな遷移段階にある。それらを統一した指標で位置づける試みを次のべ、応用遷移学との橋渡しとしたい。

4. 遷移度と状態診断

先にのべたように、植物群落は一つの動的平衡系であつて、絶えず移り変ることをその属性としている。放置しておけば一般に極相に向つて運動を起し、また環境作用の如何によつては逆行遷移もする。したがつてわれわれが必要とする生態系を維持しようとするれば、その生態系がどの程度の遷移段階にあるものであるかをつかんでおく必要がある。

それらはその地域の極相からの隔離の程度で示してもよいが、沼田 (1961)¹⁶⁾ は遷移の進行の程度を示す遷移度 (degree of succession, DS) を考案した。これは先ののべたように遷移の進行に伴つて生存年限のより長

い種が入替っていくという事実に基礎をおいている。すなわち、ある遷移段階にある群落の種類組成を調べ、各種の積算優占度を出す。そしてそれらの種にラウンケアの生活型をもとにして生存年限を乗じ、その総和を調査地の種数で割る：

$$DS = \frac{\sum (l \times d)}{n} \cdot v$$

(l は生存年限, d はその種の優占度, n は種数, v は植被率)。

生存年限は生活型によって Th : 1, Ch, G, H : 10, N : 50, M, MM : 100 とする。

これによって全国に散在しているさまざまな遷移段階の草地を共通な指標で比較できるようになった。図 4 に

図 4 日本の主な草地植生の遷移度からみた位置づけ (沼田, 1968)⁴⁹⁾

注) 1: ヒメジョオン型 2: シバ型 3: ワラビ型
4: ススキ型 5: ネガサ型 6: ササ型

さまざまな草種が優占する草地とその遷移度との関係を示す。この指標をもつてわれわれが必要とする群落からの方向にどのくらい進んでいるのか、また退行しているのかを判断することができる。

利用する側からいえば、たとえば草地が過放牧であるか、もつと放牧強度を増してもよいのか、といった草地の状態診断基準として利用することができる。またこのような群落動態の度合を示す指標と立地の生産性の間の関係がつけば高い生産性をもつ遷移段階に維持するための対策も立つであろう。さらにこれらの種類に家畜の嗜好性の程度を加えると、草地の経営診断ともつながるであろう。

5. 農林業における群落遷移の意義

いままで遷移についてその典型的状態を想定して考察してきた。しかし群落動態を律している要因は特殊な条件のもとではそれに応じて作用する。すなわち、造林地、人工草地、耕作地においてもそこにかかる群落の移り変りは一つの遷移である。

たとえば、耕地は絶えず人為的作用している生態系で

特別な目的のために管理されているが、そういった作用に対応した雑草群落が成立する。農林地における応用遷移学の役割は、そうした条件下での雑草群落の消長を予測したり、状態診断をしたりすることにある。すなわち雑草の発生予測はその目標の一つと考えてよい。ここにいる雑草は作物 (畑作物, 牧草, 林木などを含む) に対する概念で、耕地, 草地, 林地における非作物を意味する。Weed tree からさらに weed fish などといういい方のあることを想起しよう。そういった雑草の発生予測をいかに行なうかということであるが、ここでは耕地雑草を例にして考察しよう。

耕作地は耕起と除草によつて絶えず二次遷移の出発点かそれに近い状態にまで戻されている。したがってそういう条件によく適応した種が群落を作り易い。その場合の適応はもちろん生活史をとおして行なわれていなければならない。われわれは、耕地に優占群落をつくり易い種について発芽特性を中心に検討しているが、それによると一般的と考えられる耕地雑草群落の優占種の特徴は、① 一年生草本であること (まれに越年生)。② 種子生産が多く種子が散布に有利な装置 (冠毛など) を持たない。③ 種子集団を構成する一粒一粒の種子の生理的状态に幅があり、そのため種子集団の発芽が一斉でないこと、などにあつた。とくに ③ は重要で、生産され、地上に落下した種子が一斉に発芽してしまつては、耕作と除草によつて土壌中の種子集団が消費されてしまう。したがって耕地雑草の種子集団の発芽特性は、きわめて長い間発芽もせず死滅することなく、しかもいつでも発芽しうる態にある種子を多数土壌中に埋藏しておくことである。このことが耕作、除草という条件のもとで群落をつくるための必要な発芽様式である。たとえば、耕地雑草の性格の強いシロザと、耕地雑草ではないヒメムカシヨモギの最適条件下での種子集団の発芽様

図 5 ヒメムカシヨモギとシロザの種子集団の発芽様式 (林, 未発表)

注) 25°C, 7,000 lux 光照射条件

式を図5に示した。これは各種について生産した種子数から400粒をとって、そのときの最高発芽率に至るまでの日数を調べたものである。この図からもわかるように、各種を最適発芽条件下におくと、ヒメムカシヨモギではまいて最初の発芽個体が発芽してから4日目くらいでその時の最高発芽率に達してしまうのだが、シロザでは30日目をやつとその時の最高発芽率に達する。

このことは、シロザでは種子集団を構成する一粒、一粒の種子がさまざまな生理的エージにあることを示している。このような種子集団内のエージ組成を規制する要因は何であるかは不明だが、種子集団の発芽様式は種に固有である。このように地上に落下してからその種子集団がどのように発芽するのであるかということは耕地という環境条件での群落成立の可否を決める。これは発芽期に限った1例に過ぎないが、群落成立をそういった生活様式の特徴とその環境とから予測するという方法は、遷移研究の立場と同一である。このようなデータの集積によつてある立地である与えられた条件のもとにどんな群落がいつ、どんな状態で発生するのかを予測することができるであろう。これは除草剤使用の際の目安となるはずである。とくに、耕作地という環境のもとでは生育できる種はかなり限定されている。そのいくつかの種について発芽、生長、開花反応を調べ各種のいつの段階にどういう対策を立てるかについてデータを集積しておくことが必要である。

耕地雑草の特性を上に掲げたが、雑草そのものも極めて流動的であつて、沼田(1962)⁵⁰⁾が前に指摘した野草→人里植物→雑草のコースにしたがいながらも、除草剤によつて一年生雑草が駆除されると、多年生の畦畔雑草が耕地雑草化するような可能性を生ずる。わが国でも今日多年生雑草が重要な課題になつていゝるが、その生態学的問題についてはべつの場合に論ずることとしたい。

草地についても全く同様なプリンスプルがあてはまるのだが、先に遷移度のところでのべたように森林に向つて進む遷移をどのようにしてわれわれの必要とする遷移段階に管理しておくかという問題がある。草地はふつう人工草地と自然草地(野草地)に分けられるが、いずれにしても最も有効な遷移段階はいつの時期であるかを遷移度のようなものかその他の方法を用いて決めねばならない。このことは沼田(1962)⁵¹⁾が草地の状態診断法として提案したことがあるが、それは草地の遷移度(DS)を基礎とし、ここに草の嗜好性(palatability)の階級を入れて、草地状態指数(IGC)としてスライドさせるのである。韓国の朴奉圭(1965)⁵²⁾は沼田のDSとIGCを韓国の草地について算出したが、日本の草地との比較

の点で興味ふかいデータを提供した。

また今日IBP(国際生物学事業計画)では世界各国の生物群集の生産力を測定・比較する仕事を行なつてゐるが、その場合も扱う群落の遷移上の位置を遷移度のようなもので示す必要がある。遷移と生産との関係については沼田(1966)^{53,54)}が示したような関係があり、各遷移段階の優占種のモードというべき標準状態(typical status, TS)がはつきりきまると、それとのプラスあるいはマイナスの方向への距離(ecological distance, ED)によつて優占種の生産力曲線の位置を推定することができる(図6)。

図6 遷移の進行にともなう現存量の変動と外力の大きさ、各遷移段階のTSなどの関係

- 注 1) $D_1, D_2, \dots, D_n$ は優占種, G は群落の現存量, D_n は極相種
2) 外力の C は気候要因, B は生物, E は土壌要因。極相になると B, E の作用は小さくなり, C だけに規定された形になる。(沼田, 1966)^{53, 54)}

さて遷移が森林にまで進めば、その変化は緩慢になるので、林業と遷移とは関係がうすくなるようにみる人もある。しかし現実には造林の際に古くから行なわれている林地の地捨てや手入れは遷移を退行させ、特定の種の個体群を維持しようとする努力に他ならないし、また天然更新による林の仕立てというような場合には遷移がもつとも重要な基礎となる。

さてこういつた方面とは別に、その地方の極相とそれに向う途中相の群落は、その立地の気候と土壌を総合的に示す有効な指標となろう。これはその地域の環境をそこに自生している種の組合わせによつて判定しようとする立場に立つものだが、これに時間的要因を加えることによつてより一層正確になろう。たとえば沼田はブラジル北東部の植生調査のさいに、とくに原植生(熱帯降雨林)ののこつていない海岸部の森林帯(現実にはサトウ

キビなどの畑になつている)の判定を, そういう地域の pioneer tree である *Didymopanax morototoni* を手がかりにして行なつた(沼田, 1968)⁵⁵⁾。すなわち, ある地方の遷移過程こそはその地域の環境条件の総合的指標となる。その指標をいかに深く読みとるかは生態学的研究の深さにかかっている。そういう意味でわれわれがある地域の一連の遷移相を保護し, その地域の気候と土壌条件の指標として持つならば, その土地の土壌保全や, その土地にどういふ樹種を育てるのが適当か, またどんな草地を造成したらよいかといった問題の解決に有効な基礎を与えることになる(cf. ELLENBERG 1951, 1952)⁵⁶⁾。

さていままでも植物群落の遷移について検討してきたが, 植物的自然はその本質において動的であることがわかつた。しかもこの動的平衡状態はきわめてわずかな圧力でもさまざまな方向に動くのである。もしいささかでもこういった植物的自然にかかわる内容をもっている産業は, そのバランスに意を注がねばならない。

最後にもう一度基本的な点に立ち帰つてみるならば, 太陽エネルギーの最初の固定系である植物群落はいろいろな条件のもとで絶えず移り変つていく。この地球を覆っている移り変りやすい植被を世界的にみて最も有効な固定系, すなわち遷移段階に向わせ, 維持するのはどうしたらよいかということを明確にするのが応用遷移学の大きな目標である。

引用文献

- 1) WARMING, E.: De psammofile Vegetationer i Denmark. Fest. Nat. For. Kjöbenh. (1891).
- 2) COWLES, H. C.: The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. Bot. Gaz. 27, 95~117, 167~202, 281~308, 361~391 (1899).
- 3) CLEMENTS, F. E.: Plant succession. Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 242 (1916).
- 4) SCHIMPER, A. F. W.: Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena (1898).
- 5) TANSLEY, A. G.: The classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol. 8, 118~149 (1920).
- 6) WHITTAKER, R. H.: A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23, 41~78 (1953).
- 7) NICHOLS, G. E.: A working basis for the ecological classification of plant communities. Ecol. 4, 154~179 (1923).
- 8) COOPER, W. S.: The fundamentals of vegetational change. Ecol. 7, 391~413 (1926).
- 9) GLEASON, H. A.: The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club 53, 7~26 (1926).
- 10) BRAUN-BLANQUET, T. und H. JENNY: Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. Schweiz. Nat. Ges. 63, No. 2 (1926).
- 11) 吉岡邦二: 東北地方森林の群落学的研究 1, 2, 3, 4. 植生生態報 1, 165~175; 2, 69~75; 3, 38~46; 3, 219~229 (1952~1954).
- 12) YOSHIOKA, K.: Development and recovery of vegetation since the 1929 eruption of Mt. Komagatake, Hokkaido. 生態学研究 16, 271~292 (1966).
- 13) 沼田 真・山井 広: 雑草群落の形成過程—第二次遷移の初期段階の解析 I. 日生態会誌 4, 166~170 (1955).
- 14) 沼田 真: 雑草群落の発達—第二次遷移の初期段階の解析 II. 日生態会誌 6, 62~66, 89~93 (1956).
- 15) 沼田 真・鈴木啓祐: 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 (1958).
- 16) 沼田 真: 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 (1961).
- 17) 沼田 真・由明美恵: 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. 千葉大文理紀要 5, 143~157 (1968).
- 18) 堀川芳雄・奥富 清: 山陽中部シイ群落の発達段階について. 日生態会誌 7, 1~5 (1957).
- 19) TEZUKA, Y.: Development of vegetation in relation to soil formation in the volcanic island of Oshima, Izu, Japan. 植物学集報 17, 371~402 (1961).
- 20) TAGAWA, H.: A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, South-West Japan. I. Dynamics of vegetation. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E 3, 165~228 (1964).
- 21) TAGAWA, H.: A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, South-West Japan. II. Distributional pattern and succession. 植物学集報 19, 127~148 (1965).
- 22) TAGAWA, H.: A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, South-west Japan. III. Trap sampling of disseminules on the lava flow and the culture experiment of some pioneer mosses. Sci. Rep. Kagoshima Univ. No. 15 (1966).
- 23) 門司正三: 植物群落生態学の現状について. 日生態会誌 4, 34~35 (1954).
- 24) MONSI, M. and Y. OSHIMA: A theoretical Analysis of the succession process of plant community, based upon the production of matter. 植物学集報 15, 60~82 (1955).
- 25) 野本直夫: プナ・ミズナラ林における遷移過程の解析. 日生態会誌 6, 102~107 (1956).
- 26) LINDEMAN, R. L.: The trophic-dynamic aspects of ecology. Ecol. 23, 399~418 (1942).
- 27) ODUM, E. P.: Fundamentals of Ecology (1953).
- 28) KIMURA, M.: Dynamics of vegetation in relation to soil development in northern Yatsugatake mountains. 植物学集報 18, 255~287 (1963).
- 29) CROCKER, R. L. and J. MAJOR: Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. J. Ecol. 43, 427~448 (1955).
- 30) OLSON, J. S.: Rate of succession and soil change on Southern Lake Michigan sand dunes. Bot. Gaz. 119, 125~170 (1958).
- 31) ODUM, E. P.: Organic production and turnover in old field succession. Ecol. 41, 34~49 (1960).
- 32) OVINGTON, J. D., D. HEITKAMP and D. B. LAWRENCE: Plant biomass and productivity of prairie, savanna, oakwood and maize field ecosystems in central Minnesota. Ecol. 44, 52~63 (1963).
- 33) JENNY, H.: Role of the plant factor in the pedogenic function. Ecol. 39, 5~16 (1958).
- 34) 林 一六: 菅平地方における植物遷移の研究 I. 菅研報 1, 1~18 (1968).
- 35) 沼田 真・大賀彦彦: 雑草群落形成過程に関する実験. 雑草の地域別生態調査に関する研究, 第3報, 80~94 (1965).
- 36) DANSEREAU, P.: L'érablière laurentienne. II. Les successions et leurs indicateurs. Canad. Journ. Res., C 24, 235~291 (1946).
- 37) BONCK, J. and W. T. PENFOUND: Plant succession on abandoned farmland in the vicinity of New Orleans.

- ans, Louisiana. Amer. Midl. Nat. 33, 520~529 (1945).
- 38) OOSTING, H. J. and M. E. HUMPHREYS: Buried viable seeds in a successional series of old field and forest soils. Bull. Torrey Bot. Cl. 67, 253~273 (1940).
- 39) BARD, G. E.: Secondary succession on the Piedmont of New Jersey. Ecol. Monog. 23, 195~215 (1952).
- 40) QUARTERMAN, E.: Early plant succession on abandoned cropland in the central Basin of Tennessee. Ecol. 38, 300~308 (1957).
- 41) 桑原義晴：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. 日生態誌 7, 140~144 (1957).
- 42) HAYASHI, I. and M. NUMATA: Ecology of pioneer species of early stage in secondary succession I. 植維 80, 11~22 (1967).
- 43) HAYASHI, I. and M. NUMATA: 同 上 II. Ibid. 81, 55~66 (1968).
- 44) BEWS, J.: The World Grasses (1929).
- 45) 大賀宣彦・沼田 真：クロマツ林の形成過程—遷移における草本段階から木本段階への移行過程の研究 1. 千葉大文理紀要 4, 263~275 (1965).
- 46) 沼田 真：植物地理. 福井編：自然地理学 III, 137~161 (1967).
- 47) BANCROFT, H.: The arborescent habit in angiosperms. A review. New. Phyt. Reprint (1931).
- 48) 沼田 真：草地の状態診断に関する研究. II. 種類組成による診断. 日草地会誌 12, 29~36 (1966).
- 49) 沼田 真：遷移度からみた草地植生の位置づけ. 日本生態学会第15回大会講演集, 189~190 (1968).
- 50) 沼田 真：雑草群落の生態学的研究. 雑草研究第1号, 3~8 (1962).
- 51) 沼田 真：遷移度と状態指数による草地診断. 科学 32, 658~659 (1962).
- 52) PARK, B. K.: Ecological studies on native grassland vegetation in Korea. J. Kor. Cult. Res. Inst. 5, 177~193 (1965).
- 53) 沼田 真：草地の生産性に関する研究, 第3報 (1966).
- 54) NUMATA, M.: Some remarks on the method of measuring vegetation. 千葉大臨海研報告 No. 8, 71~78 (1966).
- 55) 沼田 真：ブラジル北東部の植生. 日本地理学会関東支部5月例会 (1968).
- 56) ELLENBERG, H.: Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie Bd. I (1951), II (1952).