

## 米林 伸\* : 花粉分析による植生の空間分布の復元

## Chuh YONEBAYASHI \* : A Palynological Approach to Reconstruction of Plant Communities and their Distribution

## 1. 花粉堆積の諸問題

花粉の散布・堆積を考える場合には、散布源を中心に置いた視点と、堆積の場を中心に置いた視点がある。前者は花粉散布のモデル化にすぐれているが、過去の植生復元の議論に組み入れることは難しい。花粉散布のモデルでは、散布源を点、線、面などに単純化する場合が多いが、現実の植生では、このようなケースは現在も過去も例外的であろう。後者は、実際に花粉集団が得られる堆積の場から、周囲の植生を考える立場である。したがって、堆積物の花粉分析から過去の植生を復元しようとする際には、より現実的である。

ある地点の花粉集団は、様々な地域範囲から散布された花粉を同時に含む(図1)。したがって、実際の花粉集団から植生を復元する際には、それぞれの花粉がどこから散布されたのかが重要な問題となる。これは、化石を扱う分野では、一般的に現地性、異地性という表現で古くから問題とされてきた。花粉を扱う分野では、現地性の強い花粉分類群を局地要素(local elements), 異地

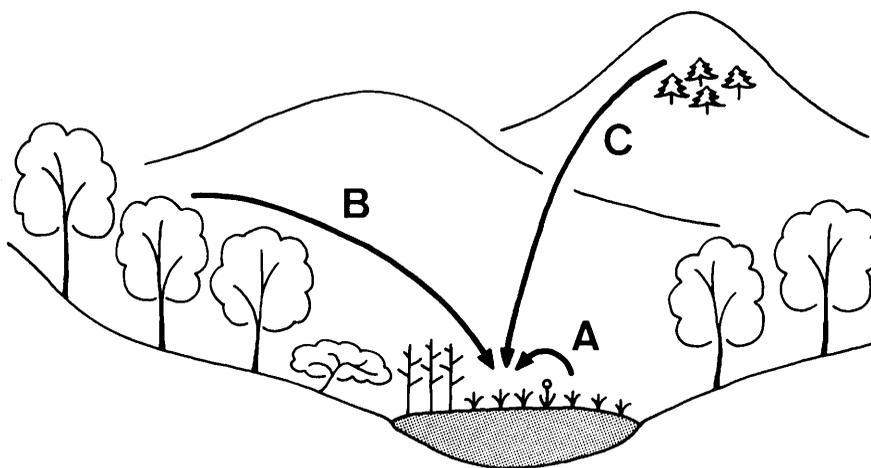


図1 花粉の散布・堆積の概念図

AはJANSSEN (1966)の局地降下花粉, Bは局地外降下花粉, Cは広域降下花粉に当たる。

\*〒280 千葉県千葉市青葉町955-2 千葉県立中央博物館

Natural History Museum and Institute, Chiba, Aoba-cho 955-2, Chiba 280, Japan.

性の強い分類群を広域要素 (regional elements) と呼ぶことが多い。一般に花粉の生産・散布力が大きい花粉分類群は広域要素となり、それが小さい花粉分類群は局地要素となる。したがって、これらの散布源が混じりあっていると、広域要素は、より遠く広い地域の植生を反映し、局地要素は、より近く狭い地域の植生を反映することになる。

花粉散布源の空間的広がりに関する用語を、最初に定義したのは JANSSEN (1966) である。彼は、ミネソタの具体的な地域で表層花粉と植生との関係を述べる上で、ある地点に降下する花粉を局地降下花粉 (local pollen rain), 局地外降下花粉 (extra-local pollen rain), 広域降下花粉 (regional pollen rain) に分け、それぞれを定義した。後に、これらの概念を一般化し、植生復元の対象や方法論などとの関係を論じた (JANSSEN, 1981) (図2)。この一般化の過程で、降下花粉は花粉堆積 (pollen deposition) として捕え直され、局地、局地外、広域、および新たに設けた広域外 (extra-regional) 花粉堆積は相対的な概念になった。これは、それぞれ性格の異なる地域の実例を取り込むための、より現実的な選択であろう。

植生学の立場からは、気候条件や地形条件などとの関連で、様々な地域スケールで極相林や原植生について研究されてきた。しかし、花粉分析によって植生復元をする場合には、復元植生の地域範囲が明確に意識されず、堆積盆や集水域あるいはそれらを含む地域が漠然と想定される場合が多かった。従来の花粉分析は、広域的な森林植生の復元を目的とすることが多かったため、限られた地域内の局地的な植生の違いを復元するための方法論は確立されていない。これらの局

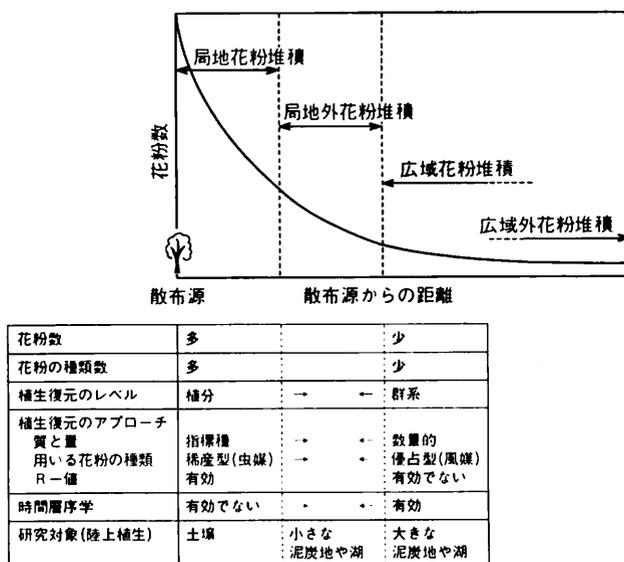


図2 散布源からの距離と花粉数、および植生復元に関連する事項との関係を示す図 (JANSSEN, 1981 を改変)

地的な植生については, IVERSEN (1964), ANDERSEN (1973, 1978), BRADSHAW (1981) などの例外的な研究を除けば, 注目されないか, 排除されてきた。復元植生の空間的広がりを把握するために, 花粉組成の局地的な異同が意味するところを明らかにすることは, 花粉分析が目指すべき方向の一つである。

## 2. 丘陵地植生復元の具体的事例

宮城県仙台市付近の丘陵地には, モミ優占林やモミーヌブナ林などのいわゆる自然林が, 限られた地域だけに残存し, 残りの大部分の地域では, 人為の影響によって過去の自然林が改変されてしまっている。このような場合, 過去にどのような群落がどのように分布していたのかを植生学的手法によって明らかにすることは, きわめて困難である。この点, 花粉分析的手法によれば, 過去の植生を実証的に復元することができる。

植生学的には, この地域は, 冷温帯性のブナ優占林や, 暖温帯性のカシ優占林が分布しない地域で, モミーヌブナ林や, ウラジロガシモミ林が極相であると考えられてきた。しかし, これらの地域の花粉分析によると, 主要構成要素であるモミ属花粉の出現率は必ずしも高くない(安田, 1973; TAKEUTI, 1974; 日比野, 1977; 川村, 1979; 宮城ほか, 1979; YONEBAYASHI, 1983 など)。この食い違いの解明を含め, 当地域の原植生を, 花粉分析によって実証的に復元することは, 有効かつ必要である。なお, 原植生は極相だけを含むものではないが, 人為の影響が加わる以前の丘陵地は, 大部分極相林によって占められていたと考えられる。この場合, 原植生と極相は, 実質的には同じとみて差し支えない。

ここでは, 丘陵によって囲まれた宮城県角田盆地の原植生を, それぞれの植生の空間的広がりを含めて復元することを目的とした。約7×2kmの範囲から得られた20地点の花粉ダイアグラムから, 原植生を復元するに当たっての問題点は以下の通りである。1) 花粉ダイアグラムで人為の影響のない時代をどのように定義し, その時代の同一時間面をどのように決定するか。2) 局地的植生の違いを反映する花粉分類群(局地要素)と, 広域的植生を反映する花粉分類群(広域要素)をどのように分離・抽出するか。3) 花粉組成に局地的差異をもたらす地域範囲をどのように決定し, 復元植生に組み込むか。

以下, これらの問題について, 主に YONEBAYASHI (1988) によってみていく。

### 1) 原植生を反映する花粉帯の決定

原植生とは「人間が植生に影響を加える直前までの自然植生」をさすが, この定義は以外に曖昧である。人類は, その誕生以降, 常になんらかの影響を植生に対して直接・間接に及ぼしてきた。その意味では, 厳密な原植生は地球上に存在し得ない。したがって, 実際に原植生を考える際には, 人間が植生に影響を加えたことをどのように認識するかが問題となる。そのため, 花粉分析によって, 原植生を反映する花粉帯を決定する際にも, 人間の影響の認識の仕方によって様々

な立場と方法が有り得る。

ここでは、人為による森林植生に対する影響を、表層近くのマツ属花粉の急増によって認識した。そして、原植生を反映する花粉帯を、「表層近くのマツ属花粉急増直前の、質的・量的に組成がほぼ一定となる花粉帯」と定義した。表層近くでのマツ属花粉の増加は、全国的な現象であり、人類の活動に由来する（塚田，1981）が、人類の影響の地域差により、マツ属花粉増加開始年代にも地域差がみられる。しかし、ここで扱った地点は互いに近接しており、海拔高もほぼ一定であるので、マツ属花粉の増加開始年代は、実質的に同時とみて差し支えない。

## 2) 局地要素と広域要素の決定

図2から、同じ距離間隔の2地点を比較すると、散布源に近い場合は、出現率が高いだけでなく、地点間の出現率の差異が大きいこと、また、散布源から遠い場合には出現率が低く、地点間の差異が小さいことが期待される。問題を簡単にするため、花粉分類群による花粉の生産・散布力に差がないと仮定すると、面的に展開した複数地点間の出現率の差異の大きさ（これを変動係数で表す）に関して次のことが言える。変動係数の割合が大きい花粉分類群は、散布源が近くに存在し、しかも各地点から散布源までの距離の差の大きいことを示す。言い換えれば、散布源が調査地近くで局地的な集団として存在していることを示す。一方、変動係数が小さいことは、散布源が調査地域から遠くにあるか、あるいは近くにあっても全ての地点からほぼ等距離にある、すなわち一様な分布をしていることを示す。このような観点から、角田盆地における主な花粉分類群の変動係数を比較すると、小さい方から次の順になった。

ブナ属<クマシデ属<落葉性コナラ属<カバノキ属<常緑性コナラ属<シダ孢子<ヨモギ属<マツ属<ケヤキ属・ニレ属<イネ科<スギ属<キク科<カヤツリグサ科<モミ属<イヌタデ属<ハンノキ属。

一般に高木花粉の変動係数が小さく、草本花粉のそれが大きい。しかし、ハンノキ属花粉の変動係数は最大で、モミ属花粉とスギ属花粉は草本花粉に匹敵する大きな値を示した。変動係数の小さな分類群は広域要素、大きな分類群は局地要素とみなされる。この結果は、上に示した植物群のうち、ハンノキ属を除く高木が丘陵地に生育し、ハンノキ属や草本が低地にも多く生育するという、現在の事実と大筋において一致する。しかし、丘陵地性と考えられるモミ属花粉の変動係数が、低地性と考えられるイネ科花粉やカヤツリグサ科花粉などの値より大きいことは、現在の生育状態と矛盾する。

地点間の出現率の差異の場合と同じ仮定を置くと、出現率（各地点の平均出現率）が大きいことは、散布集団が大きいか、あるいは散布集団までの距離が小さいことの少なくとも一方を意味する。平均出現率と、前に述べた変動係数の大小の組合せから、散布源の存在様式に関して次の4つの場合が考えられる（図3）。

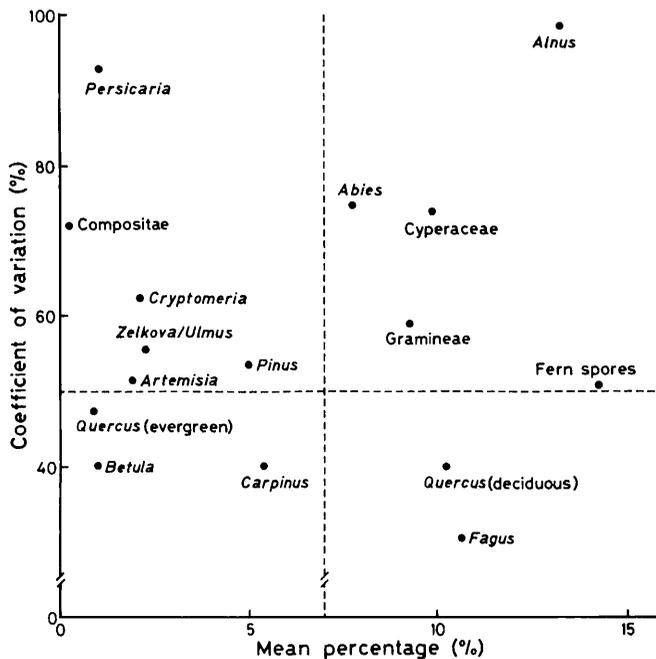


図3 変動係数と、平均出現率によって分けた散布源の4つのグループ (YONEBAYASHI, 1988)  
 変動係数が大きいほど (上側) 散布源が局地的であったことを示し、小さいほど (下側) 広域的であったことを示す。また、平均出現率が高いほど (右側) 散布集団が大きいとか、散布源からの距離が小さいことの少なくとも一方を示し、平均出現率が低い場合 (左側) は逆になる。

広域的大集団 (右下) : 変動係数が小さく、平均出現率が大きなグループで、調査地付近の丘陵やその周辺に豊富にあった植物からもたらされた。ブナ属 (*Fagus*) と落葉性コナラ属 (*Quercus* (deciduous)) が含まれる。

広域的小集団 (左下) : 変動係数と平均出現率が共に小さなグループで、調査地付近の丘陵やその周囲に普通にみられるが、量が少ないか、あるいは遠くにある植物からもたらされたことを示す。クマシデ属 (*Carpinus*)、カバノキ属 (*Betula*)、常緑性コナラ属 (*Quercus* (evergreen)) が含まれる。

局地的大集団 (右上) : 変動係数と平均出現率が共に大きなグループで、調査地点がある低地、あるいはその近くに局地的な優占群落をつくっていたことを示す。ハンノキ属 (*Alnus*)、モミ属 (*Abies*)、カヤツリグサ科 (*Cyperaceae*)、イネ科 (*Gramineae*)、シダ孢子 (*Fern spores*) が含まれる。

局地的小集団 (左上) : 変動係数が大きく、平均出現率が小さなグループで、低地あるいは比較的近くの丘陵に局地的な小集団をつくっていたことを示す。イヌタデ属 (*Persicaria*)、キク科

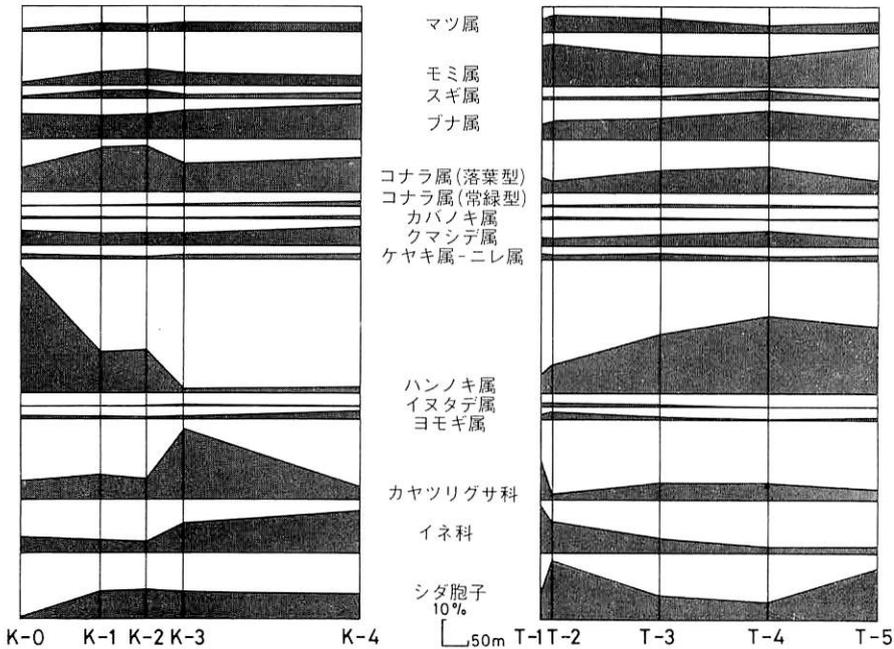


図4 宮城県角田盆地の2つの支谷内における主要花粉・胞子の出現率  
横軸は各地点間の距離を、縦軸は出現率を示す。図の左側が上流、右側が下流にあたる。

(Compositae), スギ属 (*Cryptomeria*), ケヤキ属・ニレ属 (*Zelkova/Ulmus*), マツ属 (*Pinus*), ヨモギ属 (*Artemisia*) が含まれる。

### 3) 花粉組成によって表現される原植生の地域範囲

これまでに、各植物群の一般的な生育地と散布集団の大きさが推定された。しかし、モミ属のように、現在の生育地と一見矛盾する例も見られた。そこで、調査地の具体的な位置と、花粉出現率の関係を、2つの支谷の合計10地点についてみた。

図4は、横軸に各地点間の距離を、縦軸に花粉の出現率をとってある。地点間の花粉出現率の差異の大きさを示される局地性が、高木花粉で小さく、ハンノキ属花粉と、草本花粉で大きい傾向がよくわかる。低地性のハンノキ属花粉と、カヤツリグサ科、イネ科などの草本花粉は、同じ支谷の中でも数十m離れると、出現率が大きく異なる場合がある。支谷内の低地には、ハンノキ優占林と、カヤツリグサ科やイネ科などの湿性草本群落の2つが区別できる。

丘陵地性の高木花粉は、ハンノキ属や草本花粉に比べると、それぞれの支谷内の差異が小さく、異なる群落を区別できない。しかし、異なる支谷の間で比較すると、多くの落葉広葉樹花粉が支谷間でも差異が小さいのに対し、モミ属花粉の出現率は、2つの支谷で顕著に異なる。このことから、丘陵地の森林植生は、支谷の集水域を最小単位として、モミ優占林と、落葉広葉樹優占林に区別することができる。

#### 4) 角田盆地の原植生復元

原植生復元の対象となる花粉帯は、前に述べたような考え方で、各地点について決められた。つぎに、この各地点の花粉組成から計算した、主な花粉分類群の変動係数と平均出現率の組合せによって、散布源を4つのグループに区分した。さらに、具体的な2つの支谷で得られた結果に基づいて、復元群落の地域範囲を決定した。これらの結果をふまえ、花粉分類群の散布源となった種を推定することによって、角田盆地の原植生を復元した。種の推定に当たっては、植生学的に現在の自然植生と考えられる植生での種の生育地を考慮した。

角田盆地の丘陵地とその周囲には、広域的要素としてブナ属と落葉性コナラ属が豊富にあり、クマシデ属、カバノキ属、常緑性コナラ属が普通にみられた。また、局地要素として、モミ属が優占群落をつくっており、スギ属、ケヤキ属・ニレ属、マツ属は、比較的小林分を形成していた。この事から、丘陵地の森林植生は、イヌブナやコナラ、ミズナラが優勢で、アカシデ、イヌシデ、ヨグソミネバリ、ウラジロガシ、アカガシなどが普通にみられた。このうち、ウラジロガシとアカガシは、現在の生育地を考慮すると、やや離れた地域に生育していたのかもしれない。また、この落葉広葉樹優占林の中に、モミ優占林が、支谷の集水域を越えない広さを単位として分布していたことがわかる。

低地では、広域要素はみられず、ハンノキ属、カヤツリグサ科、イネ科、シダ類が局地的な優占群落をつくっていた。イヌタデ属、キク科、ヨモギ属は局地的な小集団として存在していた。この事から、支谷の谷底低地には、ハンノキ優占林と、カサスゲ、アゼスゲ、ヨシ、ヤマドリゼンマイなどを含む湿性草本群落が、支谷より小さな地域単位で混在していたことが明らかとなった。

### 3. お わ り に

IVERSEN (1964) は森林下のモル型土壌の花粉分析、また、ANDERSEN (1973, 1978) や BRADSHAW (1981) は、森林内の小凹地に堆積した有機物の花粉分析に基づき、局地的な植生の復元を行った。これらの研究は、林冠が閉鎖されている場所で行われたもので、この事が、局地的植生を反映する条件である。したがって、湿原や湖沼など、林冠が閉鎖されていない場所から堆積物を得ることの多い、一般の花粉分析にそのまま適用することはできない。閉鎖林冠下と異なる環境で形成された堆積物の花粉分析に基づいて植生復元を行う場合には、本論で述べたような花粉散布源についての考察が不可欠である。

花粉組成の局地的な異同の検討によれば、角田盆地の各地点の花粉組成は、大域的には、太平洋側の落葉広葉樹林帯下部の特徴を共通にもつ。その上で、各地点での小地域的な花粉組成の差異が示された。この差異に注目することにより、局地的な植生と、その地域範囲を実証的に示し得ることが明らかとなった。今後、例えば、モミの優勢な林と、地形条件等との関係が明らか

になれば、花粉分析結果を、過去の植生図などの形に一般化することも可能となろう。

### 引用文献

- ANDERSEN, S. T. 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.
- . 1978. Local and regional vegetational development in eastern Denmark in the Holocene. *Danmarks geologiske Undersøgelse, Årbog 1976*, 5–17.
- BRADSHAW, R. H. W. 1981. Quantitative reconstruction of local woodland vegetation using pollen analysis from a small basin in Norfolk, England. *J. Ecol.*, 69 : 941–955.
- 日比野紘一郎. 1977. 花粉分析による東北地方の稲作の起源と伝播に関する研究. 「稲作の起源と伝播に関する花粉分析学的研究, 中間報告」, 52–56.
- IVERSEN, J. 1964. Retrogressive vegetational succession in the post-glacial. *J. Ecol.*, 52 (suppl.) : 59–70.
- JANSSEN, C. R. 1966. Recent pollen spectra from the deciduous and coniferous–deciduous forests of northwestern Minnesota : a study in pollen dispersal. *Ecology*, 47 : 804–825.
- . 1981. On the reconstruction of past vegetation by pollen analysis : A review. *Proc. IVth Int. Palynol. Conf., Lucknow (1976–77)*, 3 : 163–172.
- 川村智子. 1979. 東北地方における湿原堆積物の花粉分析的研究. *第四紀研究*, 18 : 79–88.
- 宮城豊彦・日比野紘一郎・川村智子. 1979. 仙台周辺の丘陵斜面の削剝過程と完新世の環境変化. *第四紀研究*, 18 : 143–154.
- TAKEUTI, S. 1974. The vegetational history during the Holocene in the Kakuda area, Miyagi Prefecture, Japan. *Saito Ho-on Kai Museum Research Bulletin*, 43 : 27–33.
- 塚田松雄. 1981. 過去一万二千年間—日本の植生変遷史 II. *日生態会誌*, 31 : 201–215.
- 安田喜憲. 1973. 宮城県多賀城址の泥炭の花粉分析学的研究. *第四紀研究*, 12 : 49–59.
- YONEBAYASHI, C. 1983. Pollen analysis of late Holocene deposits in the Kakuda Basin, Miyagi Prefecture, northeast Japan. *Ecol. Rev.*, 20 : 171–176.
- . 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.

(1989年10月30日受付)