松下まり子*:水域における花粉の運搬と堆積

Mariko Matsushita*: Pollen Transportation and Deposition in Water

1. 花粉の動態研究とその意義

植物の生殖器官で生産された花粉の大部分は、空中に散布され、あるものは湖沼や河川等の水域に落下する。湖沼等の閉鎖系内に落下したものはやがてその水底に堆積するが、河川に落下したものはさらに海域へと流下する。そして海域へ搬入された花粉は海流によって運搬され、最終的には海底に堆積し、花粉化石となる。我々が対象とする堆積物中の花粉の群集(花粉化石群集)は、このような運搬、堆積の経路を経て形成されたものであり、生育域や生態の異なる母植物群に由来したものの複合であるといえる。従って、花粉分析の手法を用いて過去の植生とその生態を解明するためには、花粉の運搬、堆積過程を十分に把握しておく必要がある。

水域における花粉の動態研究は、海域を中心に進められ、とくに1950-1960年代にそのめざましい発展がみられた(例えば Muller、1959; Traverse & Ginsburg、1966; Zagwijn & Veenstra、1966; Koreneva、1966; Tschudy、1969)。中でも Muller (1959)の研究はその契機となるものであった。彼は、オリノコデルタ表層堆積物中の花粉分布から、花粉の拡散は空気および水流によることを示した。また、河川における研究もわずかではあるが進められた(Federova、1952; Groot、1966)。これらの研究によって、つぎの3つの基本的なことがらが明らかにされた。即ち、1、花粉は水の動きの影響を受けて遠距離輸送される (Muller、1959; Traverse & Ginsburg、1966)。2、花粉は微細な鉱物粒子と挙動を共にする (Muller、1959; Groot、1966; Cross et al.、1966)。3、花粉はその種類によって堆積分布パターンを異にする (Traverse & Ginsburg、1966; Koreneva、1966)。

1970-1980年代に入ると、海洋において、花粉の堆積パターンと給源植生の関係を統計学的手法を用いて比較する研究が主流となった(Heusser & Balsam, 1977; Mudie, 1981; Heusser, 1983)。さらに河川や湖沼の水系において、空中、水中花粉を総合的に把握しようとする試み(Peck, 1973; Starling & Crowder, 1981)や水路の模型実験による花粉自身の沈降速度等の物理的特性の解明(Brush & Brush Jr., 1972)等がみられるようになった。このように、水域における花粉の動態研究は、主に海洋学の進展に伴って発達してきたといえよう。

我国では、日本近海の海底堆積物を対象とした花粉の堆積学的研究が中村(1972)、中村ほか(1974)

^{*〒657} 神戸市灘区鶴甲1-2-1 神戸大学教養部生物学教室

Department of Biology, Faculty of Liberal Arts, Kobe University, 1-2-1, Tsurukabuto, Nada-ku, Kobe 657, Japan.

によって精力的にはじめられた。同じころ、辻・井上(1976)は山間部の小さな湖沼、余呉湖表層堆積物における花粉群集の特徴を見出し、花粉分析の手法による古生態の研究において、花粉の散布、堆積のような動態研究が基本的に不可欠であることを強調した(辻、1979)。松下らは、瀬戸内海播磨灘および浜名湖表層堆積物の花粉分析を行い、内湾、内海における花粉の動態、とくに供給源からの拡散の仕方を明らかにした(松下、1981、1982;SANUKIDA & MATSUSHITA 1986;MATSUSHITA & SANUKIDA、1986)。また、水中花粉の挙動についての研究が播磨灘および流入河川において行われ(松下、1979;MATSUSHITA、1985)、さらに花粉の比重測定(MATSUSHITA & SANUKIDA、1986)や沈降実験(MATSUSHITA、1985)によって、水域における花粉の動態がかなり明らかになってきている。

この小論では、筆者が主に播磨地方の河川から内海への一連の水系において、現在までに明らかに してきた花粉の動態について、未発表資料をつけ加えながら解説する。

2. 河川一内海系における花粉の動態

1) 河川一内海系の位置

河川から内海への一連の水系は、花粉の散布、堆積過程の中で重要な位置を占めている。とくに降雨量の多い我国では、流域に散布された花粉は水の営力によって様々な形で移動一堆積をくり返している。その中でも河川は、母植物から放出された花粉が内海底に堆積するまでの運搬、堆積過程の中で、花粉の輸送にとって最も大きな役割を果たしている。河川から内海域に搬入された花粉はさらに潮流や恒流などの水の動きに影響を受けながら拡散し、やがて堆積する。従って、河川一内海系は切りはなすことのできない一連のものとして取り扱う必要がある。

2) 河川における花粉の動態

河川には一年中花粉が浮遊しているが、その組成や量には顕著な変動がみられる。この変動は主に 流域に生育する植物の開花時期と河川流量によって決定される。

河川水中に浮遊する花粉群集には季節性がみられ、周辺植生のそれぞれの開花期が明瞭に反映されている。松下(1979)は播磨灘に流入する河川において水中花粉の季節変化を明らかにした。春季から夏季には Cryptomeria、Pinus、Quercus (Lepidobalanus)、Alnus、Celtis-Aphananthe 等の木本花粉が多数検出されるが、秋季には Tubuliflorae、Artemisia、Chenopodiaceae 等の草本花粉が圧倒的となる。冬季には秋季開花の草本花粉が引き続き検出されるが、Quercus、Celtis-Aphananthe をはじめとする木本花粉はほとんどかられなくなる。また、夏季には、花粉数においては顕著ではないがGramineae が高率で出現する。この水中花粉にみられた各季節の特徴は空中花粉で認められている春の tree season、夏の grass season そして秋の weed season と一致する。このことは、空中に放出されたほとんどの花粉が短期間のうちに河川に落下あるいは流入することを示している。STARLING & CROWDER(1981)もオンタリオ州、サモン川水系において空中花粉と水中花粉には類似性があることを報告している。

ただ、空中散布された花粉は開花期にすべて河川を流下するわけではない。一般に、空中における 木本花粉の飛散はほぼ6月半ばー7月末までで終了することが明らかにされている(Hibino、1969; 長野ほか、1978)が、そうだとすれば秋季から冬季では空中からの花粉の搬入はほとんど考えられな い。それにもかかわらず、播磨地方では、この地域に広範囲に生育する Pinus、Cryptomeria の花粉が それぞれの開花期から8-11ヶ月経た冬季でもかなりの量で検出される。このことは、林床や水辺湿 地あるいは河床等で一旦堆積していたものが再移動したことを示唆している。

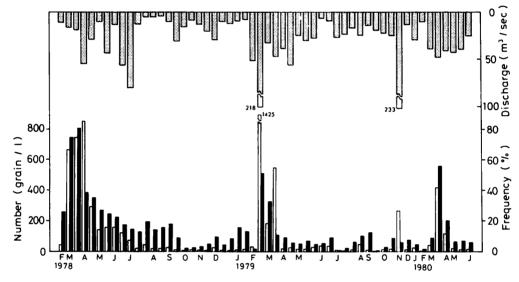


図1 加占川における Cryptomeria 花粉と採水時の流量の変化

一方、水中花粉の量的変動は、河川の流量に大きく影響を受けている。図1は、播磨機に注ぐ加古川の下流で、1978年2月—1980年7月にかけて観測した河川水中の Cryptomeria 花粉と採水時の流量との関係を示したものである。この図から Cryptomeria 花粉は2-3月にかけての開花期を明瞭に反映することと共に、河川の流量に対応して花粉数が変化することがわかる。河川流量は、人工的な調整を除けば融雪や降雨によって決定される。播磨地方の河川の流量は瀬戸内気候を反映し、8月と冬季に少なく、4月、6-7月の梅雨期および9月の台風期に多い。流量と花粉数の間には高い相関が認められるが、中でも梅雨や台風に伴う洪水時に河川流量が急激に増大したとき、懸濁物質 (SS) とともに多量の花粉粒が河川水中に流出されることが、加古川の梅雨期の調査で明らかにされた (MATSUSHITA、1985)。降雨に伴う流量変化や流出の様子は河川の規模、河床勾配、護岸工事の有無等によって異なるが、加古川の場合、広い流域面積を持つため、下流では通常、降雨が始まった翌日に水量が増し、約・週間で平水位に戻る。1980年6月初めの一降雨期間で検出された花粉の最大値は17当たり8500粒に達し、平水位時の約70倍であった。このように、降雨に伴って流出する花粉の中には流域に堆積していた様々な時代のものがとくに多く含まれていると予想される。GROOT (1966)もデラ

ウェア川の河口で浮遊花粉を調べた結果、誘導化石が含まれている可能性を述べている。誘導化石を区別する試みは Muller (1959)、Zagwijn & Veenstra (1966) によって行われている。それらによれば、花粉化石の形の変化と染色性の違いに基づいて第三紀の花粉を現生のそれと区別できるとしているが、更新世や完新世のものの区別はほとんど不可能であるとされている。

3) 内海における花粉の拡散と堆積

河川から海域へ搬入された花粉は水の動きに影響を受け広く拡散し、やがて海底に堆積する。海水中の花粉を対象とした研究は少なく、Traverse & Ginsburg(1966)、松下(1979)にみられる程度である。Traverse & Ginsburgはバハマバンクにおいて海水中の Pinus 花粉を調べた。それによれば、開花期を 5 ケ月過ぎた時期にも100 l 当たり2000粒の Pinus 花粉が検出され、その分布は堆積物中のそれと異なり、Pinus は遠距離を移動することを示した。松下(1979)も播磨灘において、海水中の花粉群集に季節性がみられると同時に年間を通じて木本花粉が高率で浮遊していることを報告した。春季には非常に多くの花粉が検出され、1978年春の播磨灘 6 地点平均の花粉数は 1 l 当たり390粒、うち Cryptomeria、Alnus を主とする木本花粉が98.9%を占めていた。夏以降には、花粉数は激減し、春季の10%以下となる。そして、花粉の移行過程の一部が表層海水中の花粉の分布とその季節変化から読み取られているけれど、その詳細についてはさらに多くのデータが必要となるであろう。

一方、内海域における花粉の拡散については、表層堆積物中の花粉分布から推定することができる。花粉の拡散、堆積には水の動きが大きく関与していることはすでに多くの海域で報告されているが、松下(1982)は次に述べるように、播磨灘において重要な水の動きとして潮流と恒流をあげた。播磨灘は閉鎖系に近い水域であるが、明石海峡、鳴門海峡、備讃瀬戸を非常に速い潮流が流れている。この潮流の流路付近に見られる堆積物の粒度は大きく、そこでは花粉数が少ない。一方、灘中南部や北西部の粒度の小さい海域で花粉数は多い。このように、潮流は主に花粉を含む粒子状物質の堆積に影響を与えているといえるが、これのみで花粉の拡散を説明することはできない。たとえば、播磨灘への花粉の主な搬入経路である河川は本州側に集中していることから、花粉の供給量は北岸で圧倒的に多く、北岸から搬入された花粉は沿岸からの距離に応じて減少すると予測されるが、実際には、明石海峡を通過する潮流の流路をこえて、灘の中南部でも多数検出される。播磨灘のような内海においては、干潮時、満潮時で日に2回潮流が転流しており、最終的に物質の運搬、堆積に寄与する水の動きは恒流(潮汐残流流)であるといわれ(柳・樋口、1979)、海上保安庁(1976)によって、北部沿岸から淡路島西岸沿いに大きく右旋する恒流が示されている。それゆえ先の灘中南部への花粉の拡散は、このような恒流によってもたらされたと考えられるのである。

内海の底層部では湧昇流による巻き上げがみられ、たえず物質が移動しているので、上述のように 海水中を拡散し、内海底に到達した花粉の一部は、海底数 m の範囲で浮上し、底泥粒子と共に底層を さらに移動していく。この巻き上げ現象の様子は図 2 から明らかである。これは、灘中央部(水深約

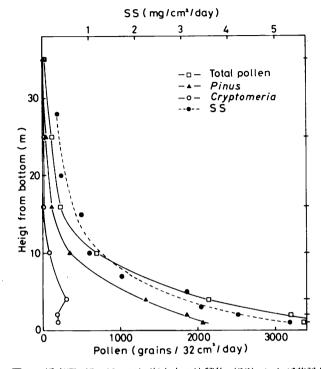


図2 播磨灘 (St. No. 11) 海水中の沈積物 (SS) および花粉址

40 m) で直径64 mm の円筒型のトラップを数個連結させ、海中に24時間沈めておき、捕集された沈積物 (SS) および花粉を定量分析した結果であるが、底層数 m の範囲で SS と花粉が多量に検出され、底層部での花粉を含めた微細粒子の巻き上げがわかるであろう。

4) 堆積粒子としての花粉

花粉は水中で微細粒子(シルトー粘土大)と同様の挙動を示すことが、従来の研究(MULLER、1959: TRAVERSE & GINSBURG、1966)で明らかにされている。河川一内海系においてもこのことがいえる。河川においては、梅雨期間中の河川水中の懸濁物質(SS)と花粉数の間に高い相関が認められることから、降雨に伴う河川流量の増大によって花粉は微細粒子と共に流出することが明らかにされている(MATSUSHITA、1985)。さらに海底上においても数 m の範囲で花粉は底泥粒子と共に巻き上がることが示された。表層堆積物中の花粉分布と、堆積物の微細粒子率や重金属類、PCB、有機態窒素・燐等の粒子態物質の分布が非常に良く似たパターンを示すことからも、上述の結果が導かれている(松下、1982: SANUKIDA & MATSUSHITA、1986)。

ところで、一般に花粉は微細粒子として挙動するけれども、個々の花粉によって浮遊力や比重に差 異がみられる。例えば、*Pinus* 花粉の浮遊力の優位性が Traverse & Ginsburg (1966)、島倉 (1970)、 HEUSSER & BALSAM (1977)、松下 (1981)、MATSUSHITA & SANUKIDA (1986) 等によって指摘され ている。*Pinus* 花粉は気のうを持っているため、表層水中を遠距離移動することができ、さらに吹送流 等の影響を受けやすい。しかし、この浮遊力は、気のうに空気が満たされている間にのみ認められる。これは蔗糖密度勾配法による花粉の比重測定により確かめられている(Matsushita & Sanukida、1986)。即ち、気のうの空気が水と置換した後の Pinus の比重は Quercus と同じ1.230 g/cm³で、Cryptomeria の1.215 g/cm³を上回っている。逆に、草本花粉やシダ胞子は木本花粉に比較して供給地近くで沈積しやすい性質を持つことが Cross et al. (1966)、Tschudy (1969)、松下 (1981)、Matsushita & Sanukida (1986) 等によって示された。ただ、Trilete 型シダ胞子については浮遊力が大きいとも言われており(Koreneva、1966;中村、1972;中村ほか、1974)、すべてがそうであるとも言いきれない。このほか、Brush and Brush Jr. (1972)は水路の模型実験によりそれぞれの花粉で沈降速度が異なることを確かめ、ストークスの式からそれぞれの比重を求めている。

花粉は実際には他の懸濁物質と凝集した形で水中を輸送される。MATSUSHITA (1985) は降雨時に採水した懸濁河川水中の花粉の沈降実験を行い、花粉は11—44 μm 大の粒子と同じ時間で沈降することを明らかにした。それはまた、花粉の種類によっても差異がみられるが、主に大きさによって規定され、遺骸化した花粉は無機的な堆積粒子として挙動することを報告した。従って、堆積物中で見られる花粉群集は、植物体から散布された後、比較的短期間のうちに到達したものと、様々な時間経過を経て逐次堆積したものとの総和であると思われる。

3. 水域における花粉の運搬, 堆積の経路

花粉の散布、堆積過程(West, 1977; 辻, 1979)や化石群集の形成過程(West, 1973)についてはすでに図示されていることであるが、ここでは筆者がこれまで述べてきた河川から海域さらに海底に至る河川一内海系における花粉の運搬、堆積の経路を図3にまとめた。

河川に落下した花粉は上流から下流へと流下し、あるものは一気に海域まで到達する(a)。しかし、 林床や水辺湿地等を含めた河川水系の中で一旦堆積するものも多数あり、これらは降雨などによる河 川流量の増大に伴って流出し再移動する(b)。海域へ搬入されたこれらの花粉(a, b) は空中から直

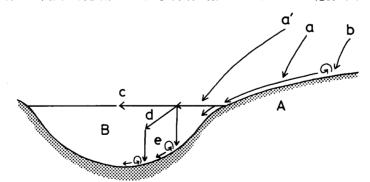


図3 河川-内海系における花粉の運搬、堆積過程

A:河川, B:内海

a:水中を浮遊して流下、a':空中からの落下、b:流出による再移動、

c:水面を浮遊して移動, d:沈降しつつ移動, e:巻き上げによる再移

動

接落下したもの (a') と共にさらに海中を移動する。海水中の移動は,表層水中を浮遊するもの (c), 沈降しつつ移動するもの (d),沈降したものが巻き上げ等によって再浮上し移動するもの (e) がある。 この移動のパターンは潮流,恒流,湧昇流や吹送流といった海水の動きと水中での各花粉のもつ特性 によって決定される。そして,最終的には海底に堆積し,花粉化石群集を形成する。

4. 花粉の動態研究の展望と課題

水域における花粉の動態についての基本的なことがらについては、海域を中心とした研究によってすでに明らかにされている。さらに花粉を堆積粒子としてとらえ、堆積学、海洋物理学、河川工学等との連繋において進展させることは可能であり、一つの基礎的研究として大切なことである。しかし、このような基礎的な動態研究を行うことと同時に、これらをいかに古植生、古生態研究に還元していくかが重要な課題となる。

降雨量の多い我国では、常に地表面が剝奪され流出しており、低地下にみられる堆積物の多くが氾濫性堆積物からなっている。また、我国は四周を海で囲まれた島国であるから、気候変化に伴う海面変動の影響を直接受け、海岸低地には海成堆積物が充填されている。いずれの場においてもそこでみられる花粉化石群集は水の営力によってたえず運搬、堆積をくり返して形成されたものである。従って、我々が対象とする花粉化石群集は、植生におこる変化と共に水域環境の変化を大きく反映しているといえる。この小論では、河川一内海系を一連の水系としてとらえ、その中での花粉の動態について考えてきた。しかし、このような系の中で現生の花粉の動態が明らかになったからといって、即、花粉化石群集の古生態学的解析に応用できるはずはない。同時に過去の堆積域における花粉化石群集の時間、空間的な検討があってこそ、その展開が可能になるであろう。

引用文献

- BRUSH, G.S. & BRUSH, M.N., JR. 1972. Transport of pollen in a sediment-laden channel: A laboratory study. Am. J. Sci., 272: 359-381.
- CROSS, A.T., THOMPSON, G.G. & ZAITZEFF, J.B. 1966. Source and distribution of palynomorphs in bottom sediments, southern part of Gulf of California. Marine Geol., 4: 467-524.
- FEDEROVA, R.V.* 1952. The spread of pollen and spores by water currents. Trans. Inst. Geogr. Acad. Sci., U.S.S.R., 52: 46-73 (in Russian).
- GROOT, J.J. 1966. Some observations on pollen grains in suspension in the estuary of the Delaware River. Marine Geol., 4: 409-416.
- HEUSSER, L.E. 1983. Pollen distribution in the bottom sediments of the western North Atlantic Ocean. Mar. Micropaleontol., 8: 77-88.
- HEUSSER, L. & BALSAM, W.L. 1977. Pollen distribution in the Northeast Pacific Ocean. Quaternary Research, 7: 45-62.
- HIBINO, K. 1969. Relations between air-borne pollen and the living vegetation in Mt. Hakkoda. Ecol. Rev.,

- 17: 189-195.
- 海上保安庁。1976。 水道周辺海域の海水流動と交換機構の解明。「紀伊水道に関する総合研究報告書」(科学技術庁研究調整局編)、129-162。
- KORENEVA, E.V. 1966. Marine palynological researches in the U.S.S.R. Marine Geol. 4: 565-574.
- 松下まり子。1979。水中花粉の行方-河川から海域へ。海洋科学、11:226-235。
- ------1981。播磨灩表層堆積物の花粉分析-花粉組成と現存植生の比較-- 第四紀研究、20:89-100。
- ——— (MATSUSHITA, M.) 1985. The behavior of streamborne pollen in the Kako River, Hyogo Prefecture, western Japan. The Qaternary Research (Tokyo), 24: 57-61.
- ——— & SANUKIDA, S. 1986. Studies on the characteristic behavior of pollen grains and spores in Lake Hamana on the Pacific coast of central Japan. The Quaternary Research (Tokyo), 25: 71-79.
- MUDIE, P.J. 1981. Pollen distribution in recent marine sediments, eastern Canada. Can. J. Earth Sci., 19: 729-747.
- MULLER, J. 1959. Palynology of recent Orinoco delta and shelf sediments. Micropaleontology, 5: 1-32. 長野 準・勝田満江・信太隆夫。1978. 日本列島の空中花粉。106 pp. 北隆館。
- 中村 純。1972。濃尾平野およびその周辺地域の第四紀の花粉分析学的研究―濃尾平野の研究 その2 ―。高 知大学学術研究報告、自然科学、21:1-45。
- -----・黒田登美雄・満塩博美。1974。堆積学的花粉分析学、その1-九州西方海域および四国の海底表層 堆積物-- 地質調査所月報、25:209-221。
- PECK, R.M. 1973. Pollen budget studies in a small Yorkshire catchment. "Quarterary Plant Ecology" (eds. BIRKS, H.J.B. & WEST, R.G.), 43-60. Blackwell Sci. Pub., London.
- SANUKIDA, S. & MATSUSHITA, M. 1986. Studies on the modern sedimentary environment in Lake Hamana on the Pacific coast of central Japan. The Quaternary Research (Tokyo), 25: 1-12.
- 島倉巳三郎。1970。日本海々底堆積物の花粉分析。日本海, no.5:27-30。
- STARLING, R.N. & CROWDER, A. 1981. Pollen in the Salmon River system, Ontario, Canada. Rev. Palaeobot. Palynolo., 31: 311-334.
- TRAVERSE, A. & GINSBURG, R.N. 1966. Palynology of the surface sediments of Great Bahama Bank, as related to water movement and sedimentation. Marine Geol., 4: 417-459.
- TSCHUDY, R.H. 1969. Relationship of palynomorphs to sedimentation. "Aspects of Palynology" (eds. TSCHUDY, R.H. & SCOTT, R.A.), 79-96.
- 辻 誠一郎。1979。花粉群集に関する基礎的問題。第四紀研究、17:239-242。
- ------・井上公男、1976、湖底における花粉分布の特異性、「第23回日本生態学会大会講演要旨集」、1 B06、
- WEST, R.G. 1973. Introduction. "Quaternary Plant Ecology" (eds. BIRKS, H.J.B. & WEST, R.G.), 1-3. Blackwell Sci. Pub., London.
- ——. 1977. Pleistocene Geology and Biology. 440 pp. Longman, London.
- 柳 哲雄・樋口明生。1979。瀬戸内海の恒流。沿岸海洋研究ノート、16:123-127。

ZAGWIJN, W.H. & VEENSTRA, H.J. 1966. A pollen-analytical study of cores from the Outer Silver Pit, North Sea. Marine Geol., 4: 539-551.

(*印をつけたものは直接参照できなかった)

(1988年5月14日受付)

[書 評]

Extinction 関連文献

いま生物の extinction (絶滅現象) が非常に注目されている。これは1987年にオタワで開催された第12回国際第四紀研究連合(INQUA)会議で、絶滅現象を扱うセクションを設ける計画があったことからもうかがえる。1980年代に入り ALVAREZ, L.W. らが、白亜紀末期の生物の大量絶滅が小惑星の地球への衝突によって引き起こされたとする説を提唱して以来、その最大の関心事であった恐竜の絶滅はもとより、それ以外の生物の絶滅現象についても多量の論文や著書が書かれるようになった。植物の絶滅現象も恐竜や哺乳類の絶滅現象との関連で盛んに議論されている。ここでは植物の絶滅現象について多少とも触れられている著書を紹介する。

NITECKI, M.H. (ed.) 1984. Extinctions. 354 pp. Univ. Chicago Press.

STANLEY, S.M. 1987. Extinction. 242 pp. Sci. Am. Press.

MARTIN, P.S. & WRIGHT, H.E., JR. (eds.) 1967. Pleistocene Extinctions: The Search for a Cause. 453 pp. Yale Univ. Press.

MARTIN, P.S. & KLEIN R.G. (eds.) 1984. Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution. 892 pp. Univ. Arizona Press.

これらは第四紀の哺乳類の絶滅を中心に書かれているが、植物の絶滅についてそれぞれ一章を設けている。前者の LEOPOLD, E.B. による Late-Cenozoic patterns of plant extinction は新生代の植物の絶滅現象の重要な総説である。北半球の植物の絶滅過程をまとめ、地域差を比較検討している。後者は最近の研究成果を網羅した大著で、前者ではあまり取りあげられなかった南半球での絶滅現象もかなり扱われている。全体の量に比べ植物に割かれている分量は少ないが、KERSHAW, A.P. による Late Cenozoic plant extinctions in Australia では近年情報が増加したオーストラリアの後期新生代の植物の絶滅現象を概説し、他地域と比較している。

以上紹介した著書はすべて動物中心に書かれている。植物の絶滅現象だけを一冊の本にまとめたものは残念ながらまだない。しかし植物の絶滅についての情報も最近かなり増えてきているので、そのような著書が待ち望まれるところである。