

国東半島南東部における塩性湿地および砂浜・砂丘の植物群落の現状と各調査地 における20年間の変化

横川昌史*

Current status and changes for about 20 years of salt marsh and sand beach/dune vegetation in south-eastern Kunisaki Peninsula, Oita Prefecture, Japan

Masashi YOKOGAWA*

Abstract: To evaluate current status and changes for about 20 years of salt marsh and sand beach/dune vegetation in south-eastern Kunisaki Peninsula, Oita Prefecture, Japan, 50 quadrats (size: 1 m × 1 m) at five research sites were surveyed. As a result of classification of current vegetation by noise clustering method, fourteen clusters indicated by dominant species were recognized and divided into salt marsh and sand beach/dune type. In salt marsh, the all research sites had the specific cluster for each research site. On the other hands, in sand beach/dune, the one research site had all clusters, and the other research sites had parts of them. As a result of comparison between current and past data, some plant communities were disappeared or newly appeared at research site scale. These information, current status and changes for about 20 years of coastal vegetation, are useful to conservation of regional flora.

抄録: 大分県の国東半島南東部の塩性湿地および砂浜・砂丘の植物群落の現状を把握し、約20年前の植生調査データと比較することを目的として、5つの調査地で、総計50カ所の植生調査（調査区サイズ：1 m × 1 m）を行った。得られたデータを Noise clustering で類型し、主に優占種の違いに基づく14のクラスターが認識され、大きく塩性湿地タイプと砂浜・砂丘タイプに分けられた。塩性湿地においては、すべての調査地で、特有のクラスターが認識された。一方、砂浜・砂丘においては、特定の調査地ですべてのクラスターが認識され、残りの調査地では一部のクラスターしか認識されなかった。過去の植生資料と比較した結果、各調査地レベルでは、一部の植物群落は消失し、一部の植物群落が新たに出現していた。これらの海岸植生の20年間の変化についての現状と過去との比較の情報は、地域の植物相の保全に役立つと考えられる。

Key Words: Coastal vegetation, conservation, monitoring, noise clustering, past vegetation data.

日本は総延長約32,800 kmの長大な海岸線に囲まれた島国であり（環境庁自然保護局, 1998）、海岸環境は多くの生物のハビタットとなっている。具体的には、海岸は、塩分や強風の影響、有機物の不足、乾燥もしくは過湿、波浪や潮汐、多様な地形といった特殊な環境を多く含んでおり、それらのハビタットに特殊化した生物が多数知られている。例えば植物の場合、海岸域だけに生育する、いわゆる海岸植物が知られている。日本には、64科280種（亜種・変種・品種を含む）の海岸植物が生育しており、日本産維管束植物の約4%が、海岸というごく限られた場所に依存して生育してい

る(澤田ほか, 2007)。加えて, 海岸の特殊な環境は, 海岸に生育する植物の生長に強く影響し, その結果, 特殊な植生を成立させている(鈴木, 1994)。

海岸環境は, 護岸等の開発により, その環境が大きく改変されてきたため, 多くの海岸植物が絶滅の危機に瀕している。例えば, 澤田ほか(2006)は, 海岸植物のハビタットを浜・砂丘, 塩湿地・汽水域, 磯・崖, 海岸一般の4つのタイプに分け, これらのタイプごとに海岸植物の国版・地方版のレッドデータブックへの掲載状況を評価した。その結果, 塩湿地・汽水域の植物は最も絶滅リスクが高く, 浜・砂丘の植物は全国レベルでは絶滅リスクが低いものの, 地域絶滅のリスクが高いことを明らかにした。また, 絶滅のリスクを具体的に評価する場合, 対象となる植物や植生の現状に加えて, その時間的な変化も重要である。例えば, 様々なレッドデータブックにおいては, 個体数や生育面積だけでなく, 減少率が考慮されている(IUCN, 1994; 環境庁自然保護局野生生物課, 2000)。

一方, 海岸の植物群落は, このように特殊な立地の中で, 絶えず動的に変化している。例えば, 海岸の塩性湿地では, 細微地形構造や冠水頻度に応じて, 植生が変化することが知られている(Dausse et al., 2008; Wolters, 2008)。大きな河川の河口にある塩性湿地では, 大きな出水時には植生が大きく改変される(鎌田・小倉, 2006)。攪乱の規模や頻度が小さくなった塩性湿地では, 砂泥の堆積などにより塩性湿地の遷移が進むことで, 群落の組成が大きく変わった例も報告されている(van Wigen et al., 1997; 金子ほか, 2005)。一方, 海岸の砂浜や砂丘では, 汀線からの距離に対応した環境の変化に応じて, 植生の成帯構造ができることが知られている(中西・福本, 1987; 中西・福本, 1991)。このような成帯構造の配列が維持されつつも, 堆砂の影響を受けながら砂丘の植物群落の位置が変動すること(岡ほか, 2010)や, 波浪や高潮などの大きな攪乱で群落の組成や配置が大きく改変されること(Miller et al., 2010)が知られている。また, 塩性湿地と同様に, 攪乱の規模や頻度が小さくなると, 遷移が進行する(Levin and Ben-Dor, 2004; 高山ほか, 2010)。このように常に動的に変化している海岸の塩性湿地や砂浜・砂丘の植物群落に生育する植物の保全を考える上では, 定期的なモニタリングを行い, その動的なプロセスに基づいた増減の議論が必要である。

大分県の国東半島周辺では, 1995年に大規模な植生調査が行われている(荒金, 1996)。この研究では, 国東半島周辺で23タイプの海岸植物群落を認めており, 加えて, それぞれの調査区の組成表も同時に報告されている。本研究では, 国東半島の南東部において, 特に海岸植物の絶滅リスクが高いハビタットである塩性湿地と砂浜・砂丘の植物群落の現状を明らかにすることを目的とした。同時に, 可能な範囲で荒金(1996)のデータと比較を行い, 約20年の間に国東半島周辺で, 塩性湿地と砂浜・砂丘の植物群落がどのように変化したのかを評価した。

材料・方法

調査地および野外調査

調査地は, 大分県国東半島南東部の海岸で, 塩性湿地と砂浜・砂丘の植生が分布する場所である。この地域の1996年の植生調査(荒金, 1996)の調査地を参考にしながら, 東小深江(HK: 速見郡日出町川崎東小深江), 丸尾川河口(MR: 速見郡日出町大字大神), 八坂川河口(YS: 杵築市猪尾), 多奈海岸(TN: 杵築市奈多), 綱井海岸(TI: 国東市国東町綱井)の5つの調査地を選定した(Fig. 1)。2014年8月27日から29日にかけて, それぞれの調査地を踏査し, 海岸植物の分布状況を確認した後, 調査地の草本・低木の優占種が一通り含まれるように複数の1 m × 1 m の調査枠を設置した(調査区の緯度経度および植生高・植被率についてはAppendix 2を参照)。調査枠内に出現した植物の種名(変種を含む)および被度%を記録した。また, 調査で出現した植物について, 可能な限り花実のある株を探し, 標本を収集した。加えて, 絶滅危惧種など, 特筆する必要がある植物について, 生

育状況を記録し、生育に影響がないと思われる範囲で標本を収集した。

植生の類型化

植生調査のデータで得られた被度の階級値 (Fig. 3) を chord 変換 (Legendre and Gallagher, 2001) したのち、非階層な Fuzzy clustering の一種である Noise clustering (Davé and Krishnapuram, 1997) を用いて植生の類型化を行った。Noise clustering の特徴は、仮定したクラスターに割り当てられなかった外れ値的なサンプルを “Noise class” に割り当てる点にある。仮定するクラスター数を増やせば Noise class に割り当てられるサンプルは減っていくが、Noise class の減少の割合を基準に最適なクラスター数を検討する方法が提案されている (Wiser and Cáceres, 2013)。本研究ではこの方法に従い、最適なクラスター数を検討した。Wiser and Cáceres (2013) では、Noise clustering の結果に基づき、それぞれの植生調査区を 1. Clearly assigned (いずれかのクラスターの fuzzy membership が 0.5 以上だった調査区)、2. Unassigned (Noise class の fuzzy membership が 0.5 以上だった調査区)、3. Transitional (すべてのクラスターおよび Noise class の fuzzy membership が 0.5 以下の調査区) の 3 つのタイプに分類している。その上で、仮定したクラスター数ごとに、調査区がどのタイプに分類されたかの割合を評価している。本研究では、Noise class に割り当てられる調査区がなくなった最小のクラスター数を最適と考え、Noise class に割り当てられる調査区がなくなるまでクラスター数を増やした。

以上の Noise clustering の解析には、統計解析のフリーウェア R のパッケージである vegclust (Cáceres, 2013) を用いた。Noise clustering における、二つのパラメータ、distance to the Noise class (δ) と fuzziness coefficient (m) については、vegclust のマニュアルに習い、 $\delta = 0.75$, $m = 1.2$ に設定した。仮定するクラスター数を 2 から 15 に増やしていき、それぞれのクラスター数の場合において、Clearly assigned, Unassigned, Transitional となった調査区の割合を計算した。最適なクラスター数を求めたあと、各クラスターのセントロイドに基づいて、Ward 法による階層クラスタリングを行い、クラスター間の関係を視覚化した。次に、R のパッケージ labdsv (Roberts, 2013) を用いて、Indicator Species Analysis (INSPAN; Dufrene and Legendre, 1997) を行い、それぞれのクラスターの指標種を抽出した。以上の統計解析には、R ver. 3.1.2 (R Core Team, 2014) を用いた。

1995年の植生調査との比較

東小深江、丸尾川河口、多奈海岸、網井海岸の 4 つの調査については、1995年に詳細な植生調査が

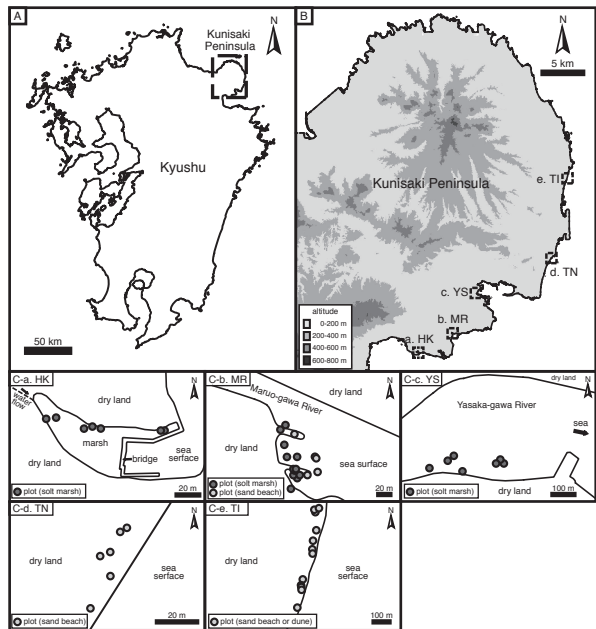


Fig. 1. Location of research sites. A. Map of Kyushu, Japan and location of Kunisaki Peninsula. B. Topography of Kunisaki Peninsula and location of each research region. C. Detail of each research region and distribution of surveyed plot. a. HK: Higashikobukae, b. MR: Mouth of Maruo-gawa River, c. YS: Mouth of Yasaka-gawa River, d. TN: Tana beach, e. TI: Tsunai beach.

行われており（荒金, 1996）, これらの調査地の1995年のデータを荒金（1996）の植生資料から抽出した。荒金（1996）では丸尾川に近接する糸ヶ浜の砂浜植生の調査を行っているが, 糸ヶ浜の開発に伴い現在はまとまった植生が見られない。一方で, 丸尾川河口には小さいながら砂浜植生が存在しており, 本研究ではそこで植生調査を行った。糸ヶ浜と丸尾川河口の砂浜はごく近く, 連続しているため, 荒金（1996）の糸ヶ浜の砂浜植生のデータも比較に用いた。また, 荒金（1996）では, 綱井海岸と連続している藤重海岸でも調査を行っており, 重藤海岸のデータも2014年の綱井海岸との比較に用いた。これらのデータから, 1995年時点での組成表を作成した。加えて, 優占種で特徴付けられる群落タイプごとのコドラート数を1995年と2014年別にまとめて, 比較した。

結果

クラスタリングで類型化された植生と各調査地の特徴

5つの調査地において, 合計で50プロットの植生調査を行った。出現した植物の種数は, トータルで23種だった。Noise clusteringにおいて, 仮定するクラスター数を増やすとClearly assignedの割合は単調に増加し, Unassignedの割合は単調に減少した（Fig. 2）。一方, Transitionalな調査区は一貫して検出されなかった。仮定するクラスター数を14にした時点で, Clearly assignedの割合が1.0となり, すべての調査区が, fuzzy membership 0.5以上でいずれかのクラスターに割り当てられた。これらのことから, 本研究の植生調査区のデータを14個のクラスターで認識するのが最適だと考えられた。以下, それぞれのクラスターの特徴を述べる。

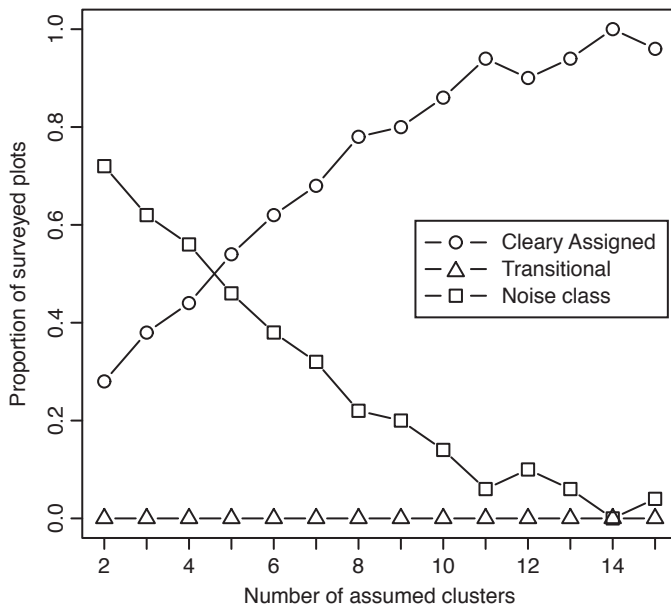


Fig. 2. Statistics to decide appropriate number of clusters in noise clustering methods.

認識された14のクラスター別に, 組成表を組み直した（Fig 3）。各クラスターは基本的に優占種で区分された（Fig 3）。これらのクラスターは大きく, 塩性湿地の植生（C1-8）と砂浜・砂丘の植生（C9-14）に分けられ, 塩性湿地植生と砂浜・砂丘植生で出現種の重複はなかった。例えば, クラスター1（C1）は, シバナ *Triglochin asiatica* (Kitag.) A. et D.Löve やハママツナ *Suaeda maritima* (L.)

Dumort. が優占し、その他の植物はほとんど見られなかった。クラスター2 (C2) は、シオクグ *Carex scabrifolia* Steud. が優占し、ハマサジ *Limonium tetragonum* (Thunb.) A. A. Bullock やフクド *Artemisia fukudo* Makino が同所的に出現した。以下同様に、各クラスターは、優占種で特徴付けられた。また、近接する調査区が必ずしも同じクラスターに割り当てられなかった。加えて、同じクラスターに割り当てられた調査区は、必ずしも同じ調査地ではなく、クラスターの地理的な傾向は不明瞭であった。

指標種分析の結果、クラスターごとの指標種は、ほとんどの場合、各調査区の優占種であった (Fig. 3)。非優占種で指標種として抽出された種はクラスター13のハマヒルガオ *Calystegia soldanella* (L.) R. Br. だけであった。

各調査地の出現種および認識されたクラスターの頻度を Table 1 に示した。塩性湿地については、すべての調査地で認識されたクラスターはフクドを伴うナガミノオニシバ *Zoysia sinica* Hance var. *nipponica* Ohwi 群落 (C4) だけであった。シバナおよびハママツナ群落 (C1) は丸尾川河口のみで、およびアイアシ *Phacelurus latifolius* (Steud.) Ohwi 群落 (C8) は八坂川河口のみで、フクド群落 (C7) は東小深江のみで認識された。出現種について見てみると、東小深江では種数が少なく、シオクグ、ナガミノオニシバ *Zoysia sinica* Hance var. *nipponica* Ohwi、ハマサジ、フクドはすべての調査地で出現した。出現頻度が高いものでは、プロット外に生育する植物も含めて、シバナが丸尾川河口のみに、アイアシが八坂川河口のみに出現した。

砂浜・砂丘については、コウボウムギ *Carex kobomugi* Ohwi 群落がすべての調査地で認識され、綱井海岸ではすべての砂浜・砂丘タイプの群落で認識された。ケカモノハシ *Ischaemum antheophoroides* (Steud.) Miq. 群落とピロードテンツキ *Fimbristylis sericea* (Poir.) R.Br. 群落は綱井海岸のみで認識された。出現種について見てみると、丸尾川河口で出現種数が少なく、コウボウシバ *Carex pumila* Thunb., コウボウムギ、ハマヒルガオ、コマツヨイグサ *Oenothera laciniata* Hill がすべての調査地で出現した。出現頻度の高い在来植物では、プロット外に生育する植物も含めて、ケカモノハシとピロードテンツキは綱井海岸のみで出現した。

特筆すべき種

レッドデータブックおおいた2011 (大分県, 2011) に絶滅危惧II類として掲載されているハマボウ *Hibiscus hamabo* Siebold et Zucc. の生育を丸尾川河口、八坂川河口、東小深江で確認した。いずれの調査地も開花個体が生育しており、特に東小深江では、まとまった群落が確認できた。

同様にレッドデータブックおおいた2011 (大分県, 2011) に絶滅危惧II類として掲載されているコアマモ *Zostera japonica* Asch. et Graebn. の生育を丸尾川河口で確認した。本種については、丸尾川河口に隣接する糸ヶ浜海岸においてかつて生育していたものの、1995年の時点では生育が確認できなかったとの報告がある (荒金, 1996)。

その他、植生調査に出現した植物で、環境省の第4次レッドリスト (環境省, 2012) およびレッドデータブックおおいた2011 (大分県, 2011) に掲載されているものとして、シバナ (環境省: 準絶滅危惧, 大分県: 絶滅危惧IB類), ハマサジ (環境省: 準絶滅危惧, 大分県: 絶滅危惧II類), フクド (環境省: 準絶滅危惧, 大分県: 準絶滅危惧), ケカモノハシ (大分県: 絶滅危惧II類), ハママツナ (大分県: 絶滅危惧II類), ピロードテンツキ (大分県: 準絶滅危惧), コウボウムギ (大分県: 準絶滅危惧) が挙げられた。

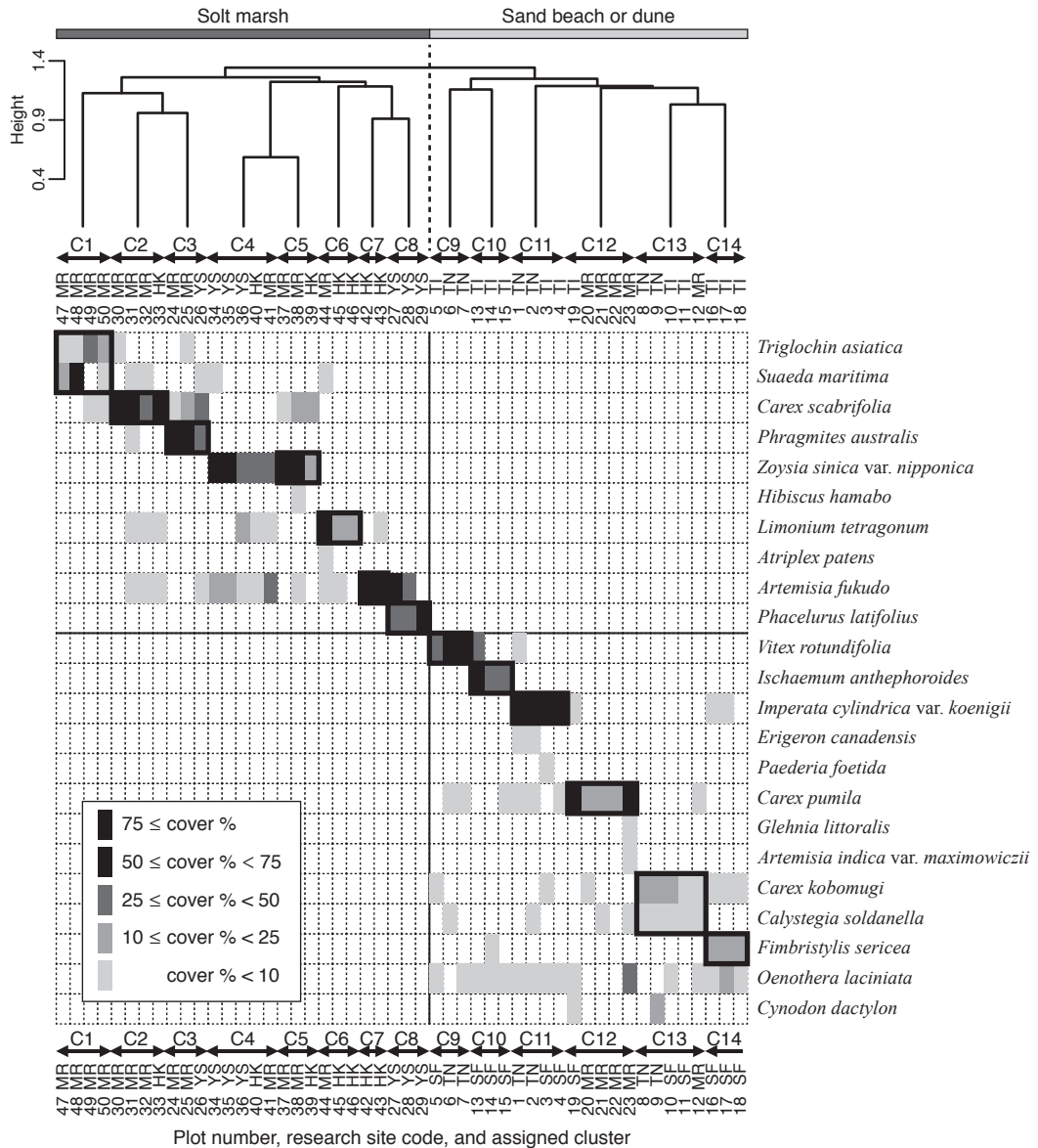


Fig. 3. Recognized 14 clusters and species composition of surveyed plots (column: surveyed plots, low: species). Color strengths of each cell indicate cover five-classes for each species. The thick-frame squares indicate significant indicator species for each cluster defined by INSPAN (Indicator Species Analysis). C1-to-C14 indicates each clusters and upper dendrogram was drawn on the basis of centroids between 14 clusters. Abbreviations of research site code are same as Fig. 1.

Table 1. Frequency of observed plants and recognized clusters for each research site.

number of quadrat	Salt marsh			Sand beach or dune		
	MR	HK	YS	MR	TI	TN
	13	7	7	5	12	6
appearance plants						
<i>Triglochin asiatica</i>	0.46	0	0	0	0	0
<i>Suaeda maritima</i>	0.46	0	0.29	0	0	0
<i>Carex scabrifolia</i>	0.69	0.29	0.14	0	0	0
<i>Phragmites australis</i>	0.23	0	0.14	0	0	0
<i>Zoysia sinica</i> var. <i>nipponica</i>	0.23	0.29	0.43	0	0	0
<i>Hibiscus hamabo</i>	0.08	0	0	0	0	0
<i>Limonium tetragonum</i>	0.31	0.71	0.14	0	0	0
<i>Atriplex patens</i>	0.08	0	0	0	0	0
<i>Artemisia fukudo</i>	0.38	0.71	0.86	0	0	0
<i>Phacelurus latifolius</i>	0	0	0.43	0	0	0
<i>Vitex rotundifolia</i>	0	0	0	0	0.17	0.5
<i>Ischaemum antheophoroides</i>	0	0	0	0	0.25	0
<i>Imperata cylindrica</i> var. <i>koenigii</i>	0	0	0	0	0.42	0.33
<i>Erigeron Canadensis</i>	0	0	0	0	0	0.33
<i>Paederia foetida</i>	0	0	0	0	0.08	0
<i>Carex pumila</i>	0	0	0	1	0.33	0.67
<i>Glehnia littoralis</i>	0	0	0	0.2	0	0
<i>Artemisia indica</i> var. <i>maximowiczii</i>	0	0	0	0.2	0	0
<i>Carex kobomugi</i>	0	0	0	0.4	0.58	0.33
<i>Calystegia soldanella</i>	0	0	0	0.6	0.17	0.67
<i>Fimbristylis sericea</i>	0	0	0	0	0.33	0
<i>Oenothera laciniata</i>	0	0	0	0.4	0.92	0.5
<i>Cynodon dactylon</i>	0	0	0	0	0.08	0.17
Recognized clusters						
C1. <i>Triglochin asiatica</i> or <i>Suaeda maritima</i> community	0.31	0	0	0	0	0
C2. <i>Carex scabrifolia</i> community	0.23	0.14	0	0	0	0
C3. <i>Phragmites australis</i> community	0.15	0	0.14	0	0	0
C4. <i>Zoysia sinica</i> var. <i>nipponica</i> community with <i>Artemisia fukudo</i>	0.08	0.14	0.43	0	0	0
C5. <i>Zoysia sinica</i> var. <i>nipponica</i> community with <i>Carex scabrifolia</i>	0.15	0.14	0	0	0	0
C6. <i>Limonium tetragonum</i> community	0.08	0.29	0	0	0	0
C7. <i>Artemisia fukudo</i> community	0	0.29	0	0	0	0
C8. <i>Phacelurus latifolius</i> community	0	0	0.43	0	0	0
C9. <i>Vitex rotundifolia</i> community	0	0	0	0	0.08	0.33
C10. <i>Ischaemum antheophoroides</i> community	0	0	0	0	0.25	0
C11. <i>Imperata cylindrica</i> var. <i>koenigii</i> community	0	0	0	0	0.17	0.33
C12. <i>Carex pumila</i> community	0	0	0	0.8	0.08	0
C13. <i>Carex kobomugi</i> community	0	0	0	0.2	0.17	0.33
C14. <i>Fimbristylis sericea</i> community	0	0	0	0	0.25	0

1995年の植生調査との比較

1995年（荒金, 1996）の調査データから抽出した被度階級値を Table 2に示した。2014年の被度階級値のデータは図3に示してある。また、優占種で特徴付けられる群落タイプごとのコドラート数を1995年と2014年別に Table 3に示した。1995年の塩性湿地の群落では、丸尾川河口でシバナ群落、ハマツナ群落、ハマサジ群落、ナガミノオニシバ群落、シオクグ群落、ヨシ *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud 群落を確認されたが、本研究でも、これらの群落を確認された。東小深江では、1995年にはアイアシ群落を確認されていたが、本研究では、この群落は見みつからず、1995年には確認されていないシオクグ群落、フクド群落、ナガミノオニシバ群落、ハマサジ群落を確認された。なお、1995年の時点では、東小深江の調査票にシオクグとフクドの記載はなかった。

砂浜・砂丘の群落では、コウボウムギ群落、コウボウシバ群落、ピロードテンツキ群落、ハマゴウ *Vitex rotundifolia* L.f. 群落、チガヤ *Imperata cylindrica* (L.) Raeusch. var. *koenigii* (Retz.) Pilg. 群落が、1995年も2014年も確認された (Table 3)。一方、オカヒジキ *Salsola komarovii* Iljin 群落は、かつては記録されているが本研究では認められず、植生調査にも出現しなかった。調査地ごとに見ると、多奈海岸では、コウボウシバ群落が2014年に消失していたが、コウボウシバは植生調査には出現しており、生育自体は確認された。網井海岸では、1995年には記録されていないコウボウシバ群落とコウボウムギ群落が2014年には認められ、1995年の組成表には、コウボウムギの記載はあるものの、コウボウシバの記載はなかった。また、荒金 (1996) において低頻度で出現した在来種については、ハマナタマメ *Canavalia lineata* (Thunb.) DC. やオニシバ *Zoysia macrostachya* Franch. et Sav. などは本研究では見つけることができなかった。網井海岸のハマニガナ *Ixeris repens* (L.) A.Gray については、2014年の植生調査では出現しなかったが、調査区外で生育を確認した。なお、荒金 (1996) では、丸尾川河口でハマウド群集を記載している (Table 1の site number 99) が、この植生は崖下の礫浜に発達すると記述されている。本研究では、このようなタイプの浜は調査していないため、1995年と2014年の比較の表 (Table 2) には組み込まなかった。

考察

Noize clusteringによる植生類型

統計的な手法を用いた客観的な植生の類型化は古くから植生学の中心的課題であった (Hill, 1979; Dale, 1995など)。その方法論について現在でも活発に議論が行われており (Roleček et al., 2009; Wesche and Wehrden, 2011; Oliver et al., 2013 など)、古くて新しい課題だと言える。本研究では、植生の類型手法のうち、各サンプルをいずれかのクラスターに完全に割り当てない Fuzzy clustering の一種である Noise clustering を用いた。この手法の利点・欠点等については詳細な方法論の研究に譲る (例えば、Cáceres et al., 2010) が、本来、連続的に変化するものである植生の解析には、調査区ごとに各クラスターの membership 確率を計算する Fuzzy clustering の利点が活かせると考えられる。また、Noise clustering では外れ値的なサンプルを認めることで、未知の植生タイプの検出や、最適なクラスター数の検討を行うことも可能である (Wiser and Cáceres, 2013)。

本研究の植生の類型化の結果 (Fig. 3) は、主に優占種の違いを反映したものであった。また、最終的には Noise class に割り当てられる調査区はなくなり、Transitional に割り当てられる調査区は全くなかった。これらの結果は、予備的な踏査ののち、草本の優占種が含まれるように調査を行うという、今回の調査区の設定方法を反映していると考えられる。つまり、地域の植生を効率的に記載することを優先し、移行的な場所の調査を省いたため、Noise class は最終的に無くなり、Transitional に割り当てられる調査区はなかったと考えられる。Noise class の割り当てや Transitional なクラス分

Table 3. Frequency of quadrat according to community types defined by dominant species in 1996 and 2014.

Community type	MR		HK		TN		TI	
	Arakane (1996)	This Study	Arakane (1996)	This Study	Arakane (1996)	This Study	Arakane (1996)	This Study
Salt marsh								
<i>Triglochin asiatica</i> community	3	2	0	0	0	0	0	0
<i>Suaeda maritima</i> community	2	2	0	0	0	0	0	0
<i>Limonium tetrago</i> community	1	1	0	2	0	0	0	0
<i>Zoysia sinica</i> var. <i>nipponica</i> community	1	3	0	2	0	0	0	0
<i>Carex scabrifolia</i> community	1	3	0	1	0	0	0	0
<i>Phragmites australis</i> community	1	2	0	0	0	0	0	0
<i>Artemisia fukudo</i> community	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>Phacelurus latifolius</i> community	0	0	1	0	0	0	0	0
Sand beach or dune								
<i>Salsola komarovii</i> community	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Carex kobomugi</i> community	1	1	0	0	2	2	0	2
<i>Ischaemum aristatum</i> var. <i>glaucum</i> community	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>Carex pumila</i> community	1	4	0	0	1	0	0	1
<i>Fimbristylis sericea</i> community	0	0	0	0	0	0	2	3
<i>Vitex rotundifolia</i> community	0	0	0	0	1	2	1	1
<i>Imperata cylindrica</i> var. <i>koenigii</i> community	0	0	0	0	0	0	1	2

けは Noise clustering の利点であるが、ランダムなサンプリングやトランセクト法による調査を行えば、移行的なデータや外れ値的なデータの抽出や解釈も行えるだろう。

2014年の塩性湿地および砂浜・砂丘群落の特徴

クラスタリングによって、認識された8つの塩性湿地クラスターと6つの砂浜・砂丘クラスターは、主に九州の植生における塩性湿地草原（鈴木, 1981b）と海岸砂丘草本植生（鈴木, 1981a）に含まれる塩性湿地群落、海岸砂丘群落に該当すると考えられる。以降、これらのクラスターを群落ととらえて検討する。塩性湿地植生について、3つの調査地すべてで認識された群落はほとんどなく、それぞれの調査地に特有な群落が確認された（Table 1）。これらのことから、国東半島南東部地域では、局所スケールで塩性湿地の群落や植物相が異なると考えられる。また、認識できた群落数は丸尾川河口、東小深江、八坂川河口の順に多かった。塩性湿地では、細かい微地形や冠水頻度に応じて、植生が変化することが知られている（Dausse et al., 2008; Wolters, 2008）。また、大きな河川の河口にある塩性湿地では、水量が不安定になることが予想され、実際に大きな出水時には植生が大きく改変される（鎌田・小倉, 2006）。小さな河川である丸尾川の河口部の塩性湿地は、河道から少し外れた場所に発達し、上部には細流があり、海側には小さな砂州が発達していた。東小深江は、入江内に発達する塩性湿地で細流はあるものの、河川の流出口ではなかった。八坂川河口は、ほかの二つの調査地とは異なり、大きな河川の河道沿いに発達している。今回は微地形の測量や冠水頻度の調査を行っていないが、以上のような調査地ごとの立地条件の違いが、微地形の多様性や攪乱の規模あるいは頻度の違いを通して、群落の組成や配置に影響しているのかもしれない。シバナ群落は丸尾川河口のみで認識された。この群落は塩性湿地植生の中でもかなり安定した立地で（荒金, 1996）、比較的海水や汽水に長く冠水する場所に成立する（鈴木, 1981b）。上記のような砂州に保護された細流のある丸尾川河口の環境は、他の調査地に比べて、安定性や冠水頻度の面でシバナの生育に好適なのかもしれない。また、アイアシ群落は八坂川河口のみで認識された。この群落はヨシ群落に比べて高いところに成立し、土壌の塩分濃度が高いと生育しにくい（大野, 2000）。実際に、八坂川

河口では、河道の一番外側でアイアシ群落を確認した。八坂川河口以外の2つの調査地は、そもそも塩性湿地群落の面積が小さく (Fig. 1)、比高などの微地形の多様性に乏しいため、アイアシが好むような比高の高い場所が形成されにくいのかもかもしれない。

砂浜・砂丘植生については、網井海岸ですべてのタイプの群落を確認され、ケカモノハシ群落やピロードテンツキ群落など網井海岸に特有な群落も見られた (Table 1)。砂浜・砂丘では汀線からの距離に対応した環境の変化に応じて、植生の成帯構造ができることが知られている (中西・福本, 1987; 中西・福本, 1991)。これら2つの研究は、紀伊半島・四国・九州の太平洋側の海岸砂丘や鳥取・島根の日本海側の海岸砂丘で行われたものであるが、汀線側の最前面に、オカヒジキなどの一年草を主体とした打ち上げ帯、その陸側にコウボウムギ帯、さらに陸側にケカモノハシ帯、そのさらに陸側にハマゴウなどを含む低木帯が発達することを報告している。さらに、砂丘がよく発達しているところではケカモノハシ帯がよく発達すること、浜堤ではカモノハシ帯を欠くこと、浜堤だけでも低木帯が発達することが指摘されている (中西・福本, 1987)。砂浜・砂丘では汀線からの距離に応じて、環境が急激に変化し、特に海塩飛沫などの影響で塩分濃度の勾配が大きく (ブラウン・マウラーラン 2002)、コウボウムギとケカモノハシの分布の違いは耐塩性の違いで説明されている (Ishikawa et al., 1991; Ishikawa et al., 1995)。今回の調査地については、丸尾川河口と多奈海岸では、浜堤の陸側が崖地や人工物でほとんど砂丘が発達しておらず、特に丸尾川河口は浜堤の幅が小さかった。丸尾川河口ではコウボウシバ群落とコウボウムギ群落の2タイプしか認識されなかったことは、このような浜堤の小ささが影響していると考えられる。一方で、網井海岸では、浜堤の陸側に小さいながら砂丘が発達していた。浜堤と砂丘が発達している網井海岸では、砂丘特有のケカモノハシ群落を含め、様々な群落の存在が許容されているのだと考えられる。網井海岸に特有だったピロードテンツキについて、中西・福本 (1987) と中西・福本 (1999) では、出現頻度は低いものの、ピロードテンツキは、すべて砂丘上のケカモノハシ帯に分布していたことから、この種についても砂丘が生育適地であると考えられる。

今回の調査では、微地形の測量や環境要因の測定を行っておらず、それぞれの調査地での群落や植物の多様性について、定性的な議論しかできなかった。特に微地形パターンと群落の配置は強く関係していると思われるため、これらの定量的な評価を今後の課題として挙げておく。

塩性湿地および砂浜・砂丘群落の1995年と2014年の比較

荒金 (1996) のデータと本研究のデータの比較は、永久調査区で比較していないので量的な変化が評価できないこと、植物相調査ではないので種のリストには漏れがあること、などいくつかの問題を抱えている。そのため厳密な議論は難しいかもしれないが、これらの比較から重要な示唆も得られると考えられる。

丸尾川河口の塩性湿地については、1995年と2014年を比べると、ほとんど同じ群落・出現種の組成であった。一方で、東小深江では、1995年に記録されたアイアシ群落は、2014年には消失したが、新たに認識された群落が複数あった。このように、調査地内での20年間の変化パターンは、調査地によって異なっていた。塩性湿地では、数年という短い時間スケールで動的に植生や種組成が変化することが知られている (Dausse et al., 2008; Wolters et al., 2008)。また、冠水等の攪乱によって非平衡状態が維持され、塩性湿地の植物や植生の生育地が維持されている (Tessier et al., 2002)。一方で、攪乱が消失した後の20年間で、塩性湿地の遷移が進み、群落の単調化や種の欠落が起こったこと (van Wijnen et al., 1997) や、27年間で、砂泥の堆積により塩性湿地群落の遷移が進んだことで、群落の組成が大きく変わり、満潮時に冠水する塩性湿地の一年生・多年生群落が大きく減少したこ

と(金子ほか 2005)が知られている。丸尾川河口では、攪乱によってセーフサイトが維持されるハマツナ(Tessier et al., 2002)の群落も含めて、1995年と2014年で確認された群落の種類に変化がなかった。このことは、定期的な攪乱によって、丸尾川河口の塩性湿地群落が維持されている可能性を示唆している。そのプロセスは本研究では明らかにできなかったが、細流のある小規模河川の河口部であることから、増水などの攪乱を受けやすいのかもしれない。

一方で、東小深江については、多年草であり塩性湿地の遷移の進行によって増加が予想されるアイアシ(金子ほか, 2005)の群落は2014年には消失し、短命な二年草であるハマサジとフクド(荒木・國井, 2014)の群落は2014年に新たに確認された。そのため単純に遷移の進行で群落の組成が変わったわけではないと考えられる。これら変化の要因はよくわからないが、東小深江は、近接する陸域を常緑広葉樹林に囲まれた極めて小さな入り江である(Fig. 1)。ハビタットの規模が小さいことは、個体数が維持されにくく、簡単に種の欠落が起こるのかもしれない。また、塩生植物は、近隣に種子供給源があれば容易に新規定着することが知られており(Wolters et al., 2008; Erfanzadeh, 2010)、ハマサジとフクドについては新たに形成されたハビタットに早く定着することが知られている(荒木・國井, 2014)。これらのことから、東小深江のハマサジとフクドの群落は1995年以降に個体群を形成した可能性がある。周辺の塩性湿地も含めて、塩生植物のソースとシンクの関係を明らかにしないと、動的な群落の維持機構を明らかにできないだろう。

塩性湿地の特筆すべき植物として挙げたコアマモは、1995年の時点では、おそらく工事の影響で一時的に消失していたと思われるが(荒金, 1996)、本研究では生育を確認できた。コアマモの生育に適した砂地環境が、壊された後に再形成され、周辺から再移入したのかもしれない。

砂浜・砂丘群落については2014年の調査ではオカヒジキ群落は確認されなかった。また、調査地レベルで群落の出現と消失が起こり、1995年時点で低頻度に出現していた植物が、2014年には見つからなかった。しかし、全体的な傾向としては、1995年と2014年で概ね同じような群落が確認された。海岸の砂浜や砂丘では、攪乱や飛砂がなくなって砂丘が安定化すると、遷移が進み、植被率が増加していく(Levin and Ben-Dor, 2004; 高山ほか, 2010)。一方で、波浪や高潮、堆砂といった攪乱の影響を受けながら、動的な変化はあるものの、10年程度の時間スケールでは全体としては砂浜・砂丘植生が維持されている(Luisa et al., 2001; Miller et al., 2010)。また、堆砂をはじめ環境要因の時空間的な変化により成帯構造をつくる群落の配列は維持されながら、各海浜植物群落の位置が移動するような例も知られている(岡ほか, 2010)。このように、海岸の砂浜・砂丘群落は動的に変化しつつも、大きな攪乱がなければ、短期間で組成が劇的に変化することは少ないと考えられる。本研究でも、調査地全体では、1995年と2014年で、概ね同じような群落が確認されたことから、全体としては同様の群落タイプが維持されてきたと考えられる。

砂浜・砂丘での群落の消失と出現について考えてみると、2014年には確認できなかったオカヒジキ群落は、一般に浜堤に成立する植生の中でも最も汀線に近い打ち上げ帯に成立する(鈴木, 1981a; 中西・福本, 1987; 荒金, 1996)。オカヒジキが一年草であること、打ち上げ帯という常に波浪の攪乱を受ける場所に成立する群落であることを考えると、オカヒジキ群落は常に消失と出現を繰り返すような動態を持つことが予想される。また、九州東南部と四国南部の海浜植生では、打ち上げ帯のオカヒジキを含む群落を欠くことが多いこと(中西・福本, 1987)、ハマヒルガオ - オカヒジキ群集の報告が九州で少ないこと(鈴木, 1981a)から、そもそも調査地周辺でオカヒジキの種子供給源となるような個体群が少ないと考えられる。このような背景が、2014年にオカヒジキ群落を確認できなかった要因となっているのかもしれない。また、1995年の時点でコウボウシバがなかった調査地で、2014年にはコウボウシバ群落は確認された。コウボウシバは、長期間の海流散布と散布後の発

芽が可能であり（澤田・津田, 2005a）, 台風による浸食の影響ではほぼ裸地になった砂浜で, コウボウシバの定着が確認されている（岡ほか, 2007）. このように, コウボウシバは海流散布能力を持ち, 新たな生育地に定着する能力が高いことが示唆されており, 本調査地でも1995年以降に定着したと考えられる. 低頻度で出現した在来植物で, 2014年には確認できなかったハマナタマメは, 大分県では冬季低温のため, 定着・繁殖が難しい（荒金, 1996）. そのため, 1995年のこの種の出現は, 種子が漂着し, 発芽したかどうかという偶然性によるものだと考えられる. 一方, 同じく低頻度で出現した在来植物で, 2014年には確認できなかったオニシバの消失理由はよくわからない. オニシバの散布体は, 長期間の海流散布ができず（澤田・津田, 2005a）, 地表付近では永続的埋土種子も作らない（澤田・津田, 2005b）ため, 一度消失した後の再定着は難しいだろう.

調査地域における塩性湿地と砂浜・海浜の群落と植物の保全

本調査地において, 植生調査区外も含めると, レッドデータブックおおいた2011（大分県, 2011）に掲載されていた植物が9種類あった. 塩湿地・汽水域の植物が環境省のレッドリストへ掲載されているものが多く, 浜・砂丘の植物は地域レベルでの絶滅リスクが高いことが知られている（澤田ほか, 2006）. 地域の生物相を保全するためには, これらの植物に特に留意する必要があるだろう.

塩性湿地の植物については, 調査地ごとに特有な群落や植物が確認されており, それぞれの調査地が保全上重要になると考えられる. また, 大きな攪乱等により, 新たに塩性植物の生育可能な場所ができた場合, 種子が漂着可能な地形に加えて, 種子供給源となる近接する塩性湿地植生の存在が重要だとされている（Dausse et al., 2008; Erfanzadeh et al., 2010; 荒木・國井, 2014）. また, 塩性湿地の植物は長距離散布が期待しにくいこと（Wolters et al., 2008）や, 塩性湿地の埋土種子集団には一年草が多く, 多年草が少ないこと（Erfanzadeh et al., 2010）も指摘されている. このようなことを考慮すると, 塩性湿地ではそれぞれの局所的な群落がそれぞれソースとして機能しながら, 地域的な塩性湿地群落が維持されている可能性があり, このような観点からも, 個々の調査地の塩性湿地は, 地域の生物相の保全上重要であろう.

一方, 砂浜・砂丘については, 網井海岸において, 認識できたすべての群落と出現した在来植物のほとんどをカバーできていた. この結果から考えると, 地域の生物相の保全を考えた場合, 調査を行った中では網井海岸が重要な場所になると考えられる. 今回確認された植物のうち, 大分県の絶滅危惧植物は, コウボウシバ, ビロードテンツキ, ケカモノハシの3種である. これらのうち, ビロードテンツキは海流散布が困難であり, ケカモノハシは長距離の海流散布に適していない（澤田・津田, 2005a）. これら2種の植物は, 網井海岸のみで確認されたが, 他の自生地への分散は難しいことが予想される. 砂浜の海岸については, 浜堤だけでなく, 砂丘が発達していることが, 多様な砂浜・砂丘の植物の生育上で重要である（中西・福本, 1987; 中西・福本, 1991）. 今回調査していない場所であっても, 砂丘が発達する場所を重点的に調査する必要があるだろう.

大分県の中でも, 国東半島やその周辺の周防灘・別府湾の沿岸では, 砂浜はその多くが埋め立てられたため減少著しいハビタットであり, 塩性湿地はそもそも存在が希なハビタットである（荒金 1990）. このようなハビタットは絶滅危惧生態系（佐伯ほか 2013）と考えられ, 地域の生物相の保全を考える上では, ハビタットそのものの重要性を考慮する必要があるかもしれない.

過去の情報との比較に関する注意点

今回は, 植生調査データという限られた情報から, 1995年と2014年のデータを比較した. そのため, 定量的な変化を評価できておらず, 調査地ごとの低頻度出現種を十分に把握できていない可能

性がある。植生や植物種の生育状況について、時間変化を量的に議論し、その変化と環境要因の関係性を明らかにするには、永久調査区を設置し、その動態を調査しなければならない(正木, 2006; Miller et al., 2010)。また、低頻度な出現種まで含めた評価については詳細な植物相調査を行う必要がある。これらの調査は多大な労力を要するが、植生調査はこれらに比べて簡便であることが利点である。過去には様々な場所で植生調査が行われているが、これらのデータと現状の比較は、各地域の植生や植物の変化を評価するのによい材料となるかもしれない。その場合、位置情報の記録は、同じ場所で再調査を行うためにきわめて重要である。本研究で比較に用いた荒金(1996)では、詳細な地図と地名が記録してあったので、調査地の場所を復元することができた。

一方、植生調査では、証拠標本が採られないことや標本の情報が示されないことが多い。実際、荒金(1996)には標本の情報が記載されておらず、標本を確認することができなかった。今回の調査地は、塩湿地と砂浜・砂丘という種数が少なく、類似した種が多数出現する場所ではなかった。そのため、荒金(1996)と本研究の同定に大きな齟齬はないと思われるが、標本が残されていない場合、過去の論文・報告の調査者の同定を信じるしかないのが実情である。植生調査等でも、可能な範囲で証拠標本を残すことは肝要だと思われる。また、標本データを用いて植物種の増減について評価した例は少ないながら存在する(梅原, 2000; 三木ほか, 2000; 藤井, 2009)ことから、地域の変化を評価する資料としても、標本を残すのは重要であろう。

謝辞

2名の匿名査読者から、有益な助言をいただいた。また、本研究の一部は、JSPS 科研費 24240113 (研究代表者：波戸岡清峰) の助成を受けて行った。

引用文献

- 荒金正憲 1990. 大分県産植物の分布型について (1). 別府大学短期大学部紀要 9 : 59-68.
- 荒金正憲 1996. 大分県北部海岸の植物群落. 別府大学短期大学部紀要 15:1-16.
- 荒木 悟・國井秀伸 2014. 人為的な干潟造成後に見られた塩生植物の出現. ホシザキグリーン財団研究報告 17 : 253-262.
- ブラウン A.C., マクラーラン A. 2002. 砂浜海岸の生態学 (須田有輔・早川康博 訳). 東海大学出版, 東京, 427p.
- Cáceres M., D. 2013. Package 'vegclust': Fuzzy clustering of vegetation data. URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/vegclust/> (最終確認日: 2015年1月20日) .
- Cáceres M., D., Font X., Oliva, F. 2010. Tahe management of vegetation classifications with fuzzy clustering. *Journal of Vegetation Science* 21: 1138-1151.
- Dale, M.B. 1995. Evaluating classification strategies. *Journal of Vegetation Science* 6: 437-440.
- Dausse, A., Bonis, A., Bouzille, J.B., Lefeuvre, J.C. 2008. Seed dispersal in a polder after partial tidal restoration: Implications for salt-marsh restoration. *Applied Vegetation Science* 11: 3-12.
- Davé, R. N., R. Krishnapuram 1997. Robust clustering methods: a unified view. *IEEE Transactions on Fuzzy Systems* 5: 270-293.
- Dufrene, M. and Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monograph* 67(3): 345-366.
- Erfanzadeh, R., Garbutt, A., Pétilion, J., Maelfait, J.P., Hoffmann, M. 2010. Factors affecting the success of early salt-marsh colonizers: seed availability rather than site suitability and dispersal traits. *Plant*

Ecology 206:335-347.

- 藤井伸二 2009. 標本記録に基づいた近畿地方北部におけるキク科オナモミ属3種の過去の変遷. 保全生態学研究 14(1):67-72.
- Hill, M.O. 1979. TWINSpan – a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca, NY, US.
- Ishikawa, S.I., Furukawa, A., Oikawa, T. 1995. Zonal plant distribution and edaphic and micrometeorological conditions on a coastal sand dune. Ecological Research 10:259-266.
- Ishikawa, S.I., Oikawa, T., Furukawa, A. 1991. Responses of photosynthesis, leaf conductance and growth to different salinities in three coastal dune plants. Ecological Research 6:217-226.
- IUCN (World Conservation Union) (1994) IUCN Red List Categories. IUCN, Gland.
- 鎌田磨人・小倉洋平 2006. 那賀川汽水域における塩性湿地植物群落のハビタット評価. 応用生態工学 8(2): 245-261.
- 金子是久・矢部徹・野原精一 2005. 東京湾小櫃川河口干潟における植生変化と立地条件. 景観生態学 9(2): 27-32.
- 環境庁自然保護局 1998. 第5回自然環境保全基礎調査 海辺調査 総合報告書. 環境庁自然保護局, 東京, 500p.
- 環境庁自然保護局野生生物課 (編) 2000. 改訂・日本の絶滅のおそれのある野生生物—レッドデータブック—8 植物I (維管束植物). 自然環境研究センター, 東京, 660p.
- 環境省 2012. 【植物 I (維管束植物)】 環境省第4次レッドリスト (2012). URL <http://www.env.go.jp/press/15619.html> (最終確認日: 2015年2月2日) .
- Legendre, P., Gallagher, E. D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia 129(2): 271-280.
- Levin, N., Ben-Dor, E. 2004. Monitoring sand dune stabilization along the coastal dune of Ashdod-Nizanim, Israel, 1945-1999. Journal of Arid Environments 58:335-355.
- Luisa, M.M., Gabriela, V., Salvador, S. C. 2001. Spatial and temporal variability during primary succession on tropical coastal sand dunes. Journal of Vegetation Science 12: 361-372.
- 正木隆・田中浩・柴田鏡江 (編) 2006. 森林の生態学: 長期大規模研究からみえるもの. 文一総合出版, 東京, 388p.
- 三木栄二・近藤健児・岡田 稔・金井弘夫・関田節子・佐竹元吉 2000. 標本に基づく薬用植物の生育状況の変遷の推定. 植物研究雑誌 75: 347-359.
- Miller, T. E., Gornish, E. S., Buckley, H. L. 2010. Climate and coastal dune vegetation: disturbance, recovery, and succession. Plant Ecology 206: 97-104.
- 中西弘樹・福本紘 1987. 南日本における海浜植生の成帯構造と地形. 日本生態学会誌 37:197-207.
- 中西弘樹・福本紘 1991. 山陰地方における海浜植生の成帯構造と地形. 日本生態学会誌 41:225-235.
- 岡 浩平・吉崎真司・小堀洋美 2007. 神奈川県大磯町の湘南海岸における地形変化に伴う海浜植生の定着過程について. 日本緑化工学会誌 33(1):27-32.
- 岡 浩平・吉崎真司・小堀洋美 2010. 静岡県遠州灘における堆砂が海浜植生に及ぼす影響. 日本緑化工学会誌 36(1):81-86.
- Oliver, I., Broese, E. A., Dillon, M. L., Sivertsen, D., McNellie, M. J. 2013. Semi-automated assignment of vegetation survey plots within an a priori classification of vegetation types. Methods in Ecology and Evolution 4(1):73-81.

- 大分県 2011. レッドデータブックおおいた2011：大分県の絶滅のおそれのある野生生物. URL：
<http://www.pref.oita.jp/10550/reddata2011/index.html>（最終確認日：2015年1月20日）.
- 大野啓一 2000. “感潮域に分布する塩生植生の成体と立地特性 - 三浦半島小網代干潟をフィールドとして - ” 財団法人 河川環境管理財団（編）感潮河川の水環境に関する研究，河川環境管理財団，東京，p. 59-71.
- R Core Team 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>（最終確認日：2015年1月20日）.
- Roberts E. W. 2013. Package ‘labdsv’ : Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/labdsv/>（最終確認日：2015年1月20日）.
- Roleček, J., Lubomír T, Zelený, D., Chytrý M. 2009. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 20(4):596-602.
- 佐伯いく代・横川昌史・指村奈穂子・芦澤和也・大谷雅人・河野円樹・明石浩司・古本 良 2013. 絶滅危惧生態系：種を超えた保全のアプローチ. *保全生態学研究* 18(2):187-201.
- 澤田佳宏・服部保・内田圭 2006. 国版および地方版レッドデータブックからみた日本の海岸植物の絶滅危惧の現状—本州・四国・九州における状況. *環境情報科学論文集* 20:71-76.
- 澤田佳宏・中西弘樹・押田佳子・服部保 2007. 日本の海岸植物チェックリスト. *人と自然* 17:85-101.
- 澤田佳宏・津田 智 2005a. 日本の暖温帯に生育する海浜植物14種の海流散布の可能性. *植生学会誌* 22(1):53-61.
- 澤田佳宏・津田 智 2005b. 日本の暖温帯に生育する海浜植物14種の永続的シードバンク形成の可能性. *植生学会誌* 22(2):135-146.
- 鈴木邦雄 1994. 日本の海岸植生・塩生植生. *日本海水学会誌* 48(5): 360-366.
- 鈴木時夫 1981a. “(11) 海岸砂丘草本植物群落” 宮脇 昭（編），*日本植生誌 九州*. 至文堂，東京，p.141-152.
- 鈴木時夫 1981b. “(15) 塩生湿地草原” 宮脇 昭（編），*日本植生誌 九州*. 至文堂，東京，p.172-190.
- 高山 成・矢野裕幸・木村玲二・神近牧男 2010. 鳥取砂丘の草原化に対する景観保全活動に伴う植生分布の変遷と砂面変動のモニタリング. *ランドスケープ研究* 73(5) 817-823.
- Tessier, M., Gloaguen, J. C., Bouchard, V. 2002. The role of spatio-temporal heterogeneity in the establishment and maintenance of *Suaeda maritime* in salt marshes. *Journal of Vegetation Science* 13: 115-122.
- 梅原 徹 2000. 大阪で絶滅した水草の標本採集年代. *水草研究会会報*73:1-62.
- van Wijnen, H. J., Bakker, J. P., de Vries, Y. 1997. Twenty years of salt marsh succession on a Dutch coastal barrier island. *Journal of Coastal Conservation* 3:9-18.
- Wesche, K. and Wehrden, H. 2011. Surveying Southern Mongolia: application of multivariate classification methods in drylands with low diversity and long floristic gradients. *Applied Vegetation Science* 14(4): 561-570.
- Wiser, S., K. and Cáceres, M., D. 2013. Updating vegetation classifications: an example with New Zealand's woody vegetation. *Journal of Vegetation Science* 24(1): 80-93.
- Wolters, M., Garbutt, A., Bekker, R. M., Bakker, J. P., Carey, P. D. 2008. Restoration of salt-marsh vegetation in relation to site suitability, species pool and dispersal traits. *Journal of Applied Ecology* 45: 904-912.

Appendix 1. List of voucher specimens collected in this study

Each species are documented in following order: abbreviated research site, abbreviated date, personal number, and sterile or fertile. Abbreviations of research site code are same as Fig. 1. Each abbreviated date follow 27th: Aug. 27th 2014, 28th: Aug. 28th 2014, and 29th: Aug. 29th 2014. These specimens will be donated to herbarium OSA.

- コウボウムギ *Carex kobomugi* Ohwi: MR, 28th, MY525, sterile.
シオクグ *Carex scabrifolia* Steud.: HK, 29th, MY543, sterile; YS, 27th, 2014, MY550, sterile.
ビロードテンツキ *Fimbristylis sericea* (Poir.) R.Br.: TI, 29th, MY537, fertile.
アイアシ *Phacelurus latifolius* (Steud.) Ohwi: YS, 27th, MY547, fertile.
ケカモノハシ *Ischaemum antheophoroides* (Steud.) Miq.: TI, 29th, MY532, fertile.
ナガミノオニシバ *Zoysia sinica* Hance var. *nipponica* Ohwi: MR, 28th, MY521, sterile
コマツヨイグサ *Oenothera laciniata* Hill: MR, 28th, MY519, fertile.
ハマボウ *Hibiscus hamabo* Siebold et Zucc.: MR, 28th, MY521, fertile; HK, 29th, MY546, fertile; YS, 27th, MY552, fertile.
ハマサジ *Limonium tetragonum* (Thunb.) A.A.Bullock: MR, 28th, MY515, fertile; HK, 29th, MY539, fertile; YS, 27th, MY553, fertile.
ハママツナ *Suaeda maritima* (L.) Dumort.: YS, 27th, MY548, sterile.
ホソバハマアカザ *Atriplex patens* (Litv.) Iljin: MR, 28th, MY520, sterile; YS, 27th, MY555, fertile.
ハマヒルガオ *Calystegia soldanella* (L.) R.Br.: MR, 28th, MY524, fertile.
ハマゴウ *Vitex rotundifolia* L.f.: MR, 28th, MY523, fertile; TI, 29th, MY534, sterile; NT, 27th, MY574, fertile.
ハマニガナ *Ixeris repens* (L.) A.Gray: TI, 29th, MY538, fertile.
フクド *Artemisia fukudo* Makino: MR, 28th, MY516, sterile; HK, 29th, MY540, sterile; YS, 27th, MY554, sterile.
ハマボウフウ *Glehnia littoralis* F.Schmidt ex Miq.: MR, 28th, MY528, fertile.

Appendix 2. Lat/Long (datum: WGS 84), vegetation height and cover of research plots.

Plot number	Research site code	North latitude (°)	East longitude (°)	Vegetation height (cm)	Vegetation cover (%)
1	TN	33.44565	131.71670	60	99
2	TN	33.44567	131.71670	50	80
3	TI	33.52777	131.73650	60	95
4	TI	33.52707	131.73650	50	100
5	TI	33.52413	131.73550	10	44
6	TN	33.44555	131.71660	20	85
7	TN	33.44557	131.71660	20	80
8	TN	33.44533	131.71650	10	20
9	TN	33.44547	131.71660	10	25
10	SF	33.52833	131.73670	5	15
11	SF	33.52953	131.73690	5	6
12	MR	33.37063	131.59750	5	10
13	TI	33.52535	131.73570	40	75
14	TI	33.52525	131.73570	30	35
15	TI	33.52510	131.73570	30	30
16	TI	33.52932	131.73670	5	25
17	TI	33.52945	131.73660	10	45
18	TI	33.52567	131.73580	5	20
19	TI	33.52730	131.73650	10	85
20	MR	33.37083	131.59760	5	15
21	MR	33.37082	131.59770	5	15
22	MR	33.37067	131.59770	10	85
23	MR	33.37108	131.59740	20	95
24	MR	33.37048	131.59730	100	95
25	MR	33.37097	131.59720	110	80
26	YS	33.41155	131.62120	50	80
27	YS	33.41180	131.62190	40	80
28	YS	33.41197	131.62220	40	60
29	YS	33.41143	131.62250	100	95
30	MR	33.37083	131.59730	50	80
31	MR	33.37060	131.59740	40	75
32	MR	33.37063	131.59740	40	40
33	HK	33.35245	131.55510	35	50
34	YS	33.41173	131.62410	20	90
35	YS	33.41175	131.62410	20	90
36	YS	33.41173	131.62400	10	55
37	MR	33.37070	131.59740	25	95
38	MR	33.37070	131.59740	30	90
39	HK	33.35253	131.55450	25	40
40	HK	33.35233	131.55570	10	38
41	MR	33.37113	131.59720	25	80
42	HK	33.35253	131.55460	60	50
43	HK	33.35247	131.55500	30	60
44	MR	33.37083	131.59740	10	70
45	HK	33.35245	131.55490	15	20
46	HK	33.35233	131.55570	10	20
47	MR	33.37063	131.59740	10	15
48	MR	33.37063	131.59740	15	50
49	MR	33.37068	131.59740	20	50
50	MR	33.37118	131.59730	5	20