

## 湿原植生の長期的動態解析の基礎としての表層花粉分析

米 林 仲\*・持 田 幸 良\*\*

植生が歴史性をもつていて、現在も変化しつつあるという事実は、現在の植生自身に深くかかわればかかるほど忘がちになる。しかし、その植生がたどってきた歴史を実証的に解明し、それをもとに将来を予測することはきわめて重要である。本研究で扱う湿原植生の場合、湿原自体がもつている性質（低層湿原から高層湿原への変化、ブルトーシュレンケ複合体など）、気候変遷、水系の侵食や埋積で生じた水文条件の変化などによって植生は変わっていく。一方、近年の人間による地形改変、踏みつけ、富栄養化などによっても急激に変わっていく。花粉分析学は、広域的な森林植生の変遷や大気候の変遷を明らかにする目的で発展してきたため、湿原のような局地的な植生変遷は広域的な植生変遷を抽出する際のいわば雑音であり、これを対象にした研究はほとんどなかった。近年、森林内の局地的な植生を対象として、林分レベルの森林動態を復元しようとする研究が、流行のきざしを見せているが（例えば Bradshaw 1988, Davis *et al.* 1994, Calcote 1995）、局地的な湿原植生を扱った研究はほとんどない。

花粉分析から植生を復元する場合には、対象花粉の散布源を明らかにすることが重要である。ある地点から検出される花粉は、ごく近くから散布された局地花粉と、長距離飛散した広域花粉の両者を含むことが普通である。これらの性質に関しては、Janssen (1981) に詳しいが、花粉表現の違いを模式的に表わすと Fig. 1 のようになる。一般に局地要素（局地花粉の特性をもつ花粉型の集まり）は、虫媒で、生産、散布力が小さいため、散布源からの距離の増大とともに急激に減少する。試料採取地点の植物量と花粉出現率との関係

でも、植物の増加にともなう花粉の増加率は小さく、また、散布源となる植物がない場所ではほとんど花粉が検出されない。それに対して広域要素は、風媒で、生産、散布力が大きいため、散布源から離れてても花粉はあまり減少しない。また、植物量の増加にともなう花粉増加量も大きく、その植物が全くない場所でも一定量の花粉が検出される。この花粉は遠距離飛来してきたもので、どの場所でも一定量堆積することが期待されるため、バックグラウンドと呼ばれる。

花粉分析から湿原植生を復元しようとする際には、湿原に生育している植物由来の局地要素と、湿原外から散布された広域要素とを区別することが、具体的な植生を復元するために不可欠である。このような研究は、森林植生を対象とした高木花粉では一定の蓄積があるものの（例えば Andersen 1970, Calcote 1995）、花粉組成と、草本植生との比較から花粉の散布特性を明らかにし、過去の植生復元に適用した研究はほとんどない（Yonebayashi, 1996）。本研究では、花粉分析により、過去の湿原植生を復元する際の基礎データを得るために、湿原植生と、表層花粉組成の調査を行ない、散布源からの距離と花粉出現率、および相対被度と花粉出現率の関係から各花粉型の特性を明らかにした。

### 方 法

青森県八甲田山地の山地帯上部から亜高山帯下部に位置する 4 湿原（下毛無：標高 1060m、矢櫃沼：1060m、黄瀬谷地：1230m、前谷地：870m）において、それぞれほぼ中央で直行する 2 本の調査線沿いの合計

\*立正大学 地球環境科学部環境システム学科

\*\*横浜国立大学 教育人間科学部

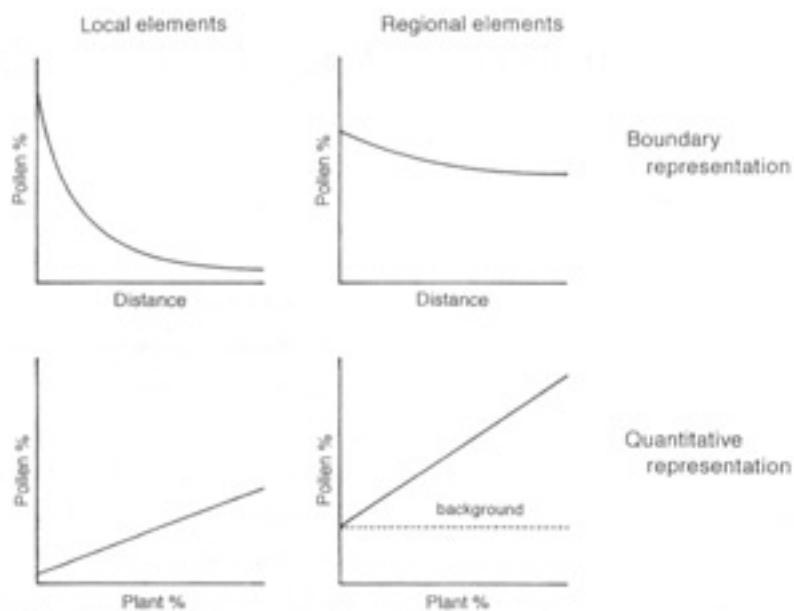


Fig. 1. Schematic diagrams to show the pollen behavior of local (left) and regional (right) elements. The relationships between pollen frequencies and distance from the source (upper), and those between pollen and plant percentages (lower) are shown.

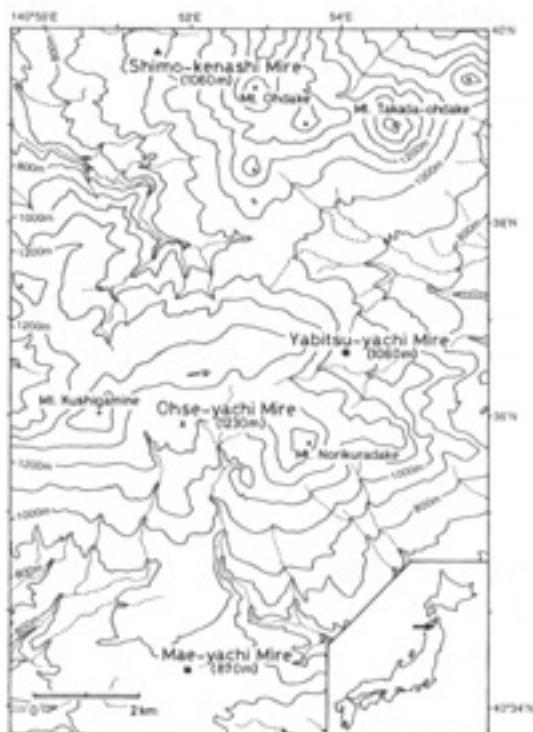


Fig. 2. Map of the study area, showing the locations of Shimo-kenashi, Yabitsu-yachi, Ohse-yachi, and Mae-yachi Mires.

93地点で植生調査と表層花粉分析用の試料採取を行なった(Fig. 2)。このうち、黄瀬谷地以外の調査線は、湿原周辺の低木群落を含んでいる。植生調査は、方形区内に出現した全ての種とその被度階級を記録した。黄瀬谷地では Braun-Blanquet の優占度階級、それ以外の湿原では10%ごと、および1%、+(1%未満)の被度階級を用いた。方形区の大きさは、湿原内は1×1 m、周辺の低木群落は植生高に応じて3×3 mあるいは5×5 mである。結果は、被度階級の中央値から全ての階層を合わせた各植物の相対被度を計算し、花粉の同定レベルに合うように属、科などのレベルに統合して表現した。

花粉分析用試料は、ヒラー型ボーラーあるいは手によって採取した。主にミズゴケ類の植物体や、未分解のリターからなるこの試料を、標準法(Fægri et al. 1989)で処理し、グリセリンゼリーで封入した。花粉出現率は、高木花粉については森林組成を示すため高木花粉総数に対する百分率で、その他の花粉・胞子については湿原植生と直接比較するため非高木花粉・胞子総数に対する百分率で表現した。これらのデータから、散布源からの距離の増加とともに花粉出現率の変化、および相対被度と花粉出現率との関係を調べた。

## 結果

湿原周辺の低木群落を散布源とする花粉の出現率が林縁（湿原との境界）から湿原内部に向かってどのように変化したのかをFigs. 3 & 4に示した。図の左欄外は群落内でのそれぞれの植物の実際の相対被度を表わしている。高木花粉の多くは、地点による花粉出現率の変化が小さかった。例えば風媒のオオシラビンを散布源とするモミ属や主にミズナラを散布源とするコナラ属では、10数%から30%の被度がある低木林の林縁でも湿原内部の花粉出現率と変わらない (Fig. 3)。それに対し、ハウチワカエデやミネカエデなどのカエデ属では、林縁から2m以上離れると急に減少し、数%以下の花粉出現率となる (Fig. 4)。例は少ないものの、ダケカンバのカバノキ属やミヤマハンノキのハンノキ属では、これらの中間の性質を示した (Fig. 3)。ミヤマヤナギのヤナギ属やハイイヌツゲ、アカミノイヌツゲのイヌツゲ属の低木、低木群落の林床にも生育する草本のミズバショウでは、林縁から3m以上離れると花粉は痕跡的にしか出現しなくなる (Fig.

4)。

Figs. 5 & 6のy切片は、植物がないときの花粉出現率を示すので、外来花粉の量、すなわちバックグラウンドを示す (Fig. 1参照)。したがって、この値が小さければ局地要素の性質を多く持ち、大きければ広域要素の性質を持つことになる。図に示した低木、草本花粉は、風媒の高木花粉（例えばAndersen 1970）に比べればはるかに局地要素の性質が強いが (Yonebayashi 1988, 1996)、これらのなかでは、チングルマ、ナナカマドなどを散布源とするバラ科（ワレモコウ属を除く）、ウラジロヨウラク、コヨウラク、ハクサンシャクナゲ、ヒメシャクナゲ、ツルコケモモ、オオバスノキなどのツツジ科やミズバショウのミズバショウ属、スマガヤなどのイネ科、ミヤマイヌノハナヒゲ、ミカズキグサ、ワタスゲ、ヤチカワズスゲ、ミタケスゲ、トマリスゲなどのカヤツリグサ科の値が比較的大きかった。一方、2、3点の例外を除いてイヌツゲ属、モウセンゴケのモウセンゴケ属、キンコウカ、ネバリノギラン、コバギボウシなどのユリ科、ナガボノシロワレモコウのワレモコウ属、ワタミズゴケ、イ

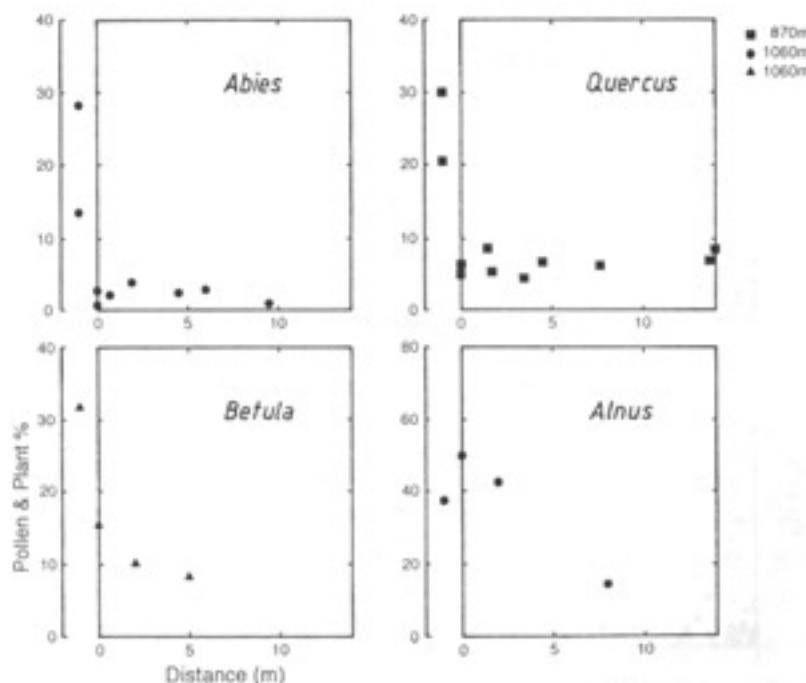


Fig. 3. Pollen frequencies in surface samples in transects. Percentages of *Abies* and *Quercus* pollen types are stable. Plots on the left hand side of each diagram represent relative coverage of plants at the nearest source.

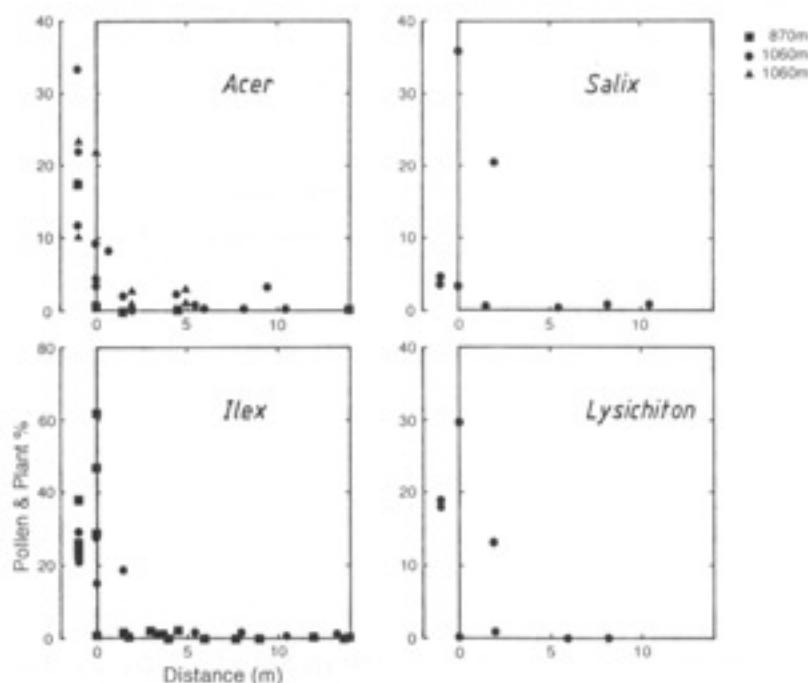


Fig. 4. Pollen frequencies in surface samples in transects. Percentages of these pollen types decline abruptly with the increase in distance. Plots on the left hand side of each diagram represent relative coverage of plants at the nearest source.

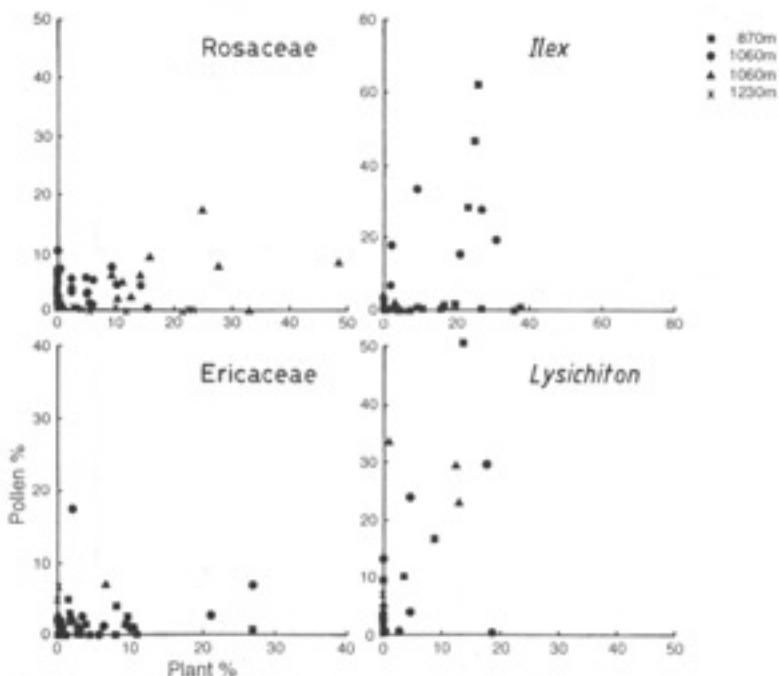


Fig. 5. Scatter diagrams of pollen percentages (y-axis) versus plant percentages (x-axis). The background values (y-intercepts) are relatively low for *Ilex*.

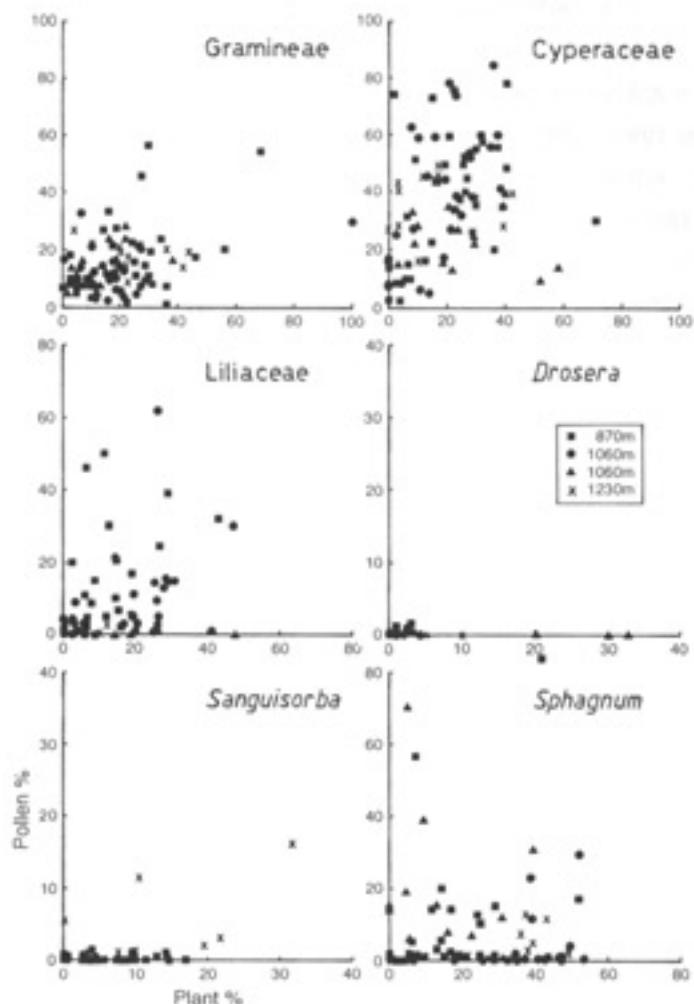


Fig. 6. Scatter diagrams of pollen percentages (y-axis) versus plant percentages (x-axis). The background values (y-intercepts) are relatively low for *Liliaceae*, *Drosera*, *Sanguisorba* and *Sphagnum*.

がミズゴケなどのミズゴケ属の値は小さかった。

### 考 察

高木花粉のうち、散布源から離れても出現率があまり変わらないモミ属やコナラ属の花粉は、遠距離飛来花粉の割合が多い広域要素とみなされ、散布源から離れると急激に減少するカエデ属の花粉は、ほとんどが散布源近くに堆積する局地要素とみなすことができる。また、低木のヤナギ属やイヌツゲ属、草本のミズバショウ属の花粉もカエデ属花粉と同様の変化を示し、局地要素であるといえる。これら局地要素の花粉は、散布源から3m以上離れるとき跡的あるいは数%以下しか

出現しないため、これらの花粉が数%以上の出現率を示した場合、散布源となった植物が3m以内にあったということができる。また、これらはいずれも山地湿原周辺の低木群落やその林床に多くみられる植物群（ミヤマヤナギ、ハイイヌツゲ、アカミノイヌツゲ、ミズバショウ）が主な散布源と考えられ、湿原とその周辺の低木群落との境界を精度よく示しうるといえる。

百分率で表わした花粉量と植物量との関係が必ずしも直線関係にならないことは古くから指摘されており、その理論的研究を行なった Fagerlind (1952) にちなんで、Fagerlind 効果として知られている。この効果のため、（植物量が数10%以上といった十分に大きな範囲を含むデータに対して）補正を行なわずに直線回

傾斜を行なうと、花粉生産力の大きい植物の回帰直線の傾きは小さくなり、y切片は大きくなる。反対に生産力の小さい植物では傾きが大きくなり、y切片は小さくなる(Prentice & Webb 1986)。実際の経験則では百分率で表わした花粉量／植物量関係はほぼ直線になるが(Prentice & Webb 1986)、上の理論的指摘に配慮して、ここでは回帰直線の切片ではなく、y切片の値を、植物がない場合の実際の花粉百分率(y軸上の各点)として考察した。

イヌツゲ属、モウセンゴケ属、ユリ科、ワレモコウ属、ミズゴケ属の花粉・胞子のy切片(Figs. 5 & 6)の値が小さいことは、これらの花粉・胞子はバックグラウンドをほとんど持たないことを示している。したがって、これらの花粉・胞子が検出されれば、方形区の大きさを考慮すると、散布源となった植物が1~2m以内程度のごく近くに生育していた可能性が高い。ミズバショウ属の花粉は植物がない方形区でも最大13.3%の出現率を示す場合がある(Fig. 5)、この結果は、散布源からの距離と花粉出現率の関係から推定された結果、すなわち数%以上のミズバショウ属花粉が出現すれば3m以内に散布源があったという結果と、一見矛盾する。これは、ミズバショウ属の花粉が方形区の大きさ(1×1m)を越えて散布することは容易だが、約3mを越えて散布することは難しいこと、あるいは過去の堆積物からの混入を示していると考えられる。したがって、数%以上のミズバショウ属の花粉が検出された場合、1~2m以内の精度で指摘することは難しいものの、約3m以内に生育していたと言えるであろう。

### 謝 辞

現地調査に際しては、東北大学八甲田山植物実験所、環境庁自然保護局東北地区国立公園・野生生物事務所に便宜をはかっていただいた。鈴木和男、小南陽亮、吉井小百合、永松大、比嘉展寿、福興聰、矢ヶ崎明樹の各氏には野外調査を手伝っていただいた。以上の方々に心から御礼申し上げます。本研究の一部は、文部省科学研究費補助金(基盤研究C)(2)、課題番号07808065)によって行なわれた。

### 【文 献】

- Andersen, S.T. 1970. The relative pollen productivity and pollen representation of north European trees, and correction factors for tree pollen spectra. Dan. Geol. Unders. II Række 96: 1-99.
- Bradshaw, R.H.W. 1988. Spatially-precise studies of forest dynamics. In: *Vegetation history* (eds. B. Huntley and T. Webb III) pp. 725-751. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Calcote, R. 1995. Pollen source area and pollen productivity: evidence from forest hollows. *Journal of Ecology* 83: 591-602.
- Davis, M.B., Sugita, S., Calcote, R., Ferrari, J.B. and Frelich, L.E. 1994. Historical development of alternate communities in a hemlock-hardwood forest in northern Michigan, USA. In: *Large-Scale Ecology and Conservation Biology* (eds. P.J. Edwards, R.M. May and N.R. Webb) pp. 19-39. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Fægri, K., Iversen, J. and Kaland, P.E. 1989. *Textbook of Pollen Analysis 4th Edition*. 328 pp. John Wiley & Sons, Chichester.
- Fagerlind, F. 1952. The real significance of pollen diagrams. *Botaniska Notiser* 1952: 185-224.
- Janssen, C.R. 1981. On the reconstruction of past vegetation by pollen analysis: A review. K. Ned. Akad. Wet., Series C 84: 197-210.
- Prentice, I.C. and Webb, T. III. 1986. Pollen percentages, tree abundances and the Fagerlind effect. *Journal of Quaternary Science* 1(1): 35-43.
- Yonebayashi, C. 1988. Studies on the local and regional pollen components in the Kakuda Basin, Miyagi Prefecture, northeast Japan, in relation to the original vegetation pattern. *Ecol. Rev.* 21: 201-220.
- Yonebayashi, C. 1996. Reconstruction of the vegetation at A.D. 915 at Ohse-yachi Mire, northern Japan, from pollen, present-day vegetation and tephra data. *Vegetatio* 125(2): 111-122.

### Abstract

A comparison between present-day vegetation and modern pollen assemblages as a basis for the study on long-term dynamics of mire vegetation.

YONEBAYASHI, Chuh (Faculty of Geo-Environmental Science, Rissho University)

and

MOCHIDA, Yukira (Faculty of Education and Human Sciences, Yokohama National University)

A total of 93 present-day vegetation and pollen data sets along perpendicular transects were collected from four mires in the Hakkoda Mountains, northern Japan. The modern pollen data were compared with the modern vegetation. Based on the relationships between pollen frequencies and distance from the source, and those between pollen and plant percentages, local and regional elements were defined. *Abies* and *Quercus* were regional elements, of which pollen frequencies were stable and independent of the distance. On the other hand, *Acer*, *Salix*, *Ilex*, and *Lysichiton* were local elements, of which pollen frequencies decline abruptly with the increase in distance. If their pollen is significantly detected, the source plants probably exist within ca. 3 m from the sampling site, since their pollen percentages were lower than a few percent at the points more than 3 m distant from the source. The background values (y-intercepts of scatter diagram of pollen/plant percentages) were very small for *Ilex*, *Drosera*, Liliaceae, *Sanguisorba*, and *Sphagnum*. This implies that if their pollen is detected, the source plants (at the same time the mire margin in the case of tree and shrub pollen types) exist within 1 - 2 m.

**Key words:** Wetland vegetation, modern analogue, pollen analysis, tephrochronology, Hakkoda Mountains, Japan