

霧ヶ峰草原の植物生態学的研究 3:

Rao's quadratic diversity index によって算出された時間空間的階層構造の度
合いと草本群落の二次遷移のステージの関係

加藤 順*・川上 美保子*

Plant ecology in Kirigamine 3: Relationship between the degree of spatiotemporal stratification measured by Rao's quadratic diversity index and the stages of secondary succession in herbaceous communities in Japan

Jun Kato and Mihoko Kawakami

Abstract: Spring ephemeral blooms before the leaves of canopy trees unfold so that light penetrate into the forest floor. These light partitioning system are maintained by spatiotemporal stratification. In that system small early-blooming herbs flower before leaves of tall late-blooming trees unfold. To elucidate whether the degree of spatiotemporal stratification in the herbaceous community increase as succession proceeds, we conducted experiments in the stands of two different succession stages. To determine the spatiotemporal stratification, spatial difference was defined by the height of herbs and temporal difference was defined by the month of flowering of the plants. To normalize the height and the month, we converted these values by the following steps: Step 1. the value was reduced by the minimum of the values. Step 2. the resulted difference was divided by the width, that is the difference between the maximum and the minimum of the values. Consequently the converted values became between 0 and 1. By these conversion of the height and the flowering month, the species was represented by a point in the height-flowering month plane (xy-plane). To quantify the spatiotemporal degree of the two species, distance between the two point was adopted. To determine the spatiotemporal stratification degree of the stand, we summed the distances which was weighted by the positions of the two points in the xy plane and the abundance of the two species. The degree of spatiotemporal stratification of the stand increased in accordance with succession stages. These results supported Whittaker's report that net primary productivity in the early secondary stages increased.

Key Words: Net primary productivity . Onset of blooming . Rao's quadratic diversity index . Spatiotemporal stratification . Succession

キーワード：花時期・時間空間的階層構造・純一次生産・二次遷移・Rao's quadratic diversity index

はじめに

植物は光資源なしには生育できない。樹冠が閉じられた林床では光資源が減少しているから、春先、樹冠の種が展葉する前に林床に届く光資源を利用する植物も存在する。たとえば、落葉広葉樹林の林床では春植物のカタクリが樹冠の展葉する前に届く光資源で光合成を行う（河野 2004）。このよう光資源を利用すれば、複数の植物が同所的に生育できる。

遷移は種組成の時間的変化である。それゆえ、遷

移が進むにつれて光資源をくまなく利用して複数の植物が同所的に生育するように変化するのはないか予想した。この報告では草本群落の二次遷移の過程で時間空間的階層化が生じるかどうかを述べる。

アケボノスミレは開花後に葉を展開する（門田 2013b）が、草本は開花前に展葉する種が多い。時間的差異を求めるとき開花月を使用し、空間的差異を求めるときに草丈を使用した。この報告の目的は草丈が低く花期の早い種と草丈が高く花期の遅い種とが二次遷移の過程で同所的に生育するようになるかどうかを確認することである。

* 霧ヶ峰植物研究会 〒386-0005 上田市古里2117 川上

Rao's quadratic diversity index Q (Rao 1982) は次式で定義される:

$$Q = \sum_{i \neq j} d_{ij} p_i p_j \quad (1)$$

ここで d_{ij} は種 i と j の差異、 p_i と p_j はそれぞれ種 i と j の量である (Ricotta 2002)。

個別の種を草丈 (y 軸) と開花月 (x 軸) をプロットすれば、個別の種は xy 平面上のひとつの点として表される。ここで差異 d_{ij} は、当該の種 i と j をあらわした 2 点間の距離となる。 Q は、この距離を当該の種 i と j の量で重みをつけたものの総和になる。 Q の値が大きいことは群落の時間空間的階層化の度合いが大きいことになる。

我々はことなる二次遷移のステージにある群落の Q を計算した。実験 1 では学校の中庭に裸地化した調査区を早春に設置し、無処理とし、1 生育期間が終了した秋に植生調査を行った。実験 2 では成熟したイネ科草原で植生調査をした。この報告ではそれらの Q について報告する。

方 法

実験 1 の調査地

我々は長野県岩村田高校 (36° 16' 19" N, 138° 28' 16" E, 683m a.s.l.) の校庭で実験を行った。年間平均気温は 10.4℃、年間平均降水量は 925mm。2007 年 4 月約 100m² ある中庭に 170 × 170cm のプロットを設置した。深さ 10cm まで耕した。4 mm の篩を用いて種子以外の植物体を除去し、4 個の 50 × 50cm 調査区を設置した。

実験 2 の調査地

調査地は、主にススキが優占する草原で、車山 (36° 06' 11" N, 138° 11' 49" E, 925m a.s.l.) の南側に広がる、なだらかな斜面に位置した。年間平均気温 6.5℃、年間降水量 1281mm である (KiNOA 2012)。1960 年代までは堆肥や家畜の飼料のための草刈場であった (栗原ほか 2002)。土壌は火山灰を起源とする黒ボク土であった (鈴木 私信)。

調査地は、約 200ha の草原の中に最低限 100m 離して、4 ケ所の永久調査区 A、B、C、D を設定した。A と B は、斜面上部に位置した。C は谷底に位置した。この 200ha は、2013 年 4 月 28 日当初 10ha を火入れして、その火が突風により延焼した場所であった。対照となる調査区として、延焼地に隣接し 2008 年に雑木処理を実施しその後は放置してある場所に永久調査区 D を設置した。調査区 D は、火

入れという攪乱にはあっていなかった。各調査区は 30m のラインに 1 × 1m の調査枠 10 個を、それぞれ 2m の間隔を置き規則的に設置した。

植生調査

実験 1 では、2007 年 8 月 11 日、8 月 16 日、9 月 7 日、9 月 17 日に総ての生育している種を収穫し、種名とその種の個体数を記録した。実験 2 では、2013 年 8 月 29 日、8 月 31 日に各調査区 10 枠に生育する種すべてについて、種名、草丈 (cm) と目測による被度 (%) を記録した。

Q の計算

Rao's の式を計算するとき、 p_i は次式で定義した:

$$p_i = N_i / \sum N_k \quad (2)$$

ここで N_i は種 i の密度 (単位面積あたりの個体数) または被度である。それゆえ p_i の合計は 1 である。シダ類、つる性の植物は除外した。 d_{ij} は、係数と種 i と j の距離の積とした (下記に述べる)。

種 i と j の草丈と花期については門田 (2013a, 2013b) を参照した。参照するときは、草丈については記述中の最も高い草丈 H_i と H_j を、花期については記述中の最も早い月 F_i と F_j をそれぞれ選んだ。この実験中、99% の種の草丈は 250cm 以下だった。それゆえ、下記の式で H_i と H_j を 0 以上 1 以下になるように rH_i と rH_j へそれぞれ変換した:

$$rH_i = H_i / 250 \quad (3)$$

$$rH_j = H_j / 250 \quad (4)$$

さらに 99% の種は花期が 2 月から 10 月だったので、下記の式を使って F_i と F_j が 0 以上 1 以下になるように変換した:

$$rF_i = (F_i - 2) / 8 \quad (5)$$

$$rF_j = (F_j - 2) / 8 \quad (6)$$

もし rH_i 、 rH_j 、 rF_i 、 rF_j の値が 1 より大あるいは 0 より小のときは、それぞれ 1 と 0 にした。

種 i と j はこれらの変換により A(0,0)、B(1,0)、C(1,1)、D(0,1) を結んだ xy 平面上の正方形の中の点 S_i と S_j としてそれぞれ図示することができる。距離は点 S_i と S_j を結ぶ長さ $\sqrt{\{(rF_i - rF_j)^2 + (rH_i - rH_j)^2\}}$ とし、この値が 0 以上 1 以下とするために $\sqrt{2}$ で割った (Botta-Dukat 2005)。

上記の正方形 ABCD は、直線 $y=0.5$ と $x=0.5$ によって、4 個の小さい正方形 E、F、G、H にわけることができる (Fig.1 参照)。正方形 E は周囲を $0 \leq x < 0.5$ と $0 \leq y < 0.5$ によってかまれている。同様に正方形 F、G、H は、それぞれ $0.5 \leq x \leq 1$ と $0 \leq y < 0.5$ 、

$0.5 \leq x \leq 1$ と $0.5 \leq y \leq 1$ 、 $0 \leq x < 0.5$ と $0.5 \leq y \leq 1$ 、
によって囲まれている。

2つの種を表す点 S_i と S_j が正方形 E と G (すなわち一方は草丈が低く花期の早い種で他方が草丈が高く花期の遅い種の場合) に位置するとき、この組み合わせは時間空間的階層化にプラスの寄与がある。それゆえ d_{ij} は係数 +1 を 2 点 S_i と S_j の距離に乘じた。逆に 2 つの種 S_i と S_j が正方形 F と H (つまり一方が草丈が低く花期の遅い種で他方が草丈が高く花期の早い種の場合) に位置するとき、時間空間的階層化へはマイナスの寄与なので、 d_{ij} は 2 点 S_i と S_j の距離に係数 -1 を乘じた。

上記の 2 つの場合以外、たとえば 2 つの種 S_i と S_j がともにひとつの正方形 E の場合、あるいは一方が正方形 E で他方が正方形 F の場合、これらのケースでは時間空間的階層化への寄与はないので係数 0 を 2 点 S_i と S_j の距離へ乘じた。

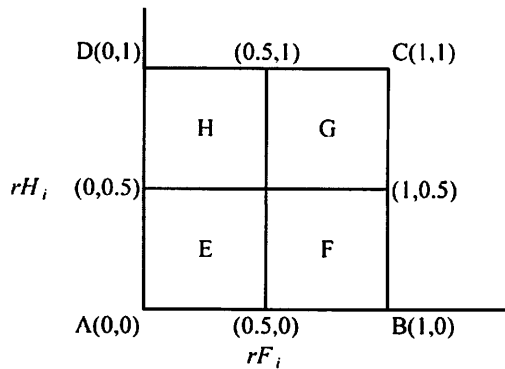


Fig. 1. 正方形 ABCD と E、F、G、H の関係

方法で説明した、横軸を花期、縦軸を草丈にして、それぞれを 0 と 1 の間に変換した正方形と、時間空間的階層化に貢献する度合いの判断のためにその正方形をより小さな正方形 E、F、G、H との関係を示した。

結 果

実験 1 でえられた種名、個体数、草丈、花期月を Table 1 に示してある。メヒシバはこの調査区での優占種であった。実験 2 における種名、平均の被度、草丈、花期月を Table 2 に示してある。ここではススキが優占種であった。

それぞれの Q を計算した結果、実験 1 では 0.000 だった。実験 2 の調査区 A、B、C、D はそれぞれ 0.097、0.125、0.098、0.145 であった。ススキが優占する調査区の方が Q の値はメヒシバの優占する調査区より大きかった。すなわち、ススキ群落の方が時間的空間的階層化の度合いが大きかった。

考 察

遷移段階初期の草本群落について種組成と量の報告を既存の文献に求めた。量については、個体数を用いたもの (沼田・山井 1955)、被度をもちいたもの (笠原ほか 1978)、被度と頻度の SDR をもちいたもの (松村ほか 1988)、被度と頻度の SDR をもちいたもの (千葉 1989)、草丈と被度の SDR を用いたもの (宇佐美ほか 1990)、草丈・被度・頻度の SDR を用いたもの (Hayashi 1992)、被度と頻度の SDR を用いたもの (橘ほか 1992)、被度 (飯島・佐合 2005;

Kato and Kawakami 2013) があった。 Q の計算結果は Table 3 に示した。

Hayashi (1977、1992) 及び林 (2003) は、草本段階の二次遷移は 4 つのステージがあるとした。重力散布型種子を生産する 1 年生草本は、1 年目の第 1 ステージになると言う。同様に風散布型の

Table 1. 実験 1 における種組成、密度、草丈、花期

Species	No. of individuals / m ²	Height (cm)	Onset of blooming (month)	Note
メヒシバ	<i>Digitaria ciliaris</i>	370	90	7
ハキダメギク	<i>Galinsoga ciliata</i>	182	60	6
エノコログサ	<i>Setaria viridis</i>	168	80	8
カヤツリグサ	<i>Cyperus microiria</i>	27	60	8
シロツメクサ	<i>Trifolium repens</i>	6	30	5
イヌタデ	<i>Persicaria longiseta</i>	6	50	6
ヤブマメ	<i>Amphicarpaea bracteata</i> ssp. <i>edgeworthii</i> var. <i>japonica</i>	4	-	-
シロザ	<i>Chenopodium album</i>	3	150	9
コアカザ	<i>Chenopodium ficifolium</i>	3	60	5
スギナ	<i>Equisetum arvense</i>	3	-	-
イヌムギ	<i>Bromus catharticus</i>	2	100	4
メマツヨイグサ	<i>Oenothera biennis</i>	1	150	6
エノキグサ	<i>Acalypha australis</i>	1	50	8
ガガイモ	<i>Metaplexis japonica</i>	1	-	-
ヨモギ	<i>Artemisia princeps</i>	1	120	9
不明種	Unidentified species	114	-	-

Table 2. 実験2における調査区A, B, C, Dの種組成と被度、ならびにそれぞれの種の草丈、花期。

Species		草丈 (cm)	花期(月)	調査区				備考
				A	B	C	D	
ススキ	Miscanthus sinensis	200	8	42.4	33.3	38	35	
ニッコウザサ	Sasa chartacea var. nana			1.5	17.7		5.8	tree
チュウゼンジスゲ	Carex longirostrata var. pallida	40	5	4.6	5.5	11.6	2.6	
ヨモギ	Artemisia indica	120	9	7	6.9	8	1.5	
ヨツバヒヨドリ	Eupatorium chinense ssp. sachalinense	100	8	5.5	4	3.3	3.6	
ミツバツチグサ	Potentilla freyniana	30	4	3.2	2.6	1.7	2	
ワラビ	Pteridium aquilinum var. latiusculum			3.1	0.5	3.1	1.8	fern
シロトグシバ	Arundinella hirta var. glauca	120	8	2	0.1	6	0.1	
サルメ	Smilax biflora var. trinervula			5.7	0.3		1.8	tree
ウラジロレンゲツツジ	Rhododendron japonicum f. glaucesphyllum						6	tree
ヒメシダ	Thecpteris palustris				0.1	5.5		fern
オオアブラススキ	Spodiopogon sibiricus	100	8	2.7	1.2	0.5	0.6	
アキノキリンソウ	Solidago virginica var. asiatica	80	8	0.5	0.2	1.7	1.5	
サクラスミレ	Viola hirtipes	15	4	1	1.2	0.7	0.9	
ヒメスゲ	Carex axyumbra	30	5	0.3	1.5		1.7	
ハンゴンソウ	Senecio carabifolius	200	7	3			0.3	
ヘビノネゴザ	Athyrium yokoscense				0.3	0.1	2.9	fern
チバユリ	Disporum smilacinum	35	4	0.1	0.4	0.3	2	
ニガナ	Ilex dentata	50	5	0.3	1.6	0.2	0.7	
チヂメサシ	Astilbe microphylla	80	6	1.6		0.9		
スズラン	Convallaria keiskei	25	4	0.4	0.1	1	0.9	
ソリフモトスミレ	Viola sieboldii f. variegata	7	4	0.9	0.9		0.5	
ウスダトグシバ	Arundinella hirta var. ciliata	120	8	0.1	1.8	0.2		
マルバハギ	Lespedeza cyrtobotrya			1	0.6		0.5	tree
ミヤマワレモコウ	Sanguisorba longifolia	100	7	0.4	1.1	0.3	0.3	
チョウセンカワラマツバ	Galium veron ssp. asiaticum var. brachycarpum f. album	60	7	0.4	0.7	0.9		
ヒメシロネ	Lycopus maackianus	70	8			2		
アケボノスミレ	Viola russii	10	4	0.3	1.2			
オオヤマブスマ	Moehringia lateriflora	20	6		0.3	1		
メマツヨイグサ	Oenothera biennis	150	6	0.6	0.2	0.3	0.1	
レンゲツツジ	Rhododendron japonicum			0.1			1.1	tree
ノコンギク	Aster ageratoides ssp. ovatus	100	8		0.3	0.8		
ミヤマニガイチゴ	Rubus microphyllus var. subcrataegifolius			1.1				tree
コバギボウシ	Hosta sieboldii f. lanceifolia	40	7	0.1		0.9		
ノアザミ	Cirsium japonicum	100	5	0.5	0.1		0.4	
ヒメスイバ	Rumex acetosella	50	5			1		
ヤマボタルブクロ	Campanula punctata var. hondoensis	80	6	0.5	0.4	0.1		
オカトラノオ	Lysimachia clethroides	100	6		0.1	0.1	0.7	
オニツルウメモドキ	Celastrus orbiculatus var. papillosus			0.3	0.3		0.3	tree
シロスミレ	Viola patrinii	15	4	0.2	0.5	0.1	0.1	
イタドリ	Reynoutria japonica	150	7			0.5	0.3	
ノハラアザミ	Cirsium oligophyllum	100	8	0.2	0.6			
ヤマノハコ	Anaphalis margaritacea	70	8		0.7		0.1	
タチフウロ	Geranium kraneri	70	7	0.1	0.2		0.4	
イヌゴマ	Stachys rivieri var. intermedia	70	7			0.7		
イストウバナ	Clinopodium micranthum	50	8	0.3	0.1	0.2		
タカトウダイ	Euphorbia pekinensis	80	6		0.2		0.3	
トグシバ	Arundinella hirta	120	8		0.5			
ノハナショウブ	Iris ensata var. spontanea	100	6			0.5		
リンドウ	Gentiana scabra var. buergeri	100	9	0.1		0.3	0.1	
ノダケ	Angelica decursiva	150	9				0.4	
ヘラバヒメジョオン	Erigeron strigosus	130	7			0.4		
エゾフユノハナワラビ	Botrychium multifidum var. robustum			0.1	0.2			fern
シラヤマギク	Aster scaber	150	8		0.2	0.1		
ズミ	Malus toringo			0.1		0.2		tree
イブキボウフウ	Seseli libanotis ssp. japonica	90	8	0.3				
オオネバリタデ	Persicaria makinoi	100	8			0.3		
シシウド	Angelica pubescens	200	8				0.3	
コウリンカ	Senecio flammens var. glabrifolius	60	7		0.1	0.1		
ゴマノハダサ	Scrophularia buergeriana	150	7		0.2			
フナバラソウ	Cynanchum atratum	80	6		0.2			
マンセンカラマツ	Thalictrum aquilegifolium var. sibiricum	120	7				0.2	
ミズナラ	Quercus mongolica ssp. crispula					0.2		tree
ヤマカモジグサ	Brachypodium sylvaticum	80	6			0.2		
アキカサマツ	Thalictrum minus var. hypoleucum	150	7			0.1		
アマドコロ	Polygonatum odoratum var. pluriflorum	60	4				0.1	
オミナエシ	Patrinia scabiosaeifolia	100	8				0.1	
カササゲ	Carex dispalcata	100	4		0.1			
クサボケ	Chaenomedes japonica					0.1		tree
グンナイフウロ	Geranium eriostemon var. reitzi	50	6				0.1	
コオニユリ	Lilium leichlinii var. tigrinum	150	7				0.1	
コメギヤ	Melica nutans	50	8			0.1		
ツボスミレ	Viola verecunda	20	4			0.1		
ツリガネニンジン	Adenophora triphylla var. japonica	100	8				0.1	
ヒメイズミ	Polygonatum humile	30	6			0.1		
ヒメジョオン	Stenactis annuus	130	6			0.1		
ヒメハギ	Polygala japonica	20	4		0.1			
ヤマトキソウ	Pogonia minor	20	6				0.1	
ヤマスカガ	Agrostis clavata	70	6		0.1			
ヤマラッキョウ	Allium thunbergii	60	9				0.1	
不明種				0.1	0.1			

Table 3. 裸地からの経過年数とQの値。

1st year	2nd year	3rd year	4th year	5th year	6th year	7th year	8th year	9th year	10th year	Source
0.000										Experiment 1
						0.097				Experiment 2 Plot A
						0.125				Experiment 2 Plot B
						0.098				Experiment 2 Plot C
								0.145		Experiment 2 Plot D
0.026										Numata and Yamai 1955
0.011	0.142	0.226	0.125							Kasahara et al 1978
0.059	0.185	0.020						0.037		Matsumura et al 1988 a
	0.000			0.073	0.155		0.164		0.148	Matsumura et al 1988 b
0.048			0.070			0.034				Chiba 1989
0.007	0.044	0.059	0.029	0.000						Usami et al 1990
0.025	0.043	0.050	0.038	0.039	0.039	0.027				Hayashi 1992
0.044	0.123									Tachibana et al 1992
0.000	0.104	0.169	0.268	0.277	0.294	0.089				Iijima and Sago 2005
						0.081				Kato and Kawkami 2013 Plot A4
							0.093			Kato and Kawkami 2013 Plot B1
								0.176		Kato and Kawkami 2013 Plot B2
							0.139			Kato and Kawkami 2013 Plot C
								0.085		Kato and Kawkami 2013 Plot D1
							0.048			Kato and Kawkami 2013 Plot D2
									0.015	Kato and Kawkami 2013 Plot D3
						0.037				Kato and Kawkami 2013 Plot E1
							0.075			Kato and Kawkami 2013 Plot E2
							0.047			Kato and Kawkami 2013 Plot E3

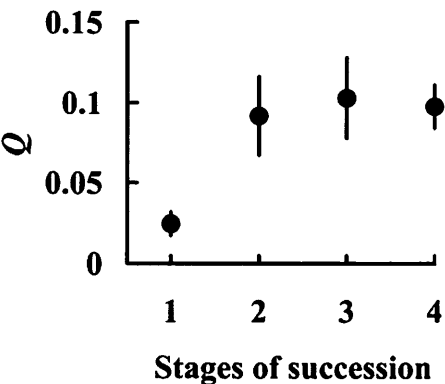


Fig. 2. ステージに対応したQ値
横軸を二次遷移のステージ、縦軸をQの値でプロットして、遷移が進むにつれてQの値の変化を示した。縦棒は± 1 SEをしめす。

種子を生産する2年生草本は遷移2年目の第2ステージになるという。地下茎を伸ばす多年生草本は遷移4年目に優占種で第3ステージになり、株立ちをする多年生草本は遷移8年目に優占種になり第4ステージになるという。それゆえ、裸地化後3年目と4年目、5年目を第3ステージに割り当て、また6年目、7年目、8年目、9年目、10年目を第4ステージに割り当てた。それぞれのステージに対応するQをFig. 2に図示した。第1ステージのQは第2ステージより有意に小さかった (Mann-

Whitney U 検定、 $U_{7,9} = 6.5$ 、 $P < 0.01$)。Whittaker (1975) は2次遷移途上の純1次生産は1年目から2年目にかけて増加し、3年目から10年目はほとんど変動はないと報告した。純1次生産はどのくらい日射量を同化するかを反映するので、生産量の変動の一部は我々の結果で説明できる。(Grime 1987)。

謝 辞

次に記す団体・個人に感謝する：調査を了解した地権者・調査を許可した諏訪地方事務所・小松研一氏・野外調査を共同で行った霧ヶ峰植物研究会の植松直樹、今井俊枝、垣内雄治、垣内美佐子、野々村孝子、手塚清子・英文要旨の校閲をした吉村素野香。

文 献

Botta-Dukat Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. J Vege Sci 16: 533.540.
千葉和夫. 1989. 八郎潟干拓地における休耕田の植生遷移について. 日本作物学会東北支部会報 32:51.54.

- Grime JP. 1987. Dominant and subordinate components of plant communities . implications for succession, stability and diversity. In: Gray A, Edwards P, Crawley M (eds) Colonisation, Succession and Stability. Blackwell, Oxford, pp 413-428.
- Hayashi I. 1977. Secondary succession of herbaceous communities in Japan. Jap J Ecol 27: 191-200.
- Hayashi I. 1992. Secondary succession of herbaceous communities in Japan: a case study in Sugadaira, Central Japan. Bull Sugadaira Montane Res Cen Tsukuba Univ 12: 1-12.
- 林一六. 2003. 植物生態学. 古今書院、東京.
- 飯島和子・佐合隆一. 2005. 埋立地の二次遷移過程に出現した優占種の特徴: 東京湾沿岸埋立地の客土した校庭内緑地での事例. 雑草研究 50: 184-192.
- 門田裕一. 2013a. 野に咲く花 増補改訂新版. 山と溪谷社、東京.
- 門田裕一. 2013b. 山に咲く花 増補改訂新版. 山と溪谷社、東京.
- 笠原安夫・藤沢浅・黒田耕作. 1978. 休耕乾田の雑草群落の遷移に関する生態的研究. 農学研究 57: 93-126.
- Kato J, Kawakmai M. 2013. Analysis of effects of burning in grasslands with quantifying succession stages by life-history traits in Kirigamine, central Japan. J Ecol Env 36: 101-112.
- 河野昭一. 2004. 植物生活史図鑑 1. 北海道大学出版会、札幌.
- KiNOA. 2012. Mean temperature. <http://nature2.jp/marsh/avg.html>. Accessed 19 Nov 2012.
- 栗原雅博・中野浩平・熊田章子・古谷勝則. 2002. 霧ヶ峰の二次草原における伝統的土地利用方法とその衰退に関する研究. 環境情報科学. 別冊環境情報科学論文集 16: 115-120.
- 松村正幸・西村伸郎・西條好迪. 1988. 飛驒地域の山間休耕田における植生遷移. 日本生態学会誌 38: 121-133.
- 沼田 真・山井 広 (1955) 雑草群落の形成過程—第二次遷移の初期段階の解析 1. 日本生態学会誌 4: 166-171.
- Rao CR. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. Theor Pop Biol 21: 24-43.
- Ricotta C. 2002. Bridging the gap between ecological diversity indices and measures of biodiversity with Shannon's entropy: comment to Izsak and Papp. Ecol Model 152: 1-3.
- 橘ヒサ子・林一六・小関亜紀・清水克也. 1992. 北海道旭川市における初期二次遷移の実験. 北海道教育大学紀要. 第二部. B, 生物学・地学・農学編 42: 19-30.
- 宇佐美洋三・小泉博・佐藤光政. 1990. 管理方法が異なる休耕畑の植生の二次遷移過程. 雑草研究 35: 74-80.
- Whittaker RH. 1975. Communities and ecosystems. 2nd ed. Macmillan, New York.