

三浦 修*：森林土壌の花粉分析 —方法論的問題と森林群落の動態研究への適用

Osamu MIURA* : On the Pollen Analysis of Forest Soils
—Methodological Problems and Applications to Studies on
Dynamics of Forest Communities

1. 土壌の花粉分析の特異性

土壌の花粉分析は、広く行われている泥炭や湖成堆積物などを対象としたものとは異なる固有の問題をもつ。そのため、研究例は極端に少ない。土壌中の花粉が研究されはじめたのは存外古く、DIMBLEBY (1961), FAEGRI & IVERSEN (1975), MOORE & WEBB (1978)などの著書にその記述がある。DIMBLEBY (1957)は土壌中の花粉・胞子の量が土壌の乾重グラム当たり 150 万粒のオーダーに達し、土壌の花粉分析が泥炭の花粉分析と同様に豊かな情報をもつことを示した。この論文の標題は“Pollen analysis of terrestrial soil”である。同じく DIMBLEBY (1961)は土壌の花粉分析についての研究史、方法論を含む展望を行った。ここで初めて“soil pollen analysis”の標題が登場する。標題に土壌の花粉分析と明示した論文としては、ほかに GODWIN (1958), GUILLET (1970, 1971), HAVINGA (1974)のものなどがある。

土壌の花粉分析に固有の問題はつぎの3つに要約される。第1の問題は、土壌が花粉・胞子化石を保存する条件を備えていないと考えられることである。DIMBLEBY (1957)の研究は、この土壌の花粉化石（以下、花粉と記す）の保存に関する問題に迫ったものである。ここで得られた一つの重要な結果は、花粉の保存が土壌の pH 値と密接に関連することである。pH6 以上の土壌は花粉の含有量が極めて少なく、pH5~6 の土壌の花粉量は分析の対象とした場合適当でないことがある。pH5 未満であれば泥炭と同程度かそれ以上の含有量がある。MIURA (1985)は、湿原の泥炭とその湿原に近接した森林の土壌で、それぞれに含まれる花粉の変形・変質を比較することによって、土壌の花粉保存の問題を検討した。変形・変質の進行程度という視点からみた場合、泥炭中の花粉の変化速度の方がやや遅いとの結果が得られた。このことは、花粉保存の面で泥炭がやや有利な条件をもっていることを示している。ただし、その差を強調するほどではない。分析した土壌は、pH 値を測定しなかったが、火山灰起源であり酸性土壌とみてよい。また、後述する筆者

*〒980 仙台市青葉区川内 東北大学理学部附属植物園気付 東北大学理学部八甲田山植物実験所
Mt. Hakkoda Botanical Laboratory, Tohoku University, c/o Botanical Garden of Tohoku University, Kawauchi, Aoba-ku, Sendai 980, Japan.

の研究例から判断して、酸性土壌であれば分析に十分な量が含まれていると結論してよさそうである。

ところで、この花粉の保存はけっして土壌だけのものではなく、他の堆積物でも考慮されなければならない問題である。CUSHING (1967)や HAVINGA (1971)などは、実験的あるいは自然状態で、種々の堆積物中の花粉の変形・変質や保存を研究した。彼らの目的は、堆積物間での花粉の残りやすさの違いを知ることと同時に、花粉型(以下、花粉と記す)間での違いを求めることにもあった。この結果は、花粉分布図を解釈する場合の基礎的資料である。

第2の問題は、土壌中では花粉・孢子が層位的に容易に攪乱を受けるであろうというものである。もし、攪乱があれば土壌の花粉分析は層位的扱いができず、花粉分析の基本である植生の歴史を編むことは不可能となる。種々の土壌動物が土壌中で活動するため、容易に花粉は移動するに違いない。これに関する研究例には WALCH *et al.* (1970)や BOTTEMA (1975)などがある。これらの結果をみると、やはり土壌動物による層位的攪乱が生じているものとみななければならない。

土壌動物以外の層位的攪乱の要因は重力および土壌水による花粉粒の土壌層下方への洗脱作用である。土壌花粉に目が向けられたとき、砂質土壌やポドソル土壌の研究で、花粉粒の下方への沈降が強調された。その結果、土壌中の花粉の層位的扱いに対する疑問がむしろ表面化した(DIMBLEBY, 1961)。実験的ないし野外土壌で行われた花粉粒の沈降や側方移動の研究には鈴木・中村(1976)、DIMBLEBY (1977)のものがある。これらの結果には、その移動量を強調するものと予想より小さいことを主張するものとがある。MIURA (1982, 1987)はチシマザサの一斉集団開花がみられた北八甲田山地において、土壌中の花粉粒の沈降量を測定した。この開花は、いわば標識を付した多量の花粉を野外の場を実験的に散布したと同じである。開花後2.1年と5.2年の土壌層位ごとのイネ科花粉(以下、イネ科花粉やブナ属花粉を Gramineae, *Fagus* のように科名・属名のみで記す)の頻度分布を調べた。その結果、両年の Gramineae 頻度の垂直分布パターンはほぼ同じであった。土壌表面に散布された Gramineae の下方への移動が、5.2年間でも土壌F層に限られることがわかった。土壌表層から下層への花粉粒の沈降が速やかに進行しないとの結論である。

この層位的攪乱、とくに花粉の沈降の問題も土壌の花粉分析にのみ固有のものとはいえない側面をもっている。たとえば、湿原の泥炭に実験的に花粉粒を散布し、その沈降量を追跡した研究がある(ROWLEY & ROWLEY 1956)。これによると泥炭中の花粉粒でさえ無視できない程度の沈降量が計測されている。とすると、堆積物中の花粉の沈降は、あらゆる堆積物について考慮されなければならない問題かも知れない。

第3の問題は土壌の花粉分析で得られる結果の局地性である。化石を扱う分野では生活圏と遺骸圏とが一致することが希である。ここに産出化石の異地性と現地性の問題が必然的に生ずる。

花粉分析も本来的にこの問題とかかわっている。とくに、花粉組成 (pollen assemblage) によって植生や植物群落を復元しようとするとき、しばしばこの問題は深刻となる。したがって研究例も多い。実際の研究では、花粉の供給源域と堆積の場 (分析地点) の問題をどのように扱ってきたのであろうか。JANSSEN (1981) は花粉の堆積を基礎にモデル化し、研究の背景にある群落のレベル (formation など)、群落学の分野 (synecology, population dynamics など)、研究対象 (bog, lake の堆積物) を相互に関連づけ、それらを一つの枠組みに整理した。この中で局地堆積や局地要素の研究対象に“土壌”が掲げられている。OLDFIELD (1970) や JANSSEN (1966, 1967, 1970, 1972) の花粉の堆積に関する研究の視点は湿原、湖沼、沖積地など疎開した植生域での問題にある。とすると、森林域内に発達する土壌の花粉分析の場合、花粉の堆積をこれらの研究で得られた考え方で扱えるのであろうか。あるいは、一連の研究で JANSSEN の示した堆積区分を用いて局地堆積と表現しても、疎開植生域とは異なった特徴があるのであろうか。この点に関する研究はみあたらない。森林域における花粉の運搬の研究は、TAUBER (1965, 1967) のものがあり、花粉の運搬が3つのルートに区分されている。それは、自由大気中での運搬、林冠層に接した部分での運搬、林内空間での運搬である。筆者のこれまでの研究から判断して、森林下の土壌にはこれらの3ルートで運ばれる花粉がすべて堆積すると考えられる。このうち林内空間で運搬される花粉が主体である。とくに、樹冠層が閉じた森林域では林内空間における運搬距離もごく短く、花粉はまさに局地堆積をする。この3ルートによって運ばれた花粉の堆積は、JANSSEN (1972) の呈示した花粉スペクトルに現れる花粉堆積の3様式、広域堆積、局地外堆積、局地堆積に概念的にそれぞれ対応すると考えられる。この堆積様式に従えば、森林内から得られた花粉分布図の主な要素は、局地的に堆積した花粉である。このことを利用した、あるいはこのことを分析結果から証明した研究には、IVERSEN (1964, 1969), ANDERSEN (1967, 1973), HAVINGA (1974), KRZYWINSKII (1977), VUORELA (1977) のものがある。HAVINGA や VUORELA の研究対象は土壌であるが、他は森林内の小凹地に堆積した厚い粗腐植や泥炭状堆積物を扱ったものである。これらの研究の目的の一つは、一般に行われている花粉分析の局地要素をどのように評価するか、つまり、局地花粉要素を除いて、広域的植生変遷をみる場合の補正係数を求めることにある。その背景には、花粉分析学の多くの研究では、できるだけこの局地性を除去することに方法論上の基礎をおいていることがある。*Alnus* を頻度計算の基本数から除くことが広く行われているのはその典型である。他の目的は、その場の森林群落の具体的遷移系列を、堆積物の発達過程と結び付けて考察することである。後者の観点が筆者の目指すものと一致している。これまで述べたように第1, 第2の問題として挙げた保存や攪乱の問題はけっして土壌の花粉分析にのみ固有とはいえない側面をもっている。ところが、第3として挙げた局地性の問題は土壌の花粉分析に固有のものといえるのである。土壌の花粉分析の目的は、この局地性を利用して、その場の植生や群落の歴史を明らかにすることにある。

2. 土壌中の花粉の在り方

土壌中の花粉はどのような在り方をしているのでしょうか。図1にそれを概念的に示す。ここに呈示するモデルは筆者が実際の森林土壌を分析し、その結果の積み重ねの中で得た現時点での作業仮説といったものである。問題は結局、土壌中の花粉が単純に地層累重の法則に従って堆積しているかどうかにかかわっている。結論からいえば、実施された多くの土壌の花粉分析は、土壌の断面から得られた花粉が層位的に扱い得ることを指示している。いま、土壌動物による著しい攪乱や土壌の層位分化など土壌発達を考慮せず、花粉の下方への移動が土壌中の花粉の在り方をきめる主要因と考える。地表に落下した花粉は重力や洗脱により下方へ沈降する。この間の沈降が急であれば、均質な、しかも現存の植生を反映した花粉分布図が得られる。もし、過去に植生の変化があったとしても、より新しい植生の花粉によって、変化の痕跡は消される。ところが、花粉の沈降が緩やかだとすれば、過去の植生変化は新しい花粉の集積にも消されずに残る。つまり、植生変化が“化石”となって、土壌断面の花粉スペクトル変化パターンとして保存される。stage I の例は、実際の土壌では特殊な場合を除いてみられない。たとえば、一次遷移の初期相がこれに当たる。stage II に進むと、A 花粉の頻度は f_3 から f_2 に低下し、そのスペクトルは土壌下層へ移動する。A 花粉の頻度低下とスペクトル分布パターンのピークの形の崩れは、その間に生じた土壌動物による若干の攪乱、沈降の不均一な過程や種々の原因による土壌系からの消失を示す。ただし、図の表現は絶対値を考慮したとき意味をもつが、相対値表現では低下した頻度値やピークの幅に理論的内容はない。Stage III は植生変化が2回生じた場合である。Stage II より A

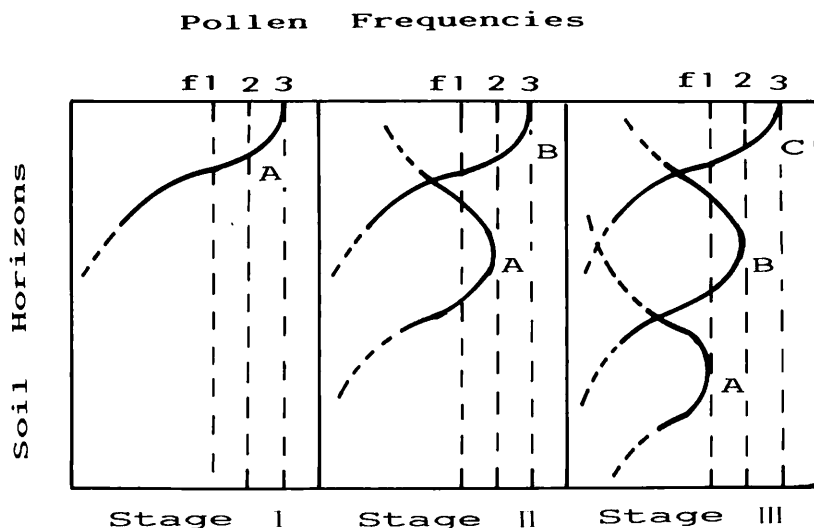


図1 土壌中の花粉の在り方を示す概念図

A, B, C は任意の花粉型。 f_1 , f_2 , f_3 は頻度値のライン。

花粉の頻度はさらに低下し f1 となる。ピーク幅も大きくなり、A 花粉の層位的位置に B 花粉がくる。このような stage の進行を裏付ける例は、後述するサワグルミ林（個体群サイズの例）とブナ・トチノキ・サワグルミ混交林（個体サイズの例）にみられる。ここで問題となるのは、それぞれの stage の進む時間である。花粉分析の一つの目的は年代の尺度を求めることにある。DIMBLEBY (1961) の考えは、下方移動の過程が土壌の腐植化と結びついているとし、ある土壌型の花粉沈降速度に、5000 年に 150mm の値を与えている。つまり、この考えは、花粉の沈降が土壌層の分化と平行関係にあるのだということになる。山田 (1967) は、沖積世の噴出年代既知の火山灰層を母材とする土壌の層位分化を研究した。母材の火山灰が 100 年未満の土壌の層位は (A)/C や A/C（括弧は不明瞭な土壌層）の分化がみられ、1500 年以上の時間経過の後 A/B/C の分化となると推測した。筆者の研究対象地である八甲田山地や十和田外輪山の土壌母材は 1000 年あるいはこれに近い年代の降下火山灰が含まれる。層位分化の相対的に進んでいる分析地はブナ極相林（個体群サイズの例、後述）である。サワグルミ林、ダケカンバ林（スタンドサイズの例、後述）や混交林の土壌は、層位も未分化で、いわば未熟土壌である。このことを、花粉分析の結果と結び付けるとある見通しが成立する。花粉分析の結果や現存植生から明らかにすることができたサワグルミ林の遷移、ブナ林の伐採、サワグルミの伐採と競争個体の枯死は、おそらくその生起年代が 100 年未満であろう。とすれば、土壌の発達過程と土壌中の花粉スペクトルに表れる“植生の変化の記録”との間に、矛盾のない説明が可能である。

土壌下層ほど花粉の変形・変質が進んでいること (MIURA, 1985) は、この変化の記録が時間とともに消えることを意味する。DIMBLEBY (1961) のいう、“花粉量は土壌 pH 値と関わる”や HAVINGA (1971) のいう、“花粉保存は堆積物の粒子構成に関わる”は、この記録を保存する条件に読み替えられる。土壌の場合、前者は好気性微生物の活動や酸化作用の強さを、後者は土性や土壌構造を意味する。

3. 植生変化の空間的広がり の把握と森林群落の動態研究への適用

森林土壌の花粉分析の特徴が、得られる結果の局地性にあるならば、これを利用して植生変化の空間的広がりを知ることができる。むしろ、土壌中の花粉スペクトルから植生変化を捉えることができるということが前提である。この前提は、前述のモデルに示される。さらに、土壌の花粉分析で扱うことのできる問題は、過去の植生変化の中身である。これら 2 つの問題は相互に関連したものである。筆者は、空間に関し、特定のスタンドを明示でき、植生変化の中身に関し、そのスタンドに成立した過去の群落型や樹木個体を知ることが可能と考える。研究対象をスタンドに絞ることができるとすると、土壌の花粉分析は森林群落の動態を研究する上で、重要な手段となり得る。

以下、局地性（空間的広がり）と植生変化（動態の中身）に焦点を合わせ、筆者のこれまでの

研究例を紹介する。復元できる局地群落の空間的広がりとはどのようなものなのか。土壌の花粉分布図の示す局地性の広がりとは種々のものがある。それは、群落の種組成や構成種の生育形や個体群の大きさを反映していると考えられる。つまり、局地性は任意に把握される。そこで、植物群落学で扱う調査スタンド、あるいは研究対象スタンドの空間的大きさを基準にとって記述する。このことは、土壌の花粉分析を森林群落研究へ適用するという筆者の目的に沿ったものとしたため

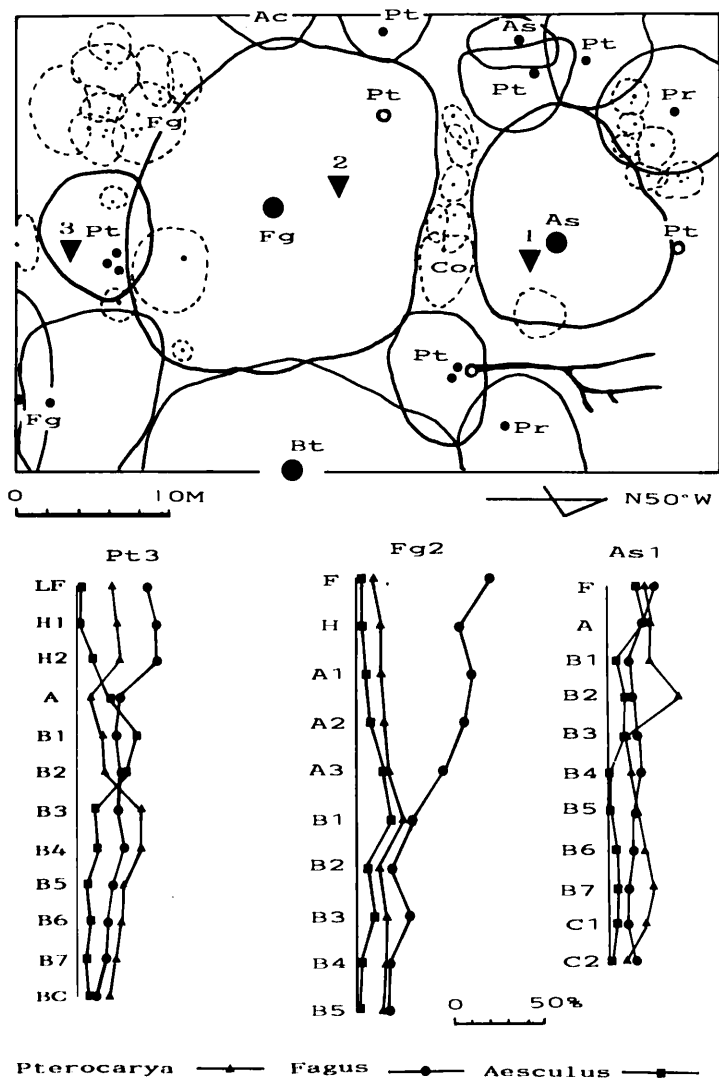


図2 ブナ・トチノキ・サワグルミ混交林の樹冠投影、土壌の花粉分布図（個体サイズの例）

Fg: ブナ Pt: サワグルミ As: トチノキ Pr: シウリザクラ
Bt: ダケカンバ Co: ツノハシバミ Ac: ハウチワカエデ。白丸の Pt は腐朽幹。破線の樹冠は低木。数字は土壌試料採取地点。F, H, A1, …B5 は分析試料採取層準（記号は土壌層名と一致）。頻度計算の基本数は全樹木花粉数。

ある。ただし任意とはいえ、樹冠のサイズが基本と考えている。

1) 樹木個体のサイズ (ブナ・トチノキ・サワグルミ混交林, 図 2)

調査スタンドは、十和田カルデラ外輪山から広がる緩斜面を開析する谷頭部である。ここでは、トチノキ、サワグルミの優占する高さ 25m の高木層に、ダケカンバ、シウリザクラ、ブナが混交する。調査スタンドは、図 2 の樹冠投影図に示したように、高木層にサワグルミが多い。地点 Pt3 を被覆するサワグルミは同一の大きさの 3 本の株立である。スタンド内には、ブナの樹冠下とトチノキの樹冠縁に、上部のない高さ 2m と 3m のサワグルミ腐朽幹が 2 本立っている。また、このほかにもサワグルミの 3 本の株立個体があり、うち 1 本は主幹にいまだ大枝が着いたままの倒木である。土壌試料採集地点 (以下、地点と記す) はトチノキ (地点 As1)、ブナ (地点 Fg2)、サワグルミ (地点 Pt3) の樹冠下においた。

花粉分布図にはこれら 3 種が散布した、*Fagus* (母種はブナ)、*Aesculus* (トチノキ)、*Pterocarya* (サワグルミ) のみを示した。それぞれの花粉分布図の左端に示した採取層準名は、土壌層位の記号に上位から番号を付した。試料は、層位ごとに土壌塊が崩れない範囲で密にかつ等間隔に薄く採取された。たとえば、表示の B2 は B 層の 2 番目の層準である。3 地点の花粉分布図は著しく違っている。3 花粉のスペクトルの層準毎の頻度、および頻度の垂直変化 (以下、頻度分布パターンと呼ぶ) にそれぞれの地点の性格が現れている。地点 Pt3 の頻度分布パターンは、層準 B3 以深の下部、A と B2 の間の中部、H2 以浅の上部で全く違っている。上部で最も高い頻度のスペクトルは、被覆種の *Pterocarya* ではなく、*Fagus* である。*Pterocarya* のスペクトルは下部で頻度が高く、中部で低下し、上部で再び頻度を上昇させる。中部では *Aesculus* の頻度が上昇するが、周囲にはトチノキの個体はない。*Fagus* のスペクトルは、下層から中部までやや頻度の上昇をみせながら推移し、上部で高い頻度となる。地点 Fg2 の頻度分布パターンの特徴は、*Fagus* が下層から上層へほぼ一方的に頻度を上昇させることである。その間、B1 で他の 2 花粉のピーク状の頻度上昇がみられる。この地点は最も高い頻度の花粉と被覆する樹種が一致している。地点 As1 の頻度分布パターンは、B4 以深の下部、B1 と B3 の間の中部、A 以浅部の 3 つに分けられる。*Pterocarya* のスペクトルは、下部の B7 で緩いピークをつくり頻度が高く、B3 で一旦頻度が低下し、B2 で高い頻度となる。*Fagus* のスペクトルは表層で頻度がやや高くなるが、ほぼ変動なく推移する。被覆種の *Aesculus* の頻度は表層へ向かって徐々に上昇する。

ここで、図示しなかった花粉・胞子のスペクトルを含めた分布図全体について触れておこう。地点 As1 と Pt3 の 2 地点の花粉頻度分布パターンの変化には、3 つの stage (いわば花粉帯に相当するが時代の概念が不明確) が区別される。地点 As1 の下層 (B6 以深) は *Pterocarya*, *Betula*, *Alnus*, シダ胞子 Stage, 中層 (B5~B3) は *Alnus*, *Fagus* Stage, 上層 (B2 以浅) は *Pterocarya*, シダ胞子 Stage となる。地点 Pt3 のものは下層 (B3 以深) が *Pterocarya*, *Alnus* Stage, 中層 (B2

～B1) が *Aesculus*, シダ孢子 Stage, 上層 (A 以浅) が *Fagus*, *Pterocarya* Stage である。地点 Fg2 ではこの 3 stage の区別ができず, 下層 (B1 以深) の *Fagus*, *Alnus* Stage と上層 (A3 以浅) の *Fagus* Stage の 2 つを認める。この 3 stage の区分層準は, 図示した 3 樹木花粉のスペクトルによる頻度分布パターンとの区分と一致していない。Stage 名は一般に行われているように頻度の高い花粉を順にとったものである。中層や下層で頻度の高い *Alnus* の母種と考えられるものはケヤマハンノキである。この種は調査スタンドからかなり離れたカルデラ壁に生育している。したがって, *Alnus* はいわば広域要素の花粉である。このような広域(スタンド内のものを局地要素, スタンドに近接したものを局地外要素と仮称する) ないし局地外要素の花粉が森林下の土壌に出現することを, 筆者はつぎのように考えている。過去に樹冠層の破壊などが分析地点で起こった場合に, 広域要素の花粉の頻度が高くなると考える。つまり, TAUBER (1967) のいう林内空間での運搬より, 自由大気中や樹冠層に接したところの運搬が相対的に優勢になるのであろう。このことは, 後述のサワグルミ個体群のスタンドの結果からもいえる。

ここで扱ったスタンド内の 3 地点の花粉分布図は, 樹冠の大きさに対応した局地性と捉えることができる。このことは, 土壌花粉分析の扱い得る空間サイズが, 分析地点を被覆する樹木の個体レベルであることを意味する。とすると, そこに生育する樹木個体の生長や更新の過程を土壌花粉分析から明らかにできるのではないのかという作業仮説が成立する。この仮説に沿ってこのスタンド内のサワグルミとブナの変遷について若干考察しよう。*Pterocarya* の頻度分布パターンをみると地点 As1 と地点 Pt3 で上・下部に 2 つのピーク状の頻度上昇が現れる。地点 Fg2 のものは中部に 1 つのピークをもつ。まず, 地点 Pt3 に注目すると現在のサワグルミの個体(実際には 3 本の株)の花粉散布は上部の *Pterocarya* のピークに反映しているとみてよい。中部の頻度低下期は花粉散布の停止を意味する。つまり, この地点にサワグルミの開花個体がない時期である。ついで下部で再び *Pterocarya* の頻度が上昇する。しかもこの間の変化は下層から上層へ頻度を徐々に高め, B2 で急に低下する。これは, ここに生育していたサワグルミが生長とともに花粉散布量を増し, 一時にそれが停止したような過程を示す。つまり枯死あるいは伐採である。これを支持する花粉分析以外の証拠は現在のサワグルミの生育形である。サワグルミは 3 本の同径, 同高の株立ちである。この生育形はしばしば伐採後の萌芽再生の過程で現れる。樹冠投影図中のブナなどの低木群も過去の伐採の証拠である。そこで, 地点 Pt3 の *Pterocarya* の頻度分布パターンは, サワグルミの過去の生長と伐採, その後の萌芽再生と現在までの生長過程を記録していると考え。地点 As1 の *Pterocarya* の頻度分布パターンの特徴はやはり下部と上部のピークである。上部のものは現在の供給源に連なるものであるが, 採取地点はトチノキの樹冠下にある。しかしながら, トチノキの樹冠に近接して倒木を含む株立ちのサワグルミがある。上部の *Pterocarya* のピークはこのサワグルミの散布花粉である。また, トチノキ樹冠に接してサワグルミの枯死幹が

ある。下部のピークは主としてこの枯死幹生存時、あるいは南隣の株立個体の伐採前の散布花粉とみる。同様の過程は地点 Fg2 の *Pterocarya* についてもいえる。ブナ樹冠下にも DBH (胸高直径) 30cm のサワグルミの腐朽幹がある。このサワグルミ生存時 (ブナとの競争で枯死?) あるいは地点 Pt3 の株立個体の伐採前の花粉散布は、B1 の *Pterocarya* のピーク状頻度分布として現れている。地点 Fg2 の *Fagus* の頻度分布パターンも特徴のある傾向を示す。それは下層から上層へ一方的に頻度が上昇することである。地点 Fg2 を被覆するブナはこの地域一帯でも樹高、直径とも大きいものに属する。このブナの生長過程そのものが *Fagus* 頻度の一方的上昇に反映しているものとする。この生長にともなう花粉散布量の増大は地点 Pt3 の *Fagus* の頻度分布パターンにも読み取ることができる。

2) 個体群のサイズ (サワグルミ林, 図 3)

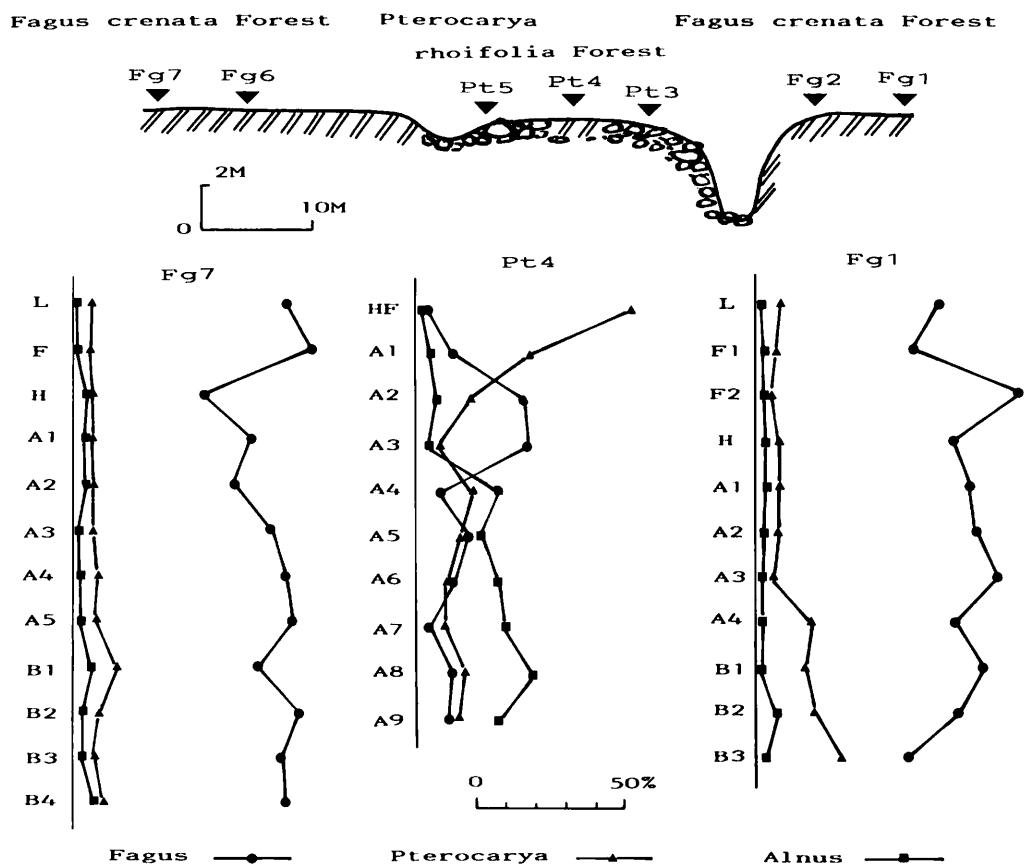


図3 サワグルミ林 (Pt), ブナ林 (Fg) の地形横断面, 土壌の花粉分布図 (個体群サイズの例) (MIURA, 1983 の一部で, 図示以外の花粉分布図は省略)
Fg1~Fg7 は土壌試料採取地点, L, F, H, ...B4 は分析試料採取層準 (記号は土壌層名と一致)。頻度計算の基本数は全樹木花粉数。

森林内の土壌の花粉分析が個体の大きさの単位で扱えるとしたら、当然同一種の個体群も研究の対象単位となる。その典型としてサワグルミ林の例 (MIURA, 1983) を紹介する。南北八甲田山地を分け西流する荒川は熔岩台地やこれを覆う火山泥流を深く下刻する。調査スタンドは台地を開析する支谷の谷頭と台地面に設置した。台地面の土壌は、いわゆる典型的なブナ林土壌である。谷頭の土壌は、著しく軟らかく崩れやすい。岩塊の露出する部分の土壌は浅く、岩塊の間に土壌が保持され、ここがシダ類の生育ポケットになっている。谷頭の平坦部にはやや厚い土壌があり、花粉分析の試料はここから得た。台地面はほぼ純林に近いブナ林で覆われる。14 個体、面積 400m² のサワグルミ純林はこの谷頭部を占める。図 3 に示すように、台地上のブナ林からサワグルミ林にかけて谷頭を横断するベルト上に、7 つの土壌試料の採取地点を設置した。ブナ林下の地点 (Fg1, Fg7) の花粉頻度分布パターンはほぼ類似している。台地面は、花粉分析結果、とくに *Fagus* スペクトルのパターンでみるかぎりブナ林であり続け、種組成もほとんど変化しなかったことがわかる。いっぽう、サワグルミ林下の花粉分布図 (Pt4) の頻度分布パターンは著しく変化している。この変化は、上部の *Pterocarya*、下部の *Alnus* とシダ孢子 (図では省略) の高頻度の形をとる。下部の時期、谷頭に成立した群落は、優占種が *Alnus* 属の植物 (おそらくケヤマハンノキであろう。ただし現在この付近一帯にこの属の植物は生育していない) であり、しかもシダ類の優占する草本層をとまっていた。層準 A3 以浅で急に *Alnus* の頻度が低下し、最上層に向かって *Pterocarya* の頻度が高まる。このパターンは現在のサワグルミ林の成立と成熟過程を反映したものと考えられる。このような *Alnus* 属の樹種からなる初期相に続くサワグルミ林への遷移を、KIKUCHI (1968) は森林群落の動態研究の中で指摘している。このように森林群落の研究結果と土壌の花粉分析の結果が一致した。

前述した樹冠層の攪乱期に広域要素花粉の頻度が高くなることが、地点 Pt4 の *Fagus* のスペクトルの変化に現れている。この場合 *Fagus* は、広域要素ではなくむしろ局地外要素というべきである。いずれにしても、サワグルミのスタンド外からの花粉が、*Alnus* 頻度の急低下後に頻度を上昇させている。省略した地点 Pt3 や地点 Pt5 の花粉分布図にもこの傾向が現れている。また、地点 Fg2 の花粉分布図は、サワグルミのスタンドで生じた過去の優占種の交代といった変化を、不明瞭にはなるものの示している。

3) スタンドのサイズ (ブナ林, ダケカンバ林, 図 4)

上記 2 例の土壌試料採取地点は、スタンドに生育する樹木個体の樹冠の大きさ (ブナ・トチノキ・サワグルミ林の場合) や個体群の大きさ (サワグルミ林の場合) に対応し設置された。つぎに、群落学で一般に行われるようにスタンドを単位とみた場合、つまり 1 スタンド 1 試料採取地点の例 (MIURA, 1984) をみよう。調査地は、北八甲田山地の大岳の南西山腹にある地獄沼の北東一帯である。標高は 980m~1060m の間にあり、ブナ林帯の上部に位置する。火山泥流の緩やかな

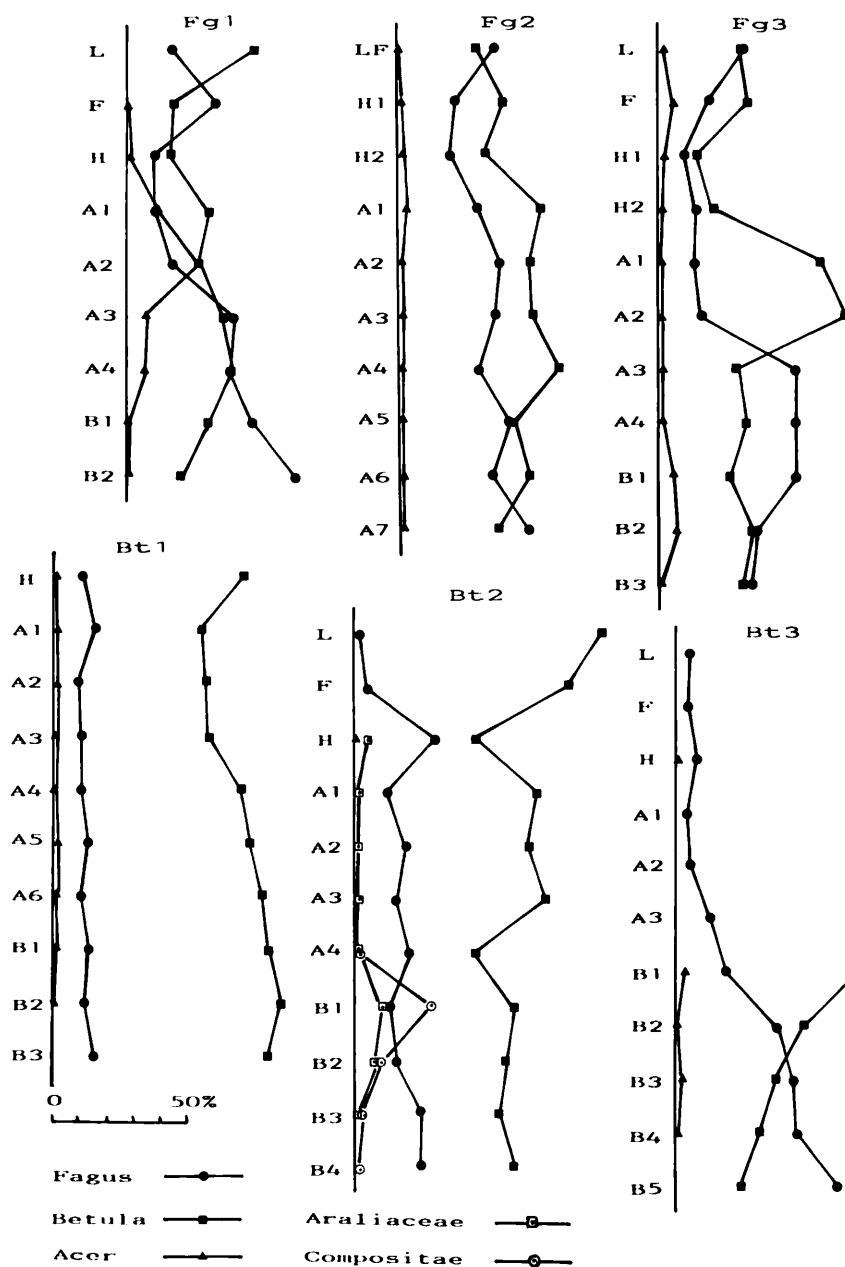


図4 プナ林(Fg), ダケカンバ林(Bt)の土壌の花粉分布図(スタンドサイズの例) (MIURA, 1984 の一部)

L, F, H, …B5 は分析試料採取層準 (記号は土壌層名と一致)。頻度計算の基本数は全樹木花粉数。

斜面が卓越するこの地域では、温泉開発や登山道開設など過去の人為的攪乱や亜硫酸ガスの噴出による森林の破壊が予想される。森林群落は、高木層にダケカンバが優占するタイプとブナが優占するタイプとに2分でき、前者をダケカンバ林、後者をブナ林と呼ぶことにする。土壌試料採

取地点を両林とも3つのスタンド（群落調査の方形区の大きさは10m×10m。試料採取地点であるがここはスタンドと記す）においた。高木層の構成種は、スタンド Bt1 と Bt3 ではダケカンバ1種、スタンド Bt2 では優占種ダケカンバとナナカマド、シナノキ、キハダである。スタンド Fg2 の高木層はブナ1種であるが、スタンド Fg1 の高木層は優占種ブナとナナカマド、ハウチワカエデ、スタンド Fg3 の高木層は優占種ブナとアオモリトドマツ、ナナカマドである。

図4に、ブナ林およびダケカンバ林の土壌の花粉分布図を示した。ブナ林の3スタンドの主要花粉の頻度分布パターンは、前掲のブナ林(図3のブナ林スタンド)のものに比べてかなり異なっている。*Fagus* は、頻度を変動させながら推移し、むしろ他の花粉の頻度が高い層準が多く現れる。スタンド Fg1 の A2（深さ8cm）、スタンド Fg3 の A2（深さ10cm）で *Fagus* 頻度が上層へ向かって急低下する。注目されるのはスタンド Fg1 の *Acer* のスペクトルパターンで、A2 をピークとする形である。スタンド Fg3 では、*Fagus* 頻度の急低下に呼応した *Betula* の頻度上昇がみられる。スタンド Fg2 の頻度分布パターンにはこのような変動がないが、いわば局地外花粉の *Betula* の頻度が高い。

ダケカンバ林の各スタンドの頻度分布パターンの特徴は、スタンドの優占種であるダケカンバ起源の *Betula* の頻度がほとんどの層準で高いことである。このパターンは前掲の台地のブナ林スタンドの *Fagus* の例に類似している。スタンド Bt2 の *Betula*, *Fagus* の頻度は、下層から上層へそれほど変動なく推移するが、*Araliaceae*, *Compositae* 頻度のピークが B1 に現れる。この2花粉は他のスタンドにも出現するが、頻度が低く数%以下である。ここの *Compositae* は30%にも達する。スタンド Bt3 では、B3 と B2 の間で、下層の *Fagus* から上層の *Betula* へ高い頻度の花粉が変化する。ここで *Fagus* は約40%から15%まで頻度を低下させる。また、ブナ林スタンドに比べてダケカンバ林スタンドのシダ孢子(図示していない)の頻度は低い、スタンド Bt3 の B1, B2 のシダ孢子の頻度にピーク状のパターンを生じている。

6スタンドの花粉分布図には、各花粉の頻度分布パターンの現れ方かなりの差異があることがわかる。このことは、1スタンドに1試料の採取地点を設定し、花粉分析によって、スタンドの植生の歴史を把握することができることを示唆している。そこで、特徴的な頻度分布パターンを示すスタンドについて、その変化の中身を考察しよう。スタンド Fg1 の A3 から A2 へ、スタンド Fg3 の A3 から A2 への *Fagus* の頻度低下は、過去におけるブナの伐採を反映したものと考えられる。その理由は、*Fagus* 頻度の低下する間、この位置を埋めるように、スタンド Fg3 で *Betula* の頻度が上昇すること、スタンド Fg1 で *Acer* の高頻度がくることである。この地域のブナ、ダケカンバ混交林で伐採が行われたとき、まず陽樹であるダケカンバが生長し、開花期を迎える(スタンド Fg3)。スタンド Fg1 ではその間、*Acer* 属の植物の優勢な群落が出現した。*Acer* 属で疎開した立地に優占する種は、おそらくミネカエデであろう。この種はままだ林縁部や疎開した立地で低木

群落を形成する。花粉分布図は、ブナ、ダケカンバ林の伐採などの人為攪乱とその後のいわば二次遷移の過程を記録したものと考える。

ダケカンバ林については、スタンド Bt3 の高い頻度の花粉が、B3 と B2 間で *Fagus* から *Betula* へ交代することが伐採の記録と考える。スタンド Bt2 の Araliaceae, Compositae の層準 B1 でのピークは、やはり同様の人為の影響と考える。Araliaceae はコシアブラが母種であろう。この種も林縁など比較的疎開した立地に多い。しかも、Compositae の優占する群落の立地は、ブナ林のようなく閉度の高い安定した林内とは考えられない。ここで問題として、花粉スペクトルに現れる記録の土壌の層位的位置がある。伐採による人為攪乱がこの地域一帯に一斉に行われたとすると、土壌断面の記録も同じ層準になければならない。分析結果はブナ林とダケカンバ林でかなりの違いを示す。ブナ林の記録層準は A2 で深さ 8~10cm にある。ダケカンバ林では、これが層準 B1 と B2 の間で、13~15cm とより深くにある。これは両林下の土壌の発達段階の差に起因すると考える。

このように、方法論的に固有の問題とした土壌の花粉分析の局地性は、視点をかえれば、むしろ好都合な特性である。つまり、研究の対象を実際の植物群落学で扱うスタンドとすることが可能となる。しかも、得られる結果は群落の遷移や個体の動態など群落学と共通の課題に迫るものである。植物生態学のなかで、群落の分野と花粉分析の分野との間に、十分な議論の交流があったとは必ずしもいえない。土壌の花粉分析を試みようとした筆者の動機は、この 2 つの分野の間の距離を埋めようとするところにある。

引用文献

- ANDERSEN, S. T. 1967. Tree—pollen rain in a mixed deciduous forest in south Jutland (Denmark). Rev. Palaeobot. Pollinol., 3 : 267—275.
- . 1973. The differential pollen productivity of trees and its significance for the interpretation of a pollen diagram from a forested region. “Quaternary Plant Ecology.” (eds. H. J. B. BIRKS & R. G. WEST), 109—115. Blackwell, London.
- BOTTEMA, S. 1975. The interpretation of pollen spectra from prehistoric settlements (with special attention to Liliiflorae). Palaeohistoria, 17 : 17—35.
- CUSHING, E. J. 1967. Evidence for differential pollen preservation in Late Quaternary sediments in Minnesota. Rev. Palaeobot. Pollinol., 4 : 87—101.
- DIMBLEBY, G. W. 1957. Pollen analysis of terrestrial soil. New Phytol., 56 : 12—28.
- . 1961. Soil pollen analysis. J. Soil Sci., 12 : 1—11.
- . 1977. Ecology and archaeology. 56pp. Edward Arnold.
- FAEGRI, K. & IVERSEN, J. 1975. Textbook of Pollen Analysis (3rd ed.), 295 pp. Blackwell, Munksgaard.

- GODWIN, H. 1958. Pollen analysis in mineral soil. An interpretation of a podzol pollen analysis of G. W. Dimbleby. *Flora*, 146 : 321–327.
- GUILLET, B. 1970. Etude palynologique des podzol, I. *Pollen et Spores*, 12 : 45–49.
- . 1971. Etude palynologique des podzol, II & III. *Pollen et Spores*, 13 : 233–254, 421–446.
- HAVINGA, J. A. 1971. An experimental investigation into the decay of pollen and spores in various soil types. "Sporopollenin" (eds. BROOKS *et al.*), 446–479. Academic Press.
- . 1974. Problems in the interpretation of pollen diagrams from mineral soils. *Geol. Mijn.*, 53 : 449–453.
- IVERSEN, J. 1964. Retrogressive vegetational succession in the postglacial. *J. Ecol. (Suppl.)*, 52 : 59–70.
- . 1969. Retrogressive development of a ecosystem demonstrated by pollen diagrams from fossil mor. *Oikos suppl.*, 12 : 35–49.
- JANSSEN, C. R. 1966. Recent pollen spectra from the deciduous and coniferous—deciduous forests of northwestern Minnesota : a study in pollen dispersal. *Ecol.*, 47 : 804–825.
- . 1967. Problems in the recognition of plant communities in pollen diagrams. *Vegetatio*, 20 : 187–198.
- . 1971. A comparison between the recent vegetation in four major vegetation types in Minnesota (U. S. A.). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 2 : 331–342.
- . 1972. The palaeoecology of plant communities in the Dommel Valley, north Brabant, Netherlands. *J. Ecol.*, 60 : 411–437.
- . 1981. On the reconstruction of past vegetation by pollen analysis : A review. IV Int. Palynol. Conf. Lucknow (1976–1977), 3 : 163–172.
- KIKUCHI, T. 1968. Forest communities along the Oirase Valley, Aomori Prefecture. *Ecol. Rev.*, 17 : 87–94.
- KRZYWINSKII, K. 1977. Different pollen deposition mechanism in forest : a simple model. *Grana*, 16 : 199–202.
- MIURA, O. 1982. Pollen desposition in humus horizon of soil. *Ecol. Rev.*, 20 : 63–71.
- . 1983. Soil pollen analysis—In the case of a brown forest soil beneath *Fagus crenata* forest—. *Ecol. Rev.*, 20 : 177–187.
- . 1984. Soil pollen analysis—An interpretation of pollen diagrams from the natural and semi-natural forests. *Ecol. Rev.*, 20 : 247–262.
- . 1985. A preliminary investigation into the pollen preservation in peat and soil. *Ecol. Rev.*, 20 : 309–319.
- . 1987. Vertical migration of pollen in soil profiles. *Ecol. Rev.*, 21 : 125–132.
- MOORE, P. D. & WEBB, J. A. 1978. *An Illustrated Guide to Pollen Analysis*. 133 pp. Hodder & Stoughton, London.

- OLDFIELD, F. 1970. Some aspects of scale and complexity in pollenanalytically based palaeoecology. *Pollen et Spores*, 12 : 163–171.
- ROWLEY, J. R. & ROWLEY, J. 1956. Vertical migration and spherical and aspherical pollen in a *Sphagnum* bog. *Proc. Minn. Acad. Sci.*, 24 : 29–30.
- 鈴木功夫・中村 純. 1977. 稲科花粉の堆積に関する基礎的研究. 「稲作の起源と伝播に関する花粉分析学的研究, 中間報告」, 1–10.
- TAUBER, H. 1965. Differential pollen deposition and the interpretation of pollen diagrams. *Dann. Geol. Unders. Ser. II*, 89 : 69pp.
- . 1967. Investigations of the mode of transfer of pollen in forested area. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 3 : 277–286.
- VUORELA, I. 1977. Pollen grains indicating culture in peat, mud and till. *Grana*, 16 : 211–214.
- WALCH, K. M., ROWLEY, J. R. & NORTON, N. J. 1970. Displacement of pollen grains by earthworms. *Pollen et Spores*, 12 : 39–44.
- 山田 忍. 1967. 土壌学的見地から見た沖積世火山灰の年代測定法とその実例. *第四紀研究*, 6 : 200–206.

(1989年11月2日受付)

第四紀古環境特別談話会の記録

ワシントン大学の塚田松雄氏が第4回植生史研究会シンポジウムに出席のため来日されたのを機会に、杉原重夫、遠藤邦彦両氏と私が世話人となって、シンポジウム直後の1989年11月13日、明治大学研究棟において表記のような談話会を開催した。題目は「ヨーロッパ、アメリカならびに日本での花粉分析と人間活動関係に関する最近の研究」であった。アナウンスのビラが直前に配付されたにも関わらず、地理、地質、考古、応用方面から約30名の出席があった。時間は14:00～16:30で、後半の約1時間が質疑応答に当てられた。

題目からはいささか専門的な内容をイメージさせるが、幅広い方面からの参加を充分考慮され、基礎的な導入部についても平易な言葉で分かりやすく話されたため、日頃から花粉分析の論文は難しいといわれている反面、大変な好評を博したのはわれわれにとってもありがたいことであった。話題の内容は、まず農耕開始期を決定する条件を中心として、イーベルセンの農耕指標植物の研究などを事例に農耕と森林破壊をどのようにして確認していくかが説かれ、続いて表題のごとく、ヨーロッパ、アメリカ、日本の順に、具体的な事例が紹介された。人間の干渉の歴史を紐解く上での基礎として、北欧の晩氷期以降の花粉帯と気候変動にもとづく編年系やセイヨウヒイラギ、ヤドリギ、セイヨウキヅタを用いたイーベルセンなど気温変動の読み取り方も紹介された。

質疑応答では、お互いに納得のいくやりとりがかわされた。塚田氏が設定された人類干渉帯についての質問に対しても、日本の晩氷期以降の花粉帯設立の歴史が詳細に紹介されるなど、日頃触れにくい塚田氏の思想の一端を垣間見ることができたのは大きな成果であった。

(辻 誠一郎)