

# 富士山スコリア荒原におけるカラマツの定着・生残・成長に対する ミヤマヤナギパッチの効果：14年間の追跡調査による検証

鍋田健人<sup>1</sup>・山村靖夫<sup>1</sup>・中野隆志<sup>2</sup>・安田泰輔<sup>2</sup>

(2014年10月31日受付 2015年2月26日受理)

## Effects of Dwarf Shrub *Salix reinii* on the Establishment, Survival and Growth of Tree Seedlings *Larix kaempferi* in a Volcanic Desert on Mt. Fuji: Verification by Monitoring for 14 years

KENTO NABETA<sup>1</sup>, YASUO YAMAMURA<sup>1</sup>, TAKASHI NAKANO<sup>2</sup>, TAISUKE YASUDA<sup>2</sup>

### 要 旨

富士山北斜面のスコリア荒原に侵入した高木種カラマツの実生は強い乾燥や基質不安定性などの厳しい環境に曝されるが、矮性低木ミヤマヤナギがナース植物として働くことが知られている。カラマツに対するミヤマヤナギのナース植物効果の詳しいメカニズムを明らかにするため、14年間の追跡調査を行い、カラマツの新規加入と生残、成長量をミヤマヤナギのパッチ内とパッチ外で比較した。カラマツ実生の新規加入数はパッチ内外で偏りは無く、定着への促進効果は認められなかった。生残率はパッチ内の方がパッチ外よりも高く、特にパッチ樹冠高よりも低い個体で顕著だった。一方でパッチ樹冠高を超えた個体では、パッチ内外で生残率に差はなかった。これより、カラマツの生残に対するミヤマヤナギの促進効果はカラマツがパッチ樹冠よりも小さい時に働き、パッチ樹冠高を超えると消失すると考えられる。カラマツの樹形はパッチ内外で異なっており、パッチ内に生育する個体はパッチ外の個体よりも主幹が細長く樹冠が広い形態をもっていた。14年間の基部径、樹高、平均樹冠直径の成長量の比較では、パッチ内個体の樹高が有意に高い成長を示した。樹高の相対成長速度は、カラマツがパッチ樹冠高よりも小さい時はパッチ内外で差はないが、樹冠高を超えるとパッチ外の個体の相対成長速度がパッチ内個体よりも有意に小さかった。これは、カラマツの成長に対するミヤマヤナギの促進効果は、カラマツがパッチ樹冠より高くなった後に作用することを示している。スコリア荒原におけるカラマツの生育に対するミヤマヤナギのナース植物効果の重要性がより明確になった。

キーワード：一次遷移、ナース植物効果、樹形、森林限界、相対成長速度

### 1. 序 論

植物群落の種間には正または負の相互作用が働いており、作用する植物の成長段階や非生物的ストレスの強度によって相互作用の重要性のバランスが変化し、どちらかの効果が現れる (Pugnaire *et al.* 1996; Callaway and Walker 1997; Jankju 2013)。遷移初期の群落では、植物間の正の相互作用は負の相互作用より優越し (Moen 1993)、植物の生残や成長、繁殖にとって重要な効果を生じると考えられる (Bertness and Callaway 1994; Scherff *et al.* 1994; Bruno *et al.* 2003, Körner 2003)。ある植物が厳しい無機的环境を改善し他の植物の定着や生残を促進する効果はナース植物効果と呼ばれ (Niering *et al.* 1963)、群落の構造と組成を制御している (Callaway 2007)。ナース植物効果は砂漠 (Holland and Molina-Freaner 2013) や地中海性気候地域 (Lloret and de la Cerda 2013)、高山荒原 (Kikvidze and Nakhutsrishvili 1998; Cavieres and Sierra-Almeida 2012) など植物に乾燥や低温などの強いストレスがかかる生育地において、実生更新や成長、群落

の多様性の重要な要因となることが認められてきた。

ナース植物効果は、攪乱後の土地において遷移を駆動する要因の一つであるとともに (Connell and Slayter 1977)、噴火によってできた新しい無機的な生育地での植物の定着や生残、成長に対する種間相互作用が注目されてきた (Adachi *et al.* 1996; Wood and del Moral 1987; Tsuyuzaki *et al.* 2012; Endo *et al.* 2008)。北アメリカのセントヘレンズ山では、植物実生のほとんどは適度な植被のある場所に出現した。特に種子散布範囲の広い植物の実生はその地域の平均よりも高い被度の場所では出現しており、これらの種の定着に対するナース植物の必要性が示唆された (Wood and del Moral 1987)。北海道の駒ヶ岳では、先駆植物ミヤマヤナギ (*Salix reinii*) が基質の表面温度や乾燥、貧栄養状態を改善し、風散布された草本植物の種子をトラップする効果をもつことが示された (Uesaka and Tsuyuzaki 2004; Tsuyuzaki *et al.* 2012)。

富士山南斜面の火山荒原において Adachi *et al.* (1996) は、巨大なイタドリ (*Reynoutria japonica*) パッチの中

1. 茨城大学理学部

2. 山梨県富士山科学研究所

Corresponding author: Yasuo YAMAMURA

E-mail: yama@mx.ibaraki.ac.jp

心部のシュート密度が著しく低く、そこに数種の草本植物と高木実生が生育している様子に着目し、衰退したイタドリパッチ中心部は遷移初期の高木の定着を促進することを明らかにした。富士山北斜面のスコリア荒原では、先駆種の矮性低木ミヤマヤナギが高木種カラマツ (*Larix kaempferi*) にとってナース植物効果を持つことが報告された (Endo *et al.* 2008)。カラマツは富士山において遷移初期の森林を構成する主な樹種であるため、カラマツの定着や生残、成長に対するミヤマヤナギの効果を調べることは一次遷移のメカニズムを理解するために重要である。Endo *et al.* (2008) は、カラマツとミヤマヤナギパッチの空間分布、パッチ内外の無機環境、カラマツの齢とサイズの関係及び数年後の生残から、カラマツ実生の定着・生残と成長へのミヤマヤナギのナース植物効果を示した。しかしここで示されたナース植物効果の多くは、間接的な根拠にもとづく推定によるものであり、カラマツ実生の定着や成長量は直接測定されていない。そのためミヤマヤナギのナース植物効果をより詳細に解明するには、長期的な個体の追跡調査を行う必要がある。また、ミヤマヤナギパッチ内に生育するカラマツの中でも樹冠下に生育する個体と樹冠より高く伸びた個体とでは曝される環境に違いがあると考えられるため、生残や成長のサイズ依存性も調査する必要がある。

本研究の目的は、Endo *et al.* (2008) で調査された個体の生残と成長を追跡することで以下の項目を検証し、ミヤマヤナギがカラマツに与えるナース植物効果の詳細を明らかにすることである；(1) ミヤマヤナギパッチはカラマツ実生の加入・定着や生残、成長を促進するか？(2) ミヤマヤナギの樹冠の上に伸びた個体と樹冠下の個体とでは、生残や成長に差があるか？

## 2. 方法

### 調査地と追跡調査

本研究は富士山北斜面のスコリア荒原 (標高 2,400 m) で行った。富士山は比較的新しい火山であるため現在も一次遷移が進行しており、森林限界は様々な遷移段階の植生から構成されている (岡 1992)。北斜面では森林限界は標高 2,300 - 2,400 m に形成されている (岡 1980; Masuzawa 1985)。それよりも高い場所は火山性噴出物のスコリアが堆積した荒原となっており、先駆種のミヤマヤナギのほかオンタデ (*Polygonum weyrichii* var. *alpinum*)、ミヤマオトコヨモギ (*Artemisia pedunculosa*)、フジハタザオ (*Arabis serrata*)、イワツメクサ (*Stellaria nipponica*) などの草本が生育し、高木種のカラマツ、ダケカンバ (*Betula ermanii*)、ミヤマハンノキ (*Alnus crispa* subsp. *Maximowiczii*) の侵入が見られる (Endo *et al.* 2008)。ミヤマヤナギはこれらの種の中で最も優占度が高く、低い円形状のパッチを形成する (個体密度約  $0.23 \text{ m}^{-2}$ 、被度約 19.8%、平均樹高約 10 cm、直径 3 m 以下; Endo *et al.* 2008)。スコリア荒原では、植物は不安定な基質や強い乾燥、貧栄養環境にさらされている

が (Maruta 1983; Hirose and Tateno 1984)、ミヤマヤナギのパッチ内はこれらの環境が改善され、裸地の含水率、全窒素量はそれぞれ 5.30%、 $0.19 \mu\text{g g}^{-1}$  であるのに対し、ミヤマヤナギパッチ内では 7.23%、 $0.37 \mu\text{g g}^{-1}$  であり、裸地の地表温度は夏の日中に瞬間的に  $40^\circ\text{C}$  以上を超えたのに対し、パッチ内は平均して約  $30^\circ\text{C}$  であった (Endo *et al.* 2008)。また、パッチ内の光子量密度は、裸地の値の約 38% であった (Endo *et al.* 2008)。

調査はカラマツとミヤマヤナギを対象に、Endo *et al.* (2008) の 2 つの調査区 (Plot A:  $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ ; Plot B:  $15 \text{ m} \times 25 \text{ m}$ ; 1998 年設置) で行った。2 つの調査区は同じ斜面の互いに 30 m 離れた位置に設置されている。両区の調査は 1999 年に開始し、調査区内に生育するカラマツとミヤマヤナギの位置の記録とナンバーテープによる標識、樹高 (H)、樹冠の長径と短径の測定を行った。カラマツについては同時に地際径 (D) を測定した。2005 年にはカラマツの生残と新規加入を調査し、2013 年にはカラマツの生残と新規加入、D、H、樹冠の長径と短径を測定した。樹冠の長径と短径の幾何平均を平均樹冠直径 (C) とした。

### データ解析

1999 年から 2005 年、2005 年から 2013 年の両期間において、この間に加入し調査時まで生き残った個体を新規加入個体とし、パッチ内とパッチ外の面積あたりの加入数の差を Fisher の正確確率検定で検定した。

生残については、1999 年時点でパッチ内に生育していた個体とパッチ外に生育していた個体に分け、それぞれのグループの 2013 年時の生残数と枯死数の比率を Fisher の正確確率検定を用いて検定した。カラマツのパッチ内個体とパッチ外個体を、それぞれ 1999 年時のミヤマヤナギパッチの平均樹高 (13.2 cm) より低い個体と高い個体にグループ分けし、生残数と枯死数の比率を検定した (Ryan の比率の多重比較検定)。

ミヤマヤナギパッチ内外のカラマツの樹形の違いを確かめるため、D と H の関係及び D と C の関係を比較した。両変数間の回帰直線の傾きと切片をパッチ内外で比較した。また、カラマツの成長の違いを詳しく調べるため、パッチ内とパッチ外での D、H、C の 1999 年と 2013 年の値の関係について回帰直線の傾き及び切片を比較した。以上の差の検定には ANCOVA を用いた。

さらに、パッチ樹冠より低い個体と高い個体で成長速度に違いがあるかを確かめるため、1999 年から 2013 年の D、H、C の相対成長速度 (RGR) を求め Tukey - Kramer の多重比較を用いた。これらの解析には、R version 3.0.3 (R Development Core Team) を使用した。

## 3. 結果

ミヤマヤナギパッチ内外へのカラマツ実生の新規加入の偏りの解析結果を図 1 に示す。1999 年から 2005 年、2005 年から 2013 年の両期間において、全加入数と調査区に占



図1 1999年から2005年及び2005年から2013年の間に加入したカラマツについての、ミヤマヤナギパッチ内外の加入数の比較。白抜きは実際の加入数、網掛けは加入数の期待値を表している。カラマツが調査区内に偏りなく加入すると仮定して、期待値を全新規加入数 × (パッチまたは裸地面積 / 調査区の面積) として算出した。両期間とも有意差は無かった (Fisher の正確確率検定)。

めるパッチ面積の割合から、カラマツの加入に偏りが無い場合の加入数を求め、期待値とした。両期間ともパッチ内外で実際の加入数と期待値には有意差はなく、従ってカラマツ実生の加入におけるミヤマヤナギパッチ内外への偏りは認められなかった。

ミヤマヤナギパッチ内外におけるカラマツの14年間の生残数と枯死数を図2に示す。1999年に存在していた全カラマツのうち、パッチ内に生育していた個体の生残率は約77%であったのに対しパッチ外個体の生残率は約52%であり、パッチ内個体の生残率は有意に高かった ( $P < 0.001$ )。またパッチ内に生育するカラマツのうちパッチ樹冠下の個体とパッチ樹冠より高い個体の間では生残率に有意差はなかった (図3; 生残率はそれぞれ75%と86%)。

パッチ外に生育するカラマツではミヤマヤナギパッチの樹冠高より低い個体の生残率は48%であるのに対しパッチ樹冠高より高い個体は88%であり、両グループ間の生残率には有意な差があった ( $P < 0.05$ )。また、パッチ樹冠下に生育する個体と裸地でパッチ樹冠高を超えた個体との間には生残率に有意差がなかった。

カラマツのDとHの関係では、パッチ内個体の回帰直線の切片がパッチ外個体のそれより有意に大きかったが、傾きはパッチ内外で有意差はなかった (図4a)。またDとCの関係においても切片に有意差が見られたが、傾きには差がなかった (図4b)。これより、パッチ内に生育するカラマツは裸地上の個体と比べ細長い主幹と広い樹冠面積をもつ形態であることがわかった。1999年から2013年までのD、H、Cの成長量をパッチ内外で比較した所、Hの切片のみ有意な差があり、DとCは傾きと切片の両方とも有意な差はなかった (図5)。

カラマツ実生について、ミヤマヤナギの平均樹冠高(13.2 cm)より高い個体と低い個体の中でD、H、CのRGRを比較した。パッチ内個体とパッチ外個体のどちらも、パッチ樹冠高を超えた個体のRGRはパッチ樹冠高より小さい個体と比べD、H、Cのいずれについても有意に小さかった (図6)。またパッチ内外の比較では、樹高成長についてのみ差が見られ、HのRGRはパッチ外樹冠高以上の個体よりも有意に大きかった (図6b)。

#### 4. 考察

1999年から2005年及び2005年から2013年の両期間において、カラマツ実生の新規加入数をミヤマヤナギパッチ内とパッチ外の裸地で比較した結果、どちらの期間とも加入の偏りは無く、定着初期に対するパッチの促進効果は認められなかった (図1)。ミヤマヤナギパッチ内は裸地と比べ、風散布種子の散布数が偏ることが示唆されているが (Uesaka and Tsuyuzaki 2004)、本研究ではカラマツの種子散布数は調べられなかった。富士山北斜面では、2005年と2011年がカラマツの豊作年であることが報告されている (中野 2013)。年によって種子散布数に大きな差があることから、調査する年によって加入の偏りの結果が変わ

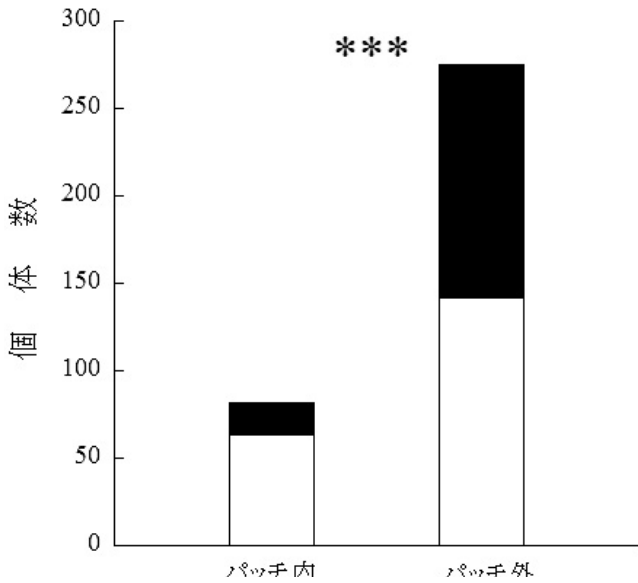


図2 ミヤマヤナギパッチ内外でのカラマツの生残数（白抜き）と枯死数（黒塗り）の比較。1999年に存在した個体について、2013年時の生残数と枯死数の比率をパッチ内外で比較した。\*\*\*、 $P < 0.001$ （Fisherの正確確率検定； $n = 345$ ）。

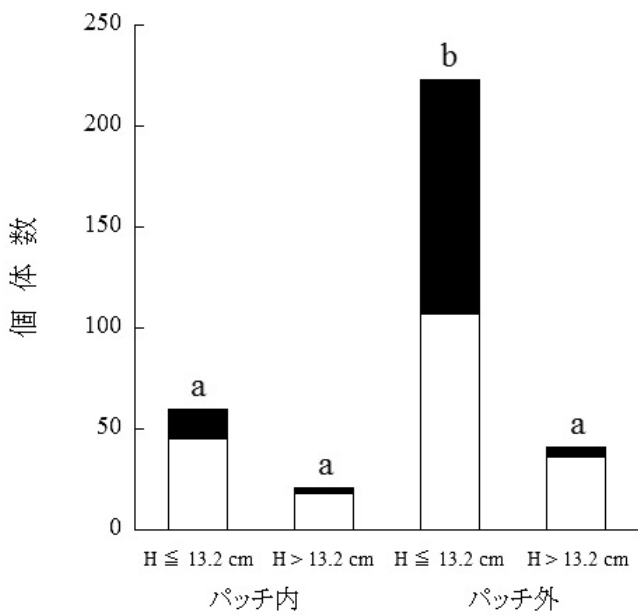


図3 ミヤマヤナギパッチ樹冠高より小さいカラマツと樹冠高より大きいカラマツの、生残数（白抜き）と枯死数（黒塗り）のパッチ内外の比較。カラマツは、1999年時のミヤマヤナギの平均樹高（13.2 cm）を基準にグループ分けされた。図中のアルファベット文字の違いは、有意差（ $P < 0.05$ ）があることを示す。各グループ間で生残数と枯死数の比率を比較するため、比率の多重比較検定を用いた。

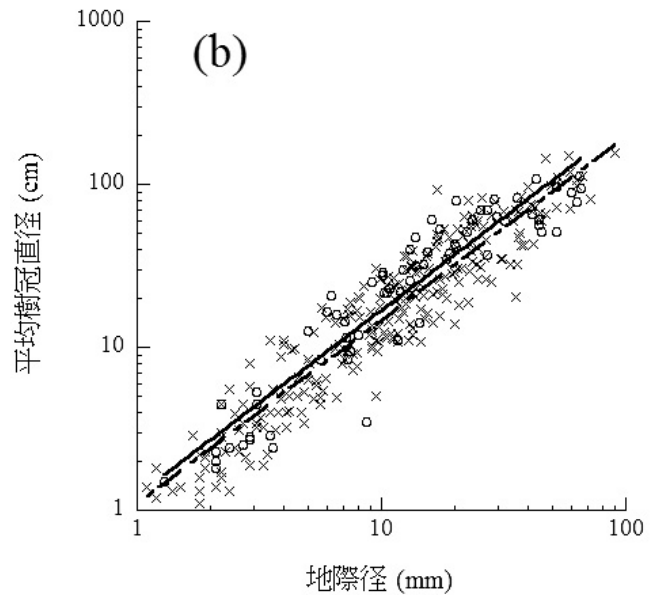
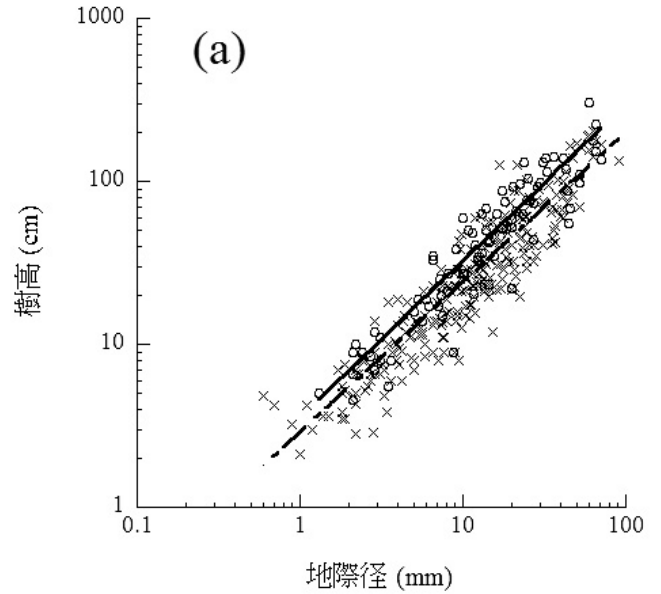


図4 カラマツの地際径 (D) に対する樹高 (H) (a) と平均樹冠直径 (b) のパッチ内外での比較。○及び実線はミヤマヤナギパッチ内個体、×及び鎖線はパッチ外個体を示す。解析は全て2013年時のデータを用いた。平均樹冠直径はパッチの長径と短径の幾何平均である。(a) パッチ内： $H = 3.54 D_{0.96}$ ；パッチ内： $H = 2.88 D_{0.92}$ ；傾き、有意差なし；切片、 $P < 0.001$ ；(b) パッチ内：平均樹冠直径 =  $1.23 D_{1.14}$ ；パッチ外：平均樹冠直径 =  $1.09 D_{1.13}$ ；傾き、有意差なし；切片、 $P < 0.05$ （ANCOVA； $n = 341$ ）。

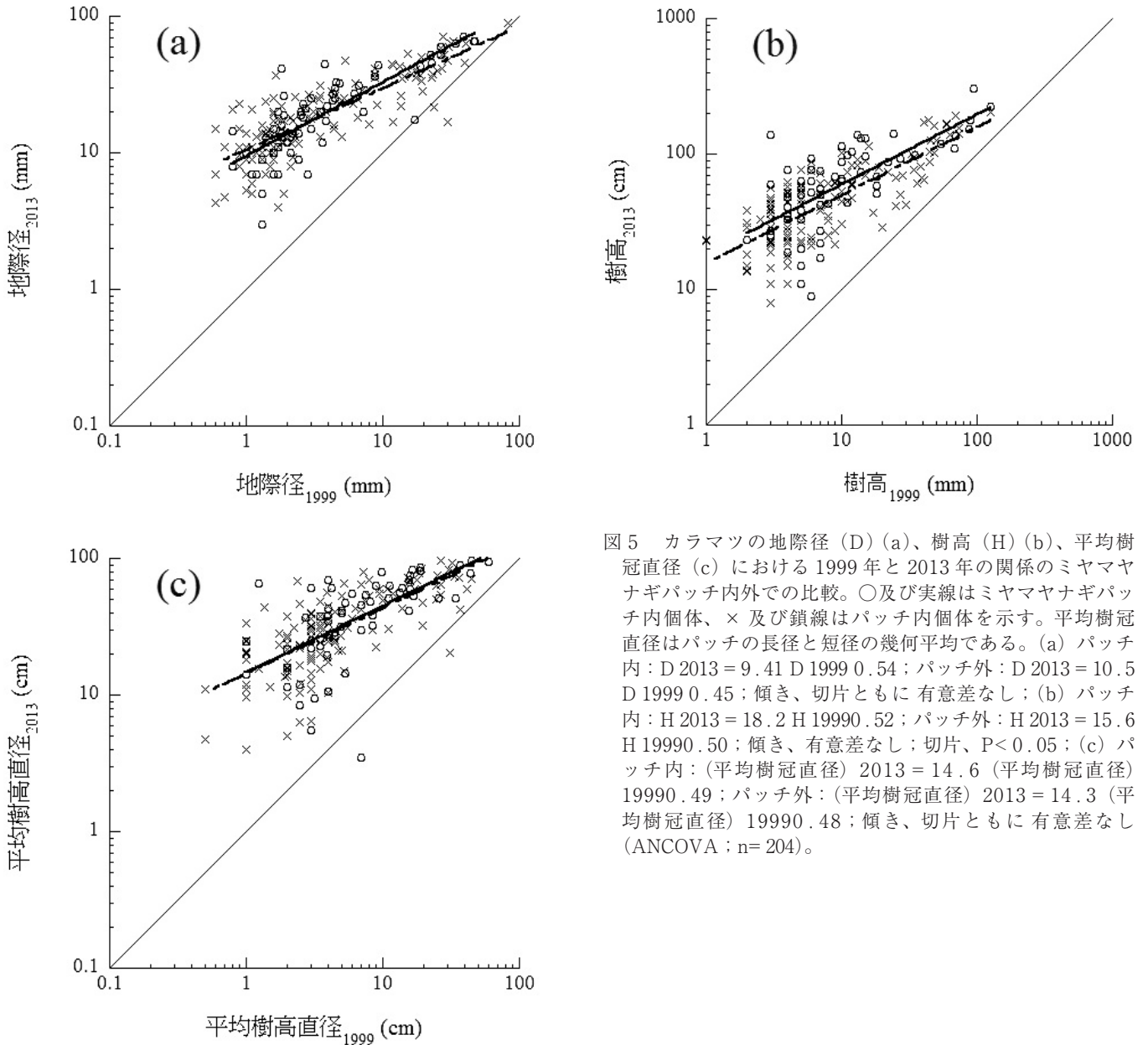


図5 カラマツの地際径 (D) (a)、樹高 (H) (b)、平均樹冠直径 (c) における 1999 年と 2013 年の関係のミヤマヤナギパッチ内外での比較。○及び実線はミヤマヤナギパッチ内個体、×及び鎖線はパッチ内個体を示す。平均樹冠直径はパッチの長径と短径の幾何平均である。(a) パッチ内：D 2013 = 9.41 D 1999 0.54；パッチ外：D 2013 = 10.5 D 1999 0.45；傾き、切片ともに有意差なし；(b) パッチ内：H 2013 = 18.2 H 1999 0.52；パッチ外：H 2013 = 15.6 H 1999 0.50；傾き、有意差なし；切片、 $P < 0.05$ ；(c) パッチ内：(平均樹冠直径) 2013 = 14.6 (平均樹冠直径) 1999 0.49；パッチ外：(平均樹冠直径) 2013 = 14.3 (平均樹冠直径) 1999 0.48；傾き、切片ともに有意差なし (ANCOVA； $n = 204$ )。

る可能性がある。また本調査での新規加入個体は加入から1年以上生残した個体であり、調査期間中に加入し枯死した個体は含まれていない。従って、調査期間によっても新規加入の偏りの結果は変わる可能性があるだろう。

Endo *et al.* (2008) は齢構成と生残率の関係から、ミヤマヤナギのナース植物効果はカラマツがパッチ樹冠より低い時に重要であり、パッチ樹冠より高く成長すると生残に対する促進効果が消失することを予想した。これに基づきカラマツをパッチ樹冠高より低い個体と高い個体に分けパッチ内外で生残率を比較した結果、パッチ樹冠より低い個体ではパッチ内のほうが生残率は高く、パッチ樹冠より高い個体にはパッチ内外で生残率に差はなかった (図3)。このことは、カラマツの生残に対するミヤマヤナギの効果はカラマツが小さい時に重要であり、パッチ樹冠より高

く成長すると効果が消失することを示しており、Endo *et al.* (2008) の予想を支持していると考えられる。裸地の小さなカラマツの枯死要因としては、地表面の砂礫の移動や強光とそれに伴う乾燥や高温化、強風などが考えられ、これらは複合的に作用するであろう。表面礫の移動によって生じる根の切断や地表面への押し出し、植物体の埋没などは (中条 1983)、小さい個体ほど影響を受け易いと考えられる。光条件に関連した要因がカラマツ実生の生残にとって重要であるとすれば、パッチ内は被陰による負の影響よりも強光及びそれによる乾燥や高温化の改善の正の影響が勝り、裸地よりも好ましい環境であると言えるだろう。

カラマツの樹形はミヤマヤナギパッチ内外で異なっており、パッチ内の個体はパッチ外と比べ主幹が細長く広い樹冠面積をもっていた (図4)。貧栄養環境下の植物はミ

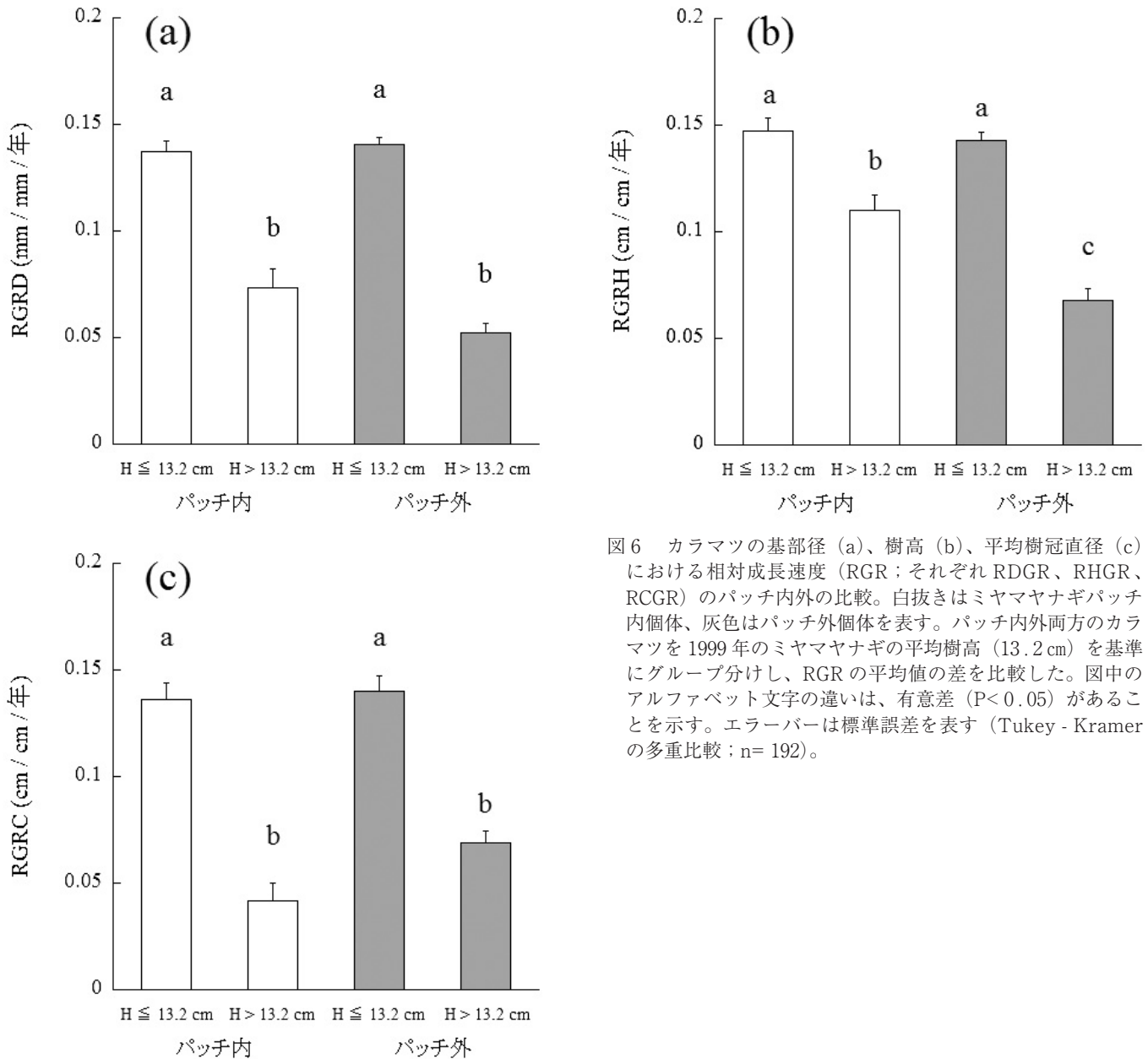


図6 カラマツの基部径 (a)、樹高 (b)、平均樹冠直径 (c) における相対成長速度 (RGR; それぞれ RDGR、RHGR、RCGR) のパッチ内外の比較。白抜きはミヤマヤナギパッチ内個体、灰色はパッチ外個体を表す。パッチ内外両方のカラマツを1999年のミヤマヤナギの平均樹高 (13.2 cm) を基準にグループ分けし、RGRの平均値の差を比較した。図中のアルファベット文字の違いは、有意差 ( $P < 0.05$ ) があることを示す。エラーバーは標準誤差を表す (Tukey - Kramer の多重比較;  $n = 192$ )。

クロサイトによって成長パターンが異なり (Titus and del Moral 1998)、ミヤマヤナギパッチ内に生育するカラマツは裸地の個体よりも相対的に多くバイオマスを地上部へ分配することが報告されている (Akasaka and Tsuyuzaki 2005; Endo *et al.* 2008)。富士山のスコリア荒原に侵入したカラマツは栄養塩や水分が乏しく基質が不安定な環境に曝されることから、限られた資源を肥大成長や根に優先して分配する必要があると考えられる。これに対しミヤマヤナギパッチ内はそれらの環境が改善されているため、パッチ外個体よりも相対的に多くの資源を樹高成長に分配できると考えられる。パッチ樹冠高より低い個体はパッチ内外でどの RGR にも差がないことから、樹形の違いはナース植物効果によるものではなく、環境の違いに応じた物質分配の違いであると考えられる。

パッチ内のカラマツはパッチ樹冠より上に伸びると、裸地の個体と同様に強風と飛礫によって鉛直方向の成長が制限されると考えられる (Maruta 1996; 丸田・増山 2009)。しかし、パッチ樹冠高を超えたカラマツの樹高の RGR は、パッチ内の方がパッチ外よりも大きかった (図 6 b)。この時の基部径の RGR はパッチ内外で差はなかった (図 6 a)。以上のことは、パッチ内のカラマツはパッチ樹冠より高くなった後にパッチ外の個体と比べて高い成長速度を示し、成長に対するミヤマヤナギの促進効果が現れることを示している。この促進効果の要因として、栄養条件や水分条件の改善などが考えられる。また、いずれの RGR においても、パッチ内外に関わらずミヤマヤナギパッチの樹冠を超えた個体は RGR が低下したが、これは一般に樹木の成長では RGR がサイズの増大とともに低下する性質があるこ

とによるものであろう。

ミヤマヤナギは、環境改善効果に加え、高い成長速度や広範囲に多くの種子を散布する能力を持つ（中野 2013）。カラマツも同様の性質を持っており、成長した個体の樹冠下も強光が遮られることで地表面の温度が低下し、伸びた根によって安定した基質となっていると考えられる。しかし、このような場所ではミヤマヤナギのパッチは衰退し疎になっており、カラマツの樹冠の縁に沿って被陰を避けるような形状となっている。このことから、ミヤマヤナギにとってカラマツの樹冠下は適した環境ではなく、カラマツはミヤマヤナギのナース植物となりえないと考えられる。ミヤマヤナギはカラマツより裸地における生存能力が高いことから、環境ストレスに対する高い耐性を持つことがナース植物にとって必要な特性であると考えられる。

本研究は 14 年間のミヤマヤナギとカラマツの追跡調査から、カラマツに対するミヤマヤナギのナース植物効果をより詳細に明らかにした。植物のパッチは必ずしも種子散布と実生の定着、及びその後の成長や生残の全てに正の効果を及ぼすわけではないため（Schupp 1995）、カラマツの成長段階によってはミヤマヤナギのナース植物効果が働かない場合もあることがわかった。しかしながら、全体的にはカラマツ実生の生育はミヤマヤナギによって促進されており、ミヤマヤナギのナース植物効果は富士山北斜面の一次遷移を駆動する重要な要因であると考えられる。

## 5. 謝辞

本研究を行うにあたり、茨城大学の堀良通教授と川真平助教には多くの助言とご指摘を頂きました。また茨城大学生態学研究室の皆様と茨城県立鉾田第二高等学校の磯海のぞみ教諭には野外調査にご協力いただきました。以上の方々に厚く御礼申し上げます。

## 6. 引用文献

- Adachi N, Terashima I and Takahashi M (1996) Central Die-back of Monoclonal Stands of *Reynoutria japonica* in an Early Stage of Primary Succession on Mount Fuji. *Ann Bot*, 77 : 477 - 486
- Akasaka M and Tsuyuzaki S (2005) Tree seedling performance in microhabitats along an elevational gradient on Mount Koma, Japan. *J Veg Sci*, 16 : 647 - 654
- Bertness MD and Callaway RM (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol*, 9 : 191 - 193
- Bruno JF, Stachowicz JJ. and Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol*, 18 : 119 - 125
- Callaway RM (2007) Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. *Springer*, Berlin.
- Callaway RM and Walker LR (1997) Competition and Facilitation: a synthetic approach to interaction in plant communities. *Ecology*, 78 : 1958 - 1965
- Cavieres LA and Sierra-Almeida A (2012) Facilitative interactions do not wane with warming at high elevations in the Andes. *Oecologia*, 170 : 575 - 584
- 中条広義 (1983) 木曾御嶽山高山帯における表面礫の移動と植生 - ミヤマタネツケバナ群落の成立要因について -、日本生態学会誌, 33 : 461 - 472
- Connell JH and Slatyer RO (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *Am Nat*, 111 : 1119 - 1144
- Endo M, Yamamura Y, Tanaka A, Nakano T and Yasuda T (2008) Nurse-Plant Effects of an Dwarf Shrub on the Establishment of Tree Seedlings in a Volcanic Desert on Mt. Fuji, Central Japan. *Arct Antarct, and Alp Res*, 40 : 335 - 342
- Hirose T and Tateno M (1984) Soil Nitrogen Patterns Induced by Colonization of *Polygonum cuspidatum* on Mt. Fuji. *Oecologia*, 61 : 218 - 223
- Holland JN and Molina-Freaner F (2013) Hierarchical effects of rainfall, nurse plants, granivory and seed banks on cactus recruitment. *J Veg Sci*, 24 : 1053 - 1061
- Jankju M. (2013) Role of nurse shrubs in restoration of an arid rangeland: Effects of microclimate on grass establishment. *J Arid Environ*, 89 : 103 - 109
- Kikvidze Z. and Nakhutsrishvili G (1998) Facilitation in subnival vegetation patches. *J Veg Sci*, 9 : 261 - 264
- Körner C. (2003) Alpine Plant Life, 2nd ed. *Springer*, Berlin, p. 290
- Lloret F and de la Cerda IG (2013) Plant competition and facilitation after extreme drought episodes in Mediterranean shrubland: does damage to vegetation cover trigger replacement by juniper woodland? *J Veg Sci*, 24 : 1020 - 1032
- Maruta E (1983) Growth and survival of current-year seedlings of *Polygonum cuspidatum* at the upper distribution limit on Mt. Fuji. *Oecologia*, 60 : 316 - 320
- Maruta E (1996) Winter Water Relations of Timberline Larch (*Larix leptolepis* Gord.) on Mt. Fuji. *Trees*, 11 : 119 - 126
- 丸田恵美子、増山賢俊 (2009) 富士山南斜面における森林限界の上昇メカニズム, 富士山研究, 3 : 1 - 12
- Masuzawa T (1985) Ecological studies on the timberline of Mt. Fuji. I. Structure of plant community and soil development on the timberline. *Bot Mag Tokyo*, 98 : 15 - 28
- Moen J. (1993) Positive versus Negative Interactions in a High Alpine Block: Germination of *Oxyria digyana* Seeds in a *Ranunculus glacialis* Community. *Arct Antarct, and Alp Res*, 25 : 201 - 206
- 中野隆志 (2013) 富士山御中道付近の植物とその生態 (荒巻重雄、上野龍之、高田 亮、石塚吉浩、中野隆志編)、富士山自然ガイドブック、山梨県環境科学研究所, pp. 162 - 203
- Niering WA, Whitakker RH and Lowe CH (1963) The Saguaro: A Population in Relation to Environment. *Science*, 4 : 15 - 23
- 岡 秀一 (1980) 富士山におけるカラマツの偏形とその形成要

- 因について. 地学雑誌, 89 : 13 - 28
- 岡 秀一 (1992) 富士山西斜面における樹木限界の群落構造とその動態. 地理学評論, 65 A-8 : 587 - 602
- Pugnaire FL, Haase P, Puigdefabregas J, Cueto M, Clark SC. and Incoll LD (1996) Facilitation and Succession under the Canopy of a Leguminous Shrub, *Retama sphaerocarpa*, in a Semi-arid Environment in South-east Spain. *Oikos*, 76 : 455 - 464
- Scherff EJ, Galen C. and Stanton ML (1994) Seed dispersal, seedling survival and habitat affinity in a snowbed plant: limits to the distribution of the snow buttercup, *Ranunculus adoneus*. *Oikos*, 69 : 405 - 413
- Schupp EW (1995) Seed-Seedling Conflicts, Habitat Choice, and Pattern of Plant Recruitment. *Am J Bot*, 82 : 399 - 409
- Titus JH and del Moral R (1998) The Role of Mycorrhizal Fungi and Microsite in Primary Succession on Mount St. Helens. *Am J Bot*, 85 : 370 - 375
- Tsuyuzaki S, Matsuda M and Akasaka M (2012) Effect of a deciduous shrub on microclimate along an elevation gradient, Mount Koma, northern Japan. *Clim Res*, 51 : 1 - 10
- Uesaka S and Tsuyuzaki S (2004) Differential establishment and survival of species in deciduous and evergreen shrub patches and on bare ground, Mt. Koma, Hokkaido, Japan. *Plant Ecol*, 175 : 165 - 177
- Wood DM, and del Moral R (1987) Mechanisms of Early Primary Succession in Subalpine Habitats in Mount St. Helens. *Ecology*, 68 : 780 - 790