

三宅 尚*・中越信和*：森林土壤に堆積した花粉・胞子の保存状態

Nao Miyake* and Nobukazu Nakagoshi*: Preservation of Pollen and Spores
in Several Types of Forest Soil

要 旨 異なった環境下に発達する数種の森林土壤を採取し、土壤中の花粉・胞子の絶対数及びその保存状態と環境条件との関係、さらに主な分類群の花粉・胞子の保存状態の違いを調べた。暖温帯域の森林土壤の中には、湿原の泥炭に匹敵する花粉・胞子数をもつものも認められた。花粉・胞子の保存状態は、強い酸性を示す土壤において良好で、さらに土壤型を基礎とした乾湿状態をみると、適潤から湿性の土壤の方がその保存には有利であった。このように土壤中の花粉・胞子の絶対数とその保存状態は、土性や気温より、土壤の pH 値や乾湿に強く影響を受けていると考えられた。土壤中の花粉・胞子は、どの地域でも化学的分解と機械的変形・破損を受けているものが多かった。強い酸性を示す土壤では、生物的に分解されたものの比率が相対的に低率であった。土壤中の花粉と比べると、胞子の保存は極めて良好であった。花粉の保存はその外部形態と外壁の厚さと関係があり、マツ属 *Pinus* やモミ属 *Abies* 花粉などは機械的破損を、外壁の薄い花粉の多くは機械的変形・破損と化学的分解を受けていた。結論として、適湿で強い酸性を示す土壤は、分析対象として最も有効であるとみられた。また土性が粗い、もしくは乾性の酸性土壤でも、花粉・胞子の絶対数は豊富であったので、それらの保存状態の違いから生じる歪みを補正することにより定量的分析は充分可能であると考えられた。

キーワード：花粉・胞子、環境条件、森林土壤、絶対数、保存状態

Abstract We investigated absolute number and preservation of pollen and spores in several types of forest soil. In addition, differences in preservation of pollen and spores in soil profiles were also explored. A type of forest soil, even in a warm temperate forest, possessed a large amount of pollen and spores. Pollen and spores were well-preserved in strong acid soils. Furthermore, pollen and spores in moderately moist brown forest soils (B_p) were well-preserved relatively to those in dry brown forest soils (B_h). It is considered that absolute number and preservation of pollen and spores are influenced by soil pH and soil moisture rather than soil texture and temperature in the study sites. Pollen and spores in strong acid soils tended to be chemically oxidized and mechanically damaged rather than biologically corroded. Deterioration of major pollen grains was closely correlated with their grain size, external morphology, and exine thickness. Thus, strong acid soils may be appropriate for quantitative pollen analysis, if distortion derived from different types of pollen deterioration is corrected.

Key words : Absolute number, Environmental condition, Forest soil, Pollen and spore, Preservation

1. はじめに

森林土壤は、湿原の泥炭や湖沼堆積物と比較すると、花粉・胞子を保存するための環境としていくつかの不利な点をもつとされている (Hovinga, 1971, 1974, 1984 ; Dimbleby, 1985)。すなわち森林土壤中の花粉・胞子は、1) 好気的な環境にさらされており、化学的酸化を受けやすい、2) 土壤粒子や団粒状構造の形成・崩壊などによる物理的な破壊を受けやすい、さらに 3) 土壤微生物、特に細菌、放線菌及び糸状菌の活動が活発で、それらの攻撃によって分解されやすいことなどが考えられる。

しかしながら森林土壤を用いた研究そのものは比較的

古く、すでに Dimbleby (1957, 1961, 1985) はある土壤中の花粉・胞子の絶対数が、湿原の泥炭に匹敵することを見だし、また森林土壤の有効性とその方法論的な課題点についても議論している。

近年になって森林内の堆積花粉・胞子は、極めて局地的な植生を反映していることが明らかとなってきた (例えば、Bradshaw, 1981a ; Heide & Bradshaw, 1982 ; Sugita, 1994 ; Calcote, 1995)。その結果森林土壤や小間地の堆積物の花粉分析は、森林の動態、すなわち群落の遷移、群落構成種の個体群の成立過程及び極相林の維持・更新の機構を解明する一つの手段として用いられる

*〒 739-0046 東広島市鏡山 1-7-1 広島大学総合科学部自然環境研究講座

Department of Environmental Studies, Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University, Kagamiyama, Higashi-Hiroshima 739-0046, Japan.

ようになってきている (例えば, Bradshaw, 1981b; Bradshaw & Miller, 1988; Mitchell, 1988; 三浦, 1990a; Miura *et al.*, 1994; 山中ほか, 1996)。

森林土壌の場合, 土壌断面中での花粉の垂直分布の形成過程は, 重力や浸透水による花粉の下方移動 (Dimbleby, 1985; 三浦, 1990a; Miura *et al.*, 1994) や土壌動物による層位的攪乱 (Walch *et al.*, 1970; Havinga, 1974) などと強い結びつきがあり, 土壌花粉の垂直分布の層位学的扱いには充分な注意が必要である。しかし例えば荒金 (1972), Dimbleby (1985), 三浦 (1990a) のように, 少なくとも過去に存在した群落型を, 土壌中の花粉組成とその垂直変動パターンから推定することは, 充分に可能であると考えられる。そして, 湿性ポドソル土や埋没土壌の花粉分析学的研究 (Keatinge, 1983; Dimbleby, 1985; Kimura *et al.*, 1996) は, 湿原の泥炭や湖沼堆積物を得ることのできない地域での, 特に後氷期の植生変遷の解明に貢献するものとして期待される。

森林土壌を用いた花粉分析の潜在的な有効性や花粉分析の目指すべき新しい方向性を考え合わせると, 今後このような研究は増加するものと考えられ, 森林土壌中の花粉・胞子の保存に関する基礎的な研究は, 一層重要となってくるとみられる。

ところで花粉分析の対象として森林土壌を考えた場合, そこに堆積する花粉・胞子の保存に関わる問題は, 以下に述べる二点に集約される。

まず第一に, 花粉・胞子はどうような環境条件を備えた, どのような性質の土壌によく保存されるのかということである。Dimbleby (1957, 1961, 1985) は, 欧米の酸性の土壌, もしくはアルカリ性を示す土壌でもそれが著しく乾燥している場合には, 乾土壌 1 g あたり $10^3 \sim 10^6$ 粒に達する花粉・胞子が存在することを明らかにしている。しかし褐色森林土の場合, 花粉・胞子の絶対数は少なく, しかもその保存状態は著しく悪いとしている (Dimbleby, 1985)。一方, 褐色森林土はわが国の温帯にも広く分布し, 花粉分析の対象として最も期待されるが, 欧米のものと比べると pH 値に大きな差があり, 欧米のものがほぼ中性であるのに対し, わが国のものは酸性となっている。これは両地域の雨量の差を反映し, 欧米の褐色森林土の母材の多くが石灰質のレスであるのに対し, わが国のものは非石灰質の母材が多いことによる。したがって, 欧米の褐色森林土とわが国のものでは, そこに堆積する花粉・胞子の絶対数とその保存が異なるものと予想される。

第二に, 森林土壌中の各花粉・胞子の保存状態に, 植物分類群によって大きな差異が認められるか否かということである。Havinga (1964) は実験環境及び自然環境下

において, 各花粉・胞子の酸化に対する抵抗力を調査した。また Havinga (1971, 1984) は, 種々の土壌中に温帯の主要な植物の花粉・胞子を埋め込んで, 時間の経過とともに進行するその保存状態の悪化を追跡した。これらの結果を考慮すると, 森林土壌中の植物分類群による保存の違いはやはり生じているものと考えられる。その保存の違いから生じる歪みは, 土壌断面中での花粉分布の垂直変動パターンに重大な影響を与え, その分析結果をもとに復元された植生変遷の精度を著しく損なわせるであろう。

Havinga (1971, 1984) によれば, 対象とする土壌型が異なると, 同一分類群の花粉・胞子でも保存状態に差異が生じるとされる。したがってわが国の森林土壌についても, この点に関して充分な検討を加える必要がある。

そこで本研究では, 花粉分析の対象としての森林土壌の有効性を検討するために, 異なった環境下に発達する種々の森林土壌を採取し, そこに堆積する花粉・胞子の絶対数とその保存状態について調べた。

本研究に際して, 広島大学総合科学部根平邦人教授, 高知大学理学部石川愼吾助教授, ならびに前河正昭氏をはじめとする広島大学大学院生物圏科学研究科の大学院生の方々には有益なご助言をいただいた。高知大学理学部理学研究科濱田三賀氏には花粉分析のための処理その他についてご協力いただいた。以上の方々に深くお礼申し上げます。

2. 方 法

1) 調査地

花粉分析用の土壌試料を, 以下に示す 8 つの調査地で採取した (図 1)。調査地の選定にあたっては, わが国の林野で最も分布面積が広い褐色森林土を重視し, かつ温帯に広く分布する主要な種属の樹木花粉を調査できるように留意した。また, 今回選んだ調査地では, 土壌花粉に対する研究成果がいくつか報告されている場所でもある。これらの調査地の植生や地形を表 1 に, そこに発達する土壌の概要を表 2 に, また各調査地の気候に関する資料を表 3 に, それぞれ示した。なお, 土壌の分類は林業試験場 (1976) を, 気候資料は気象庁 (1993) の地域気象観測 (アメダス) 準平年値表の月別値をそれぞれ参考にした。年平均気温と最暖月及び最寒月平均気温は, 気温低減率を $0.55^\circ\text{C}/100\text{ m}$ として調査地から最も近い観測所の観測値から計算し, 降水量はその観測所の値をそのまま採用した。

①高知市朝倉神社のスダジイ-コジイ林

一部アカマツ林となっているが, 本調査地のスダジイ-コジイ林は杜叢林として比較的良い状態で保護されてい

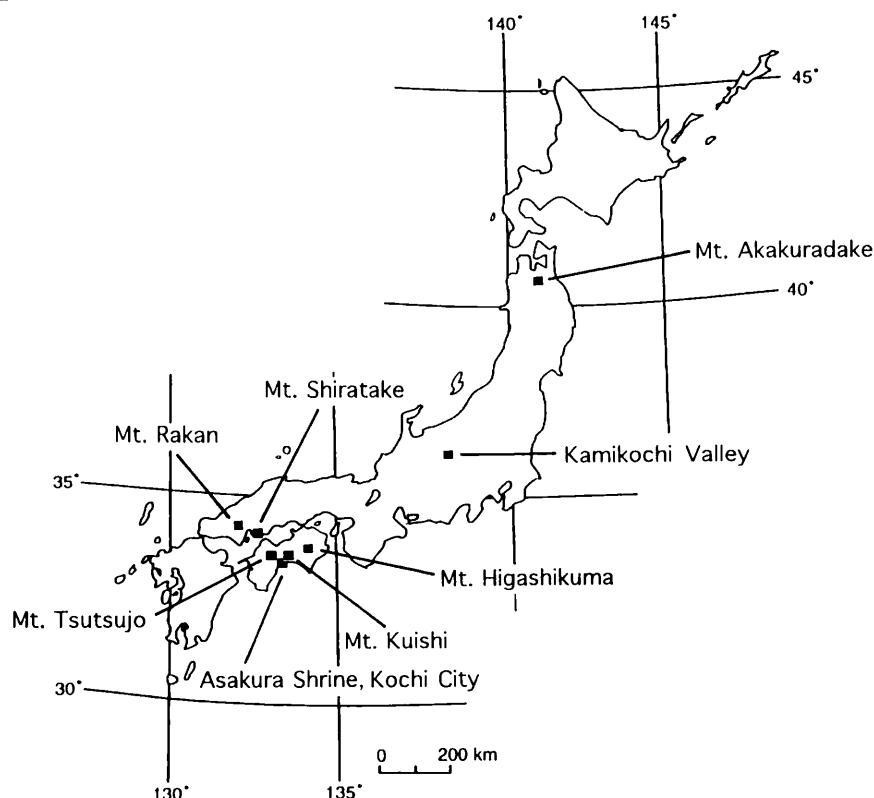


図1 調査地の位置

Fig. 1 Location map of the study sites

る。林床にはヤブコウジなどのほかにコシダやウラジロが広く分布する。本調査地の地質は、砂岩と泥岩との互層で、その上に黄色系褐色森林土壌 (yB_c) が発達している。

②広島県呉市白岳山 (標高 357 m) 頂上部のアカマツ林
アカマツが優占し、他にシラカシや二次林要素のコナラ、アラカシなどが混じっている。調査地付近の表層地質は礫質泥岩と泥岩で、調査地付近には赤色系褐色森林土 (rB_h) が発達している。

③高知県土佐郡石山 (標高 1176 m) 尾根上のアカガシ林

調査地はアカガシ、ブナ、モミ、ツガ及びヒノキなどが混生する温帯混交林内に位置している。頂上付近はすべてチャートの地帯で、土壌は比較的浅いところが多い (山中, 1963; 経済企画庁, 1966)。頂上付近では乾性ポドソルもみられるが、調査地内には乾性褐色森林土 (B_h型) が発達する。

④山口県羅漢山 (標高 1109 m) 頂上部のアカマツ林

羅漢山の頂上付近は蛇紋岩の地帯で、森林帯の区分からみると冷温帯のブナ林域に位置するが、基岩の影響を受けて疎らな亜高木状のアカマツ、二次林要素のコナラ

やクスギなどで覆われている (佐々木・安藤, 1963)。林床にはチュウゴクザサが密生する。本調査地には乾性褐色森林土 (B_h型) が発達している。

⑤四国剣山地東熊山 (標高 1720 m) のモミ林

東熊山南側斜面上の調査地は、暖温帯から冷温帯に移行する推移帯上部に位置し、ツガ、モミなどの温帯針葉樹にブナ、シデ類及びカエデ類などの落葉広葉樹が混じる温帯混交林となっている (Yamanaka, 1961)。また過去に用材の切り出しや炭焼きなどの人為的攪乱が加わったために、本調査地を含む東熊山の南側斜面にはヤマザクラやヨグソミネバリも多い (山中, 1975)。林床にはスズタケが密生する。本調査地にはチャートを母材とする適潤性褐色森林土 (B_h型) が発達している。

⑥四国石鎚山地筒上山 (標高 1850 m) のブナ-ウラジロモミ林

調査地は筒上山の南向きの緩やかな斜面上に位置しており、その植生は本州の関東以西の太平洋側や四国のブナ林の特徴として、ウラジロモミを交えたブナ林となっている (鈴木ほか, 1968; Yamanaka, 1953; Ishikawa *et al.*, 1991)。林床にはイシヅチザサが密に生育している。本調査地には頁岩を母材とする適潤性褐色森林土 (B_h

表1 調査地の植生と地形

Table 1 Vegetation and topography descriptions in the study sites

Location	Climax forest zone	Dominant species	Topography	Slope aspect	Inclination
1. Asakura Shrine, Kochi City (33° 32' N, 133° 29' E, 102 m a.s.l.)	warm-temperate (evergreen broad-leaved forest)	<i>Castanopsis cuspidata</i> var. <i>sieboldii</i> <i>Pinus densiflora</i> , <i>Myrica rubra</i>	flat hill	-	-
2. Mt. Shiratake, Kure City (34° 13' N, 132° 39' E, 357 m a.s.l.)	warm-temperate (evergreen coniferous forest)	<i>P. densiflora</i> , <i>Eurya japonica</i> <i>Quercus serrata</i>	mountain ridge with very low reliefs	N86° W	4°
3. Mt. Kuishi, Kochi Pref. (33° 40' N, 133° 34' E, 1,100 m a.s.l.)	transitional zone between cool- and warm-temperate (evergreen coniferous forest)	<i>Quercus acuta</i> , <i>Fagus crenata</i> <i>Abies firma</i> , <i>Tsuga sieboldii</i>	mountain ridge with few reliefs	S38° E	5°
4. Mt. Rakan, Yamaguchi Pref. (34° 21' N, 132° 4' E, 1,100 m a.s.l.)	cool-temperate (evergreen coniferous forest)	<i>P. densiflora</i> , <i>Q. serrata</i> <i>Q. acutissima</i>	mountain ridge with low reliefs	N28° E	9°
5. Mt. Higashikuma in the Tsurugi Mountains (33° 49' N, 133° 59' E, 1,250 m a.s.l.)	transitional zone between cool- and warm-temperate (evergreen coniferous forest)	<i>A. firma</i> , <i>Betula grossa</i> , <i>F. crenata</i> <i>T. sieboldii</i>	mountain steep slope with few reliefs (lower side slope in the valley-head)	S70° W	24°
6. Mt. Tsutsujo in the Ishizuuchi Mountains (33° 49' N, 133° 59' E, 1,600 m a.s.l.)	cool-temperate (deciduous broad-leaved forest)	<i>F. crenata</i> , <i>Abies homolepis</i>	mountain gentle slope with very low reliefs	N66° E	7°
7. Mt. Akakuradake in the Hakkoda Mountains (40° 36' N, 140° 56' E, 780 m a.s.l.)	cool-temperate (deciduous broad-leaved forest)	<i>F. crenata</i> , <i>Pterocarya rhoifolia</i> <i>Aesculus turbinata</i> <i>Tsuga diversifolia</i>	forest hollow on the mountain slope; very flat	N82° W	-
8. Kamikochi Valley, Nagano Pref. (36° 15' N, 137° 42' E, 1,500 m a.s.l.)	transitional zone between cool-temperate and sub-alpine (riparian forest along the Azusa river)	Salicaceous trees, <i>Ulmus japonica</i> <i>A. homolepis</i> , <i>Larix kaempferi</i>	very flat river bed	-	-

型)が発達している。

⑦八甲田山地南部赤倉岳 (標高 1298 m) のブナ林

本調査地は西側斜面上の小凹地内に位置するためにきわめて湿潤で、山腹斜面に優占するブナの他に、サワグルミやトチノキも生育している。本調査地には今から約 1000 年前に噴出した降下火山灰 (十和田 a テフラ) を母材とするとみられる火山灰土壌が分布する。土壌の層位分化が未熟で B 層が欠如しており、土壌型の判定はできなかった。

⑧長野県上高地梓川沿いの河辺林

上高地を流れる梓川は、その平均河床勾配が 9.5 % ときわめて穏やかで、広い谷底平野の河床部には網状流路がよく発達している。調査地として明神-徳沢間の左岸側の、山腹斜面に近い河辺林内を選んだ。気候帯区分でみると、調査地は冷温帯から亜高山帯にいたる推移帯域に位置している。本調査地では他の調査地と異なり、洪水による河川の氾濫や網状流路の変動により、掃流物質や浮流物質などの堆積を受けた沖積堆積物がみられる (また一部山腹斜面から押し出した崖錐堆積物の影響も認められる)。土壌の層位分化より砂礫の堆積作用が卓越するため、土壌は未熟で土壌型の判定はできなかった。ケシヨウヤナギ、ドロノキ、ケヤマハンノキ、ダケカンバ、カラマツ、ハルニレ及びウラジロモミを主とする調査地の河辺林は、種組成や林分構造の異なるいくつかの群落型からなり、これらの群落は流路変動に対応してモザイク状に分布している (進ほか, 1996)。

2) 土壌試料の採取と分析方法

まず土壌断面 (約 50 cm×50 cm) を作成し、土壌の深さ、土壌層位、土壌の水湿状態及び根の状態などを調べた。土壌調査はペドロジスト懇談会編 (1984) の「土壌調査ハンドブック」を参考に行った。その後基本的に H 層、A 層及び B 層の 3 つの層位の中央部からそれぞれ土壌試料を採取した (上石山、羅漢山及び赤倉岳では、A 層ないし B 層をさらに 2、3 の亜層位に区分して試料を採取した)。なお、赤倉岳で得られた土壌断面では B 層にあたる層位が観察できなかったため、B 層試料は採取していない。また上高地の河辺林内では、堆積物の断面のうち、4 つの層準を選んで土壌試料を採取した。

室内にもち帰った試料について、土色、土性、土壌構造、細根の状態や礫の大きさ及び土壌 pH について調べた。なお、土性に関してこの研究では詳細な分析を行っていないので、野外土性 (主要粒径サイズ) を各土壌試料の土性を表す指標として用いた。土壌 pH は、各試料の一部 (10 g) に純水を 25 ml 加え、それをよく攪拌してから一時間ほど放置して、その後 pH メーターにより上澄みの pH 値を測定することによって求めた。

花粉分析は以下の方法に従った。なお、各試料の分析方法を統一して、含有されている花粉・胞子をすべて抽出するように留意した。

- ①よく攪拌した試料 (約 1 g) を、10 時間以上熱風乾燥 (100℃) →秤量 (560~830 mg)
- ② 40% HF 処理によりケイ酸質成分を溶解 (70℃, 20 分)
- ③水洗後、10% KOH 処理 (70℃, 20 分) →遠心分離 (2000 r.p.m., 3 分)
- ④水洗後、 $\phi 200 \mu\text{m}$ メッシュによるふるいわけ
- ⑤ ZnCl_2 液 (S.G.=1.85) による比重選別 (3000 r.p.m., 20 分)
- ⑥ ⑤の残渣をもう一度 ZnCl_2 液により比重選別 (3000 r.p.m., 20 分)
- ⑦上澄みに 10% HCl を 2~3 ml 加えた後、蒸留水を勢いよく加えて混和 →遠心分離 (3000 r.p.m., 5 分)
- ⑧残渣を氷酢酸で脱水 →アセトリシス処理 (70℃, 20 分) →遠心分離 (2000 r.p.m., 3 分)

処理を施した試料 (A) にほぼ同量のグリセリン (B) を加えて遠心管ごと重量を測定し、遠心管の重量を差し引いて A+B の重量を求めた。遠心管の A+B をよく攪拌し、そのうちの一滴を重量の分かっているスライドグラスにとり、一滴の A+B の重量を求めた。その後カバーグラスをかけ、プレパラートを作成した。

各土壌試料ごとに一枚のプレパラート全面にわたって検鏡を行い、その結果得た花粉・胞子数と先に求めた試料の重量をもとに、乾土壌 1 g 中に含まれる花粉・胞子及び腐食が進んで同定不能であった花粉 (indeterminable pollen) の絶対数を計算した。

3) 花粉・胞子の保存状態の類型区分

花粉・胞子の検鏡に際して、各調査地で比較的高い頻度 (一つのプレパラート上で 30 個以上に達するもの) で出現する花粉及び胞子については、それらの保存状態も同時に記録した。堆積物や土壌中に堆積する花粉・胞子の保存に関する詳細な観察とその類型化については、Cushing (1967) をはじめ、Elsik (1971), Havinga (1971, 1984), Delcourt & Delcourt (1980), Miura (1985) などによってなされている。本研究では、主に Cushing (1967) と Delcourt & Delcourt (1980) をもとに、検鏡した各花粉・胞子をその保存状態によって、①よく保存されているもの (well-preserved), ②生物的分解の進んでいるもの (corroded), ③化学的分解によって外壁が変質しているもの (degraded), 及び④物理的な破壊を受けているもの (mechanically damaged) の四つの類型に区分した。なお corrosion という用語は多くの研究者により使用されているが、その語意は広かつ曖昧で、花粉の腐食全般に関する一般的な用語として用いられることも多い。

例えば、花粉・胞子が化学的作用によってしだいに摩滅していくことという意味をもつこともある (Havinga, 1984)。しかしながら本研究では、Elsik (1971) 及び Havinga (1971, 1984) のように、花粉・胞子外壁に残っている傷跡が、明らかに生物的作用によって生じているものを corroded 型花粉、特に化学的酸化によって外壁が薄くなったものやその構造が変化していると思われるものを degraded 型花粉として、両者の違いをはっきりと区別した。胞子は外壁の外側にペリンをもつものがあるが、これは土壤試料の処理の過程で分離することがある。したがって、胞子の保存に対しては、ペリンの有無は考慮せず、外壁の状態によって類型化を行った。検鏡した各花粉・胞子の総数を基本数として、それぞれの類型の比率を求めた。検鏡したある一つの花粉が二つ以上の類型に含まれる場合でも、その花粉が最も強い影響を受けているただ一つの類型に区分した。

4) 花粉・胞子の堆積年代

土壤中の花粉・胞子の堆積年代は、土壤の生成年代を知ることが難しい上、花粉・胞子が下方へ移動したり、ときには土砂の流入とともに累積するため、容易には推定できない。しかし、この研究では花粉・胞子の分解を時間軸を設定して議論する必要があるため、関連するいくつかの研究成果と未発表ながら筆者らが集めたデータをもとに、土壤中の花粉・胞子の年齢を推定した。

赤倉岳の土壤では、十和田 a テフラの噴出年代からその生成年代が今から約 1000 年前であると考えられ、少なくともそれ以前の花粉・胞子が土壤中に堆積している可能性は少ない。また、Miura (1990b) は本調査地に近い亜高山帯域の、やはり十和田 a テフラを母材とする土壤を分析しているが、花粉の下方移動が土壤の発達過程とはほぼ平行して生じていることを明らかにした。上高地では、埋没層位 (IVA) に含まれていた木片の¹⁴C 年代測定を行ったところ、 360 ± 80 y.BP (KEEA-89) という年代値が得られている (濱田ほか, 1996)。このように赤倉岳と上高地では、花粉・胞子の堆積年代がそれぞれ約 1000 年、約 400 年より新しいと推定できる。

一方、上記の調査地以外では土壤の生成年代が不明なため、花粉・胞子の堆積年代は不明瞭である。しかしながら、土壤断面を通したある樹木花粉の分布パターンと、その散布樹種の樹齢との関係から、工石山では約 50 年で 13 cm (Miura *et al.*, 1994)、東熊山では約 400 年で 30 cm (三宅ほか, 未発表) 下方に移動したことが分かっている。さらに筒上山では、1965~1967 年に生じたイシヅチザサの一齐開花・枯死 (山中, 1979) の現象に着目して、土壤断面中でのその花粉の分布パターンとこの現象との関係を調べた。その結果、ササ花粉の分布パターン

は A₁ 層上部に一山型のピークを形成しており、約 30 年で 6.5 cm 下方移動したことが明らかになっている (三宅, 未発表)。これらの結果から各調査地での花粉・胞子の堆積年代を概算すると、工石山で約千年、東熊山で千年以上、筒上山で数千年程度であると考えられた。高知市朝倉神社、白岳山及び羅漢山では花粉・胞子の年齢を推定できる情報は得られなかったが、上記の調査地の堆積年代値を考慮すると、ともに数百から千年前後ではないかと思われる。このように、花粉・胞子の堆積年代は上高地で最も新しく、それ以外は古いもので千年程度で、筒上山の土壤下層部に堆積する花粉・胞子が最も古いものと考えられる。

3. 結 果

1) 土壤断面の状態

各調査地の土壤断面の状態を、土壤中の花粉・胞子量とその保存状態に影響を及ぼすと考えられる、①層位分化の状態、②主要粒径サイズ、③土壤 pH、及び④土壤の水湿状態という 4 つの項目にまとめて、それぞれの調査結果を以下に示した (表 2)。

①層位分化の状態

赤倉岳と上高地の非成帯的な土壤を除いて、各調査地で得られた土壤断面は、多少の発達の違いが認められるものの、A/B/C 層に明瞭に層位分化していた。特に筒上山と東熊山の調査地で得られた適潤性褐色森林土は、斜面上部からの崩積物の堆積後発達した土壤と思われるが、A 層及び B 層が厚く、落葉・落枝層から B 層の下限までの厚さは 60 cm 以上に達し、A 層では団粒状構造が発達していた。反対に羅漢山の蛇紋岩地に発達する乾性褐色森林土は浅く、A 層は粒状構造を、B 層は礫を多く含む堅果状構造を形成していた。赤倉岳を除いた調査地で観察されたリターは分解の程度がよく (ただしササの密生する筒上山と東熊山ではややその分解が悪かった)、O 層は薄かった。赤倉山の小間地で得た火山灰土壤では、リターの分解の程度が悪く比較的厚い O 層と、腐植が多く黒色を呈する厚い A 層が観察された。赤倉山の調査地の土壤は十和田 a テフラを母材としているとみられるが、土壤層位の分化が充分進んでおらず、B 層にあたる層位ははっきりとは認められなかった。上高地の梓川沿いの河辺林内で得た沖積堆積物の断面では、土性と腐植含有量の異なる砂礫が累積していた。上高地の調査地は、遷移系列の後期に出現するハルニレやウラジロモミなどで覆われ、土壤表層は最近浮流物質や掃流物質の堆積を受けず比較的安定している。土壤断面には薄い O 層と砂質の A 層が観察された。また未分解のウラジロモミの葉やコメツガの球果を含む腐植に富んだシル

表 2 調査地の土壌
Table 2 Soil descriptions in the study sites

Location	Soil type (parent material)	Horizon	Structure (A/B horizon)	Major particle size	Soil pH (H ₂ O, 1:2.5)	Moisture
1. Asakura Shrine, Kochi City	yellowish brown forest soil <YBC> (sandstone and mudstone)	A ₁ /A ₂ /B ₁ /B ₂ /C	granular/nutty	Silt-clay	3.8-4.4	slightly dry
2. Mt. Shiratake, Kure City	reddish brown forest soil <RB> (pebbly mudstone and mudstone)	A ₁ /A ₂ /B ₁ /B ₂ /C	granular/nutty	Silt-clay	4.4-5.3	dry
3. Mt. Kuishi, Kochi Pref.	brown forest soil (chert)	A ₁ /A ₂ /B ₁ /B ₂ /B ₃ /C	granular/nutty	Silt-clay	3.8-4.6	dry
4. Mt. Rakan, Yamaguchi Pref.	brown forest soil (serpentine)	A ₁ /A ₂ /B ₁ /B ₂ /B ₃ /C	granular/nutty	Silt-clay	5.2-6.6	dry
5. Mt. Higashikuma in the Tsurugi Mountains	brown forest soil (chert)	A ₁ /A ₂ /B ₁ /B ₂ /B ₃ /C	crumb/-	Silt-clay	3.5-4.4	moderate
6. Mt. Tsutsujo in the Ishizuchi Mountains	brown forest soil (shale)	A ₁ /A ₂ /B ₁ /B ₂ /C	crumb/week blocky	Silt-clay	3.8-4.4	moderate
7. Mt. Akakuradake in the Hakkoda Mountains	not decided, volcanic ash soil (Towada-a tephra)	A ₁ /A ₂ /(B)/C	-	Silt-clay	4.0-4.5	wet
8. Kamikochi Valley, Nagano Pref.	not decided, alluvial sediment (mainly granite)	A/II C/III A/IV C	-	Sand-silt	3.9-4.5	slightly dry

ト質の埋没層位が認められた。

②主要粒径サイズ

赤倉岳と上高地を除いた他の調査地の土壌断面をみると、A層は有機物の含有量が多く、黒色～黒褐色を呈する粘土分の多いシルト質土壌で、B層は有機物の汚れをほとんど含まないシルトの混じる粘土質土壌であった。白岳山のB₁、王石山及び羅漢山のB₃、筒上山のB₂層には細礫が多く含まれていた。赤倉岳の火山灰土壌は礫をほとんど含まないシルト質土壌であった。

③土壌 pH

すべての調査地とも、土壌試料のpH値は酸性を示した。羅漢山の蛇紋岩を母材とする土壌では、特にB₁層の試料でpH値はやや高く、6.2～6.6の範囲にあった。それ以外の調査地の土壌pH値は、A層とB層を通じてほぼ3.5～5.3と強い酸性を示していた。どの調査地でも、土壌下層に向かうにしたがってpHの値はやや高くなる傾向を示していた。

④土壌の水湿状態

調査地が尾根上に位置する白岳山、羅漢山及び王石山の土壌は乾燥しており、ペドロジスト懇談会編(1984)を参考にした現地調査では、白岳山と羅漢山の土壌は乾、王石山の土壌は半乾の状態であった。東熊山と筒上山の土壌は湿の範囲にあり、下部谷壁斜面に位置する東熊山の土壌試料の方がより湿潤であった。小間地で採取した赤倉岳の土壌試料は、多湿であった。

2) 花粉・胞子の絶対数

各調査地の乾燥土壌試料1g中に観察された花粉・胞子の絶対数を、表4に表した。この表が示すように、白岳山と羅漢山以外の調査地の土壌中には、10⁴～10⁵の

オーダーに達する花粉・胞子粒が含まれていることが分かった。特に照葉樹林域の高知市朝倉神社と、暖温帯から冷温帯への推移帯に位置する東熊山南側斜面の土壌のA₁層中には、70万粒に達する花粉が含まれていた。土壌中の胞子数は、林床にコシダ、ウラジロの繁茂する朝倉神社の土壌中で著しく多かった。東熊山と同様に温帯混交林域に位置する王石山の調査地では、チャートの礫を多く含むB₃層の土壌も採取したが、C層に推移するこの層準でも一万粒以上の花粉が観察された。白岳山と羅漢山の土壌試料では、他の調査地と比較しても全層を通じて含まれている花粉・胞子数は著しく少なく、逆に腐食が激しく同定不能の花粉末数(indeterminable pollen)はB層で20%を超え、相対的に高い値となっていた。

土壌断面中での花粉・胞子の絶対数の垂直分布の傾向として、上高地を除いた各調査地で共通にみられた現象は二つあった。まず第一に花粉・胞子の絶対数をみると、II層では数千～数万粒程度と相対的に少ないが、A₁層ではそれらの量が著しく増加して数十万のオーダーに達し、さらにB層の試料では下層に向かって緩やかに減少していた。第二に、土壌中の花粉の比率は下層に向かって減少する一方で、胞子の比率はしだいに増加する傾向が認められた。ただし、例外的に筒上山の試料ではII層で胞子の比率が著しく高くなっていた。

上高地の河辺林内で得た沖積堆積物の試料は、他の調査地の土壌試料に比べるとその中に含まれる花粉・胞子数がやや少なかった。主要粒径サイズの違いに注目すると、細砂質の層準よりもシルト質の層準で花粉・胞子数は多かった。

3) 主な花粉・胞子の保存状態

表3 調査地の通年及び最暖・最寒月の平均気温、ならびに年平均降水量

Table 3 Annual and highest/lowest mean temperature, and precipitation of the study sites

Location	Annual (°C)	Highest/lowest monthly (°C)	Precipitation (mm/yr)
1. Asakura Shrine, Kochi City	16.4	26.1/ 5.7	2,526
2. Mt. Shiratake, Kure City	15.7	27.1/ 5.3	1,477
3. Mt. Kuishi, Kochi Pref.	11.6	21.8/ 0.0	3,082
4. Mt. Rakan, Yamaguchi Pref.	9.1	20.8/ -2.1	2,014
5. Mt. Higashikuma in the Tsurugi Mountains	8.8	20.2/ -1.5	3,003
6. Mt. Tsutsujo in the Ishizuchi Mountains	7.7	18.7/ -3.9	2,701
7. Mt. Akakuradake in the Hakkoda Mountains	6.5	19.3/ -6.3	2,768
8. Kamikochi Valley, Nagano Pref.	5.1	17.6/ -7.5	2,851

表 4 乾土壌 1 g 中に含まれる花粉、胞子及び未同定花粉の絶対数

Table 4 Absolute number of pollen grains, spores and indeterminable pollen grains (grains per gram of oven-dry soil) in the soil profiles

Location		Absolute frequency (grains/g of oven-dry soil)		
Soil horizon (depth -cm)	Soil representations (color)	Pollen (%)	Spore (%)	Indeterminable (%)
1. Asakura Shrine, Kochi City				
H (3-5)	well-decomposed litter	33,500 (64.2)	18,500 (35.4)	200 (0.4)
A1 (5-10)	organic, silty (2.5YR3/1)	784,800 (54.7)	542,400 (37.8)	106,800 (7.4)
B2 (12-28)	clay-rich (2.5YR6/6)	285,200 (50.8)	240,000 (42.8)	36,000 (6.4)
2. Mt. Shiratake, Kure City				
H (4-5)	well-decomposed litter	6,500 (81.3)	900 (11.3)	600 (7.5)
A1 (5-9)	organic, silty (5YR3/1)	16,500 (73.3)	3,600 (16.0)	2,400 (10.7)
B1 (9-26)	clay-rich, abundant fine gravels (5YR4/4)	4,600 (47.9)	2,500 (26.0)	2,500 (26.0)
3. Mt. Kuishi, Kochi Pref.				
H (3-8)	well-decomposed litter	30,500 (93.0)	1,300 (4.0)	1,000 (3.0)
A1 (8-14)	organic, silty (10YR2/2)	126,000 (79.8)	18,000 (11.4)	14,000 (8.9)
A2 (14-20)	organic, silty (10YR3/3)	59,900 (75.9)	11,000 (13.9)	8,000 (10.1)
B1 (20-24)	clay-rich (10YR4/4)	27,800 (71.5)	4,300 (11.1)	6,800 (17.5)
B2 (24-38)	clay-rich, abundant fine gravels (10YR5/6)	20,000 (66.2)	4,400 (14.6)	5,800 (19.2)
B3 (38-42)	clay-rich, abundant fine gravels (10YR5/8)	16,000 (64.6)	3,600 (14.5)	5,200 (21.0)
4. Mt. Rakan, Yamaguchi Pref.				
H (4-6)	well-decomposed litter	3,000 (75.0)	700 (17.5)	300 (7.5)
A1 (6-26)	organic, silty (10YR2/2)	8,500 (78.0)	1,900 (17.4)	500 (4.6)
B2 (26-37)	silty clay (10YR4/4)	4,600 (55.4)	2,800 (33.7)	900 (10.8)
B3 (37-40)	clay-rich, abundant fine gravels (10YR5/6)	500 (22.7)	1200 (54.5)	500 (22.7)
5. Mt. Higashikuma in the Tsurugi Mountains				
H (3-7)	well-decomposed litter	38,800 (91.3)	3,500 (8.2)	200 (0.5)
A1 (7-13)	organic, silty (10YR2/2)	725,800 (93.9)	22,800 (2.9)	24,400 (3.2)
B2 (14-49)	clay-rich (10YR5/8)	37,200 (81.2)	2,900 (6.3)	5,700 (12.4)
6. Mt. Tsutsujo in the Ishizuchi Mountains				
H (4-5)	well-decomposed litter	4,500 (67.2)	1,900 (28.4)	300 (4.5)
A1 (5-10)	organic, silty (10YR2/2)	375,000 (82.4)	47,200 (10.4)	33,000 (7.2)
B2 (19-50)	clay-rich, abundant fine gravels (10YR6/8)	87,600 (62.8)	29,600 (21.2)	22,400 (16.0)
7. Mt. Akakuradake in the Hakkoda Mountains				
H (4-6)	well-decomposed litter	47,300 (93.7)	3,000 (5.9)	200 (0.4)
A1 (6-18)	organic, silty (10YR1.7/1)	316,800 (78.7)	12,000 (3.0)	73,600 (18.3)
A2 (18-22)	organic, silty (10YR2/1)	149,000 (84.3)	8,600 (4.9)	19,200 (10.9)
8. Kamikochi Valley, Nagano Pref.				
I A (4-8)	organic, silty (10YR2/1)	20,100 (51.3)	14,900 (37.2)	4,800 (11.5)
II C (8-24)	fine-sandy	13,600 (69.7)	3,600 (18.5)	2,300 (11.8)
III A (43-48)	organic, silty (10YR2/1)	17,400 (72.5)	3,700 (15.4)	2,900 (12.1)
IV C (50-66)	silty	68,400 (66.9)	21,000 (20.5)	12,800 (12.5)

各調査地の土壌中に堆積する主な花粉と胞子の保存状態を、図 2 に表した。以下に示したように、花粉・胞子の保存状態についての調査結果を、①調査地によってみた場合と、②主な分類群の花粉・胞子からみた場合の 2 つの視点からまとめた。

①調査地による花粉・胞子の保存状態の違い

赤倉岳と上高地を除いた調査地では、どの花粉・胞子も化学的分解を受けたもの (degraded) と機械的変形を

受けたり破損したもの (mechanically damaged) が土壌下層に向かって顕著に増加し、反対によく保存されたもの (well-preserved) の比率が下層部の試料ほど減少する傾向を示していた。多くの調査地では、II 層に堆積する花粉・胞子は、A 層や B 層中のそれらと比較しても極めて保存状態がよく、well-preserved 型 (62~95%) が高率となっていた。しかし白岳山と羅漢山の試料に関しては、胞子を除くと H 層でも well-preserved 型 (35

~70%) が著しく低い比率となる一方で, corroded 型及び mechanically damaged 型 (5~37%) は相対的に高率となった。上高地の沖積堆積物の試料, 特に有機質成分に乏しい細砂質の層準では, degraded 型と mechanically damaged 型 (5~32%) に属するものが高率となる特徴が認められた。このようにほとんどの調査地では花粉・胞子の保存状態が土壌断面の下層に向かって悪化する現象が明らかであった。しかしながら赤倉岳の小間地内の火山灰土壌では, どの土壌試料の花粉・胞子も極めて保存状態は良好で, mechanically damaged 型はやや高い比率となるものの, corroded 型及び degraded 型は極めて低率であった。

②花粉・胞子による保存状態の違い

まず図2に示すように, どの調査地の, どの層準の試料でも, 単条溝 monoletе 型胞子の保存状態は各花粉のそれに比べて極めて良好で, well-preserved 型 (45~95%) が高率となることが分かった。調査したすべての花粉の保存状態をみると, degraded 型に属するものが多いものの, 単条溝型胞子ではそれが土壌下層部でも少ないことが特徴的であった (degraded 型: 5~12%)。他の花粉の外壁には穿孔が多く, 生物的分解が進んでいるように見受けられるが, 特に H 層や A 層の試料中の単条溝型胞子にはそのような痕跡がほとんど残されていなかった。しかしながら, B 層や上高地の沖積堆積物の単条溝型胞子をみると, 糸状ないしは樹枝状の傷跡が観察された。高知市朝倉神社の土壌に多量に出現する三条溝 trilete 型のウラジロ科 Gleicheniaceae 胞子には, このような樹枝状の傷跡が顕著であった。

マツ属とモミ属花粉は, 花粉体自体には損傷は少ないものの, 気嚢の破損したものが多かったために, どの調査地でも mechanically damaged 型 (14~41%) が相対的に高率であった。これは同じような形態の特徴を備えているトウヒ属 *Picea* 花粉でも同様であった。上高地と東熊山の土壌試料にはこの3つの花粉が含まれているのでそれらの比較が可能であるが, 大型のモミ属及びトウヒ属花粉は花粉体の損傷したものが多く, マツ属花粉は気嚢の破損したものが多かった。マツ属花粉の場合, 生物的分解に由来する穿孔は, 他の花粉と比較して少なかった。またマツ属花粉のうち, degraded 型 (3~15%) に含まれるものの比率は, 他の花粉型と比較して低率であった。これとは反対にモミ属とトウヒ属花粉は, 外壁が薄くなっていたり, 外壁の構造が明瞭でないもの (degraded 型; 6~24%) が多かった。

図2に示したシノキ属 *Castanopsis*, コナラ属アカガシ亜属 *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis*, ブナ属 *Fagus*, コナラ属コナラ亜属 *Quercus* subgen. *Le-*

pidobalanus, カエデ属 *Acer* 及びヤナギ科 *Salicaceae* (ただしヤマナラシ属 *Populus* 花粉を除く) 花粉などは, 土壌中では corroded 型 (1~30%; H 層と A 層中のこれらの花粉には穿孔が多かった) が相対的に優勢で, かつ degraded 型 (1~27%) も比較的高率となっていた。特に B 層中のブナ属とカエデ属花粉には外壁に穿孔を生じているものが多く, それらの保存の状態は悪かった。ブナ属とコナラ亜属花粉を比較すると, より大型のブナ属花粉の方が変形したものが多く, そのため mechanically damaged 型 (7~35%) が高率となっていた。アカガシ亜属花粉は他の花粉に比較して外壁が厚いが, 王石山の土壌では最下部の B₃ 層 (well-preserved 型; 51%) でも保存状態は良好であった。朝倉神社の土壌中でシノキ属花粉の保存状態を調べたが, この花粉が小型で外壁が比較的薄い割には, コナラ亜属やマツ属花粉に比べよく保存されていた (well-preserved 型; 65~83%)。

ヤマモモ属 *Myrica*, カバノキ属 *Betula* 及びクマシデ属 *Carpinus* 花粉は, mechanically damaged 型が高率 (1~39%) となっていたが, 破損しているものより, 機械的に変形しているものが多いのが特徴的であった。ヤマモモ属とクマシデ属花粉は, 先のブナ属やカエデ属花粉と同様に, H 層と A 層中ではそれらの外壁に穿孔があるものが多く見受けられた。特に朝倉神社の土壌試料で観察されたヤマモモ属花粉では, 外壁に穿孔があるものや外壁が薄くなったものが多くみられた。王石山と東熊山の土壌中にはカバノキ属とクマシデ属花粉が大量に含まれていたが, 両者の保存状態を比べると, より厚い外壁をもつカバノキ属花粉の方がよく保存されていた。また, 上高地の表層堆積物においてカバノキ属とハンノキ属 *Alnus* 花粉の保存状態を比較したところ, カバノキ属花粉の方がやや良好な状態であった。

4. 考 察

1) 花粉・胞子の絶対数及び保存状態と環境条件との関係

各調査地の土壌中に堆積する花粉の絶対数は, 以下に示す諸要因によって決まるものと推定される。

- ① 調査地における花粉の生産量
- ② 林床に到達した後, 土壌中に取り込まれる花粉量と, 表面流によって系外に流去する花粉量との量的関係
- ③ 土壌中の花粉が堆積後早い時期に消失するのか, それとも永く保存されるのか

したがって, 土壌中の花粉の保存状態と, ③の要因である各種の環境条件との対応関係を検討するには, ①及び②に関して同じ条件を満たす調査地域において, 種々の環境傾度に沿って土壌試料を採取し, それらの詳しい

データに基づいて個別に評価しなければならない。①の花粉の生産量と②の土壌中に取り込まれる花粉量の割合は、それぞれ調査地の植生と地形に強く結びつくと考え

られる。

しかしながら表1と表2をみると分かるように、ほぼ同様な植生と地形面をもち、花粉の絶対数の多少が環境

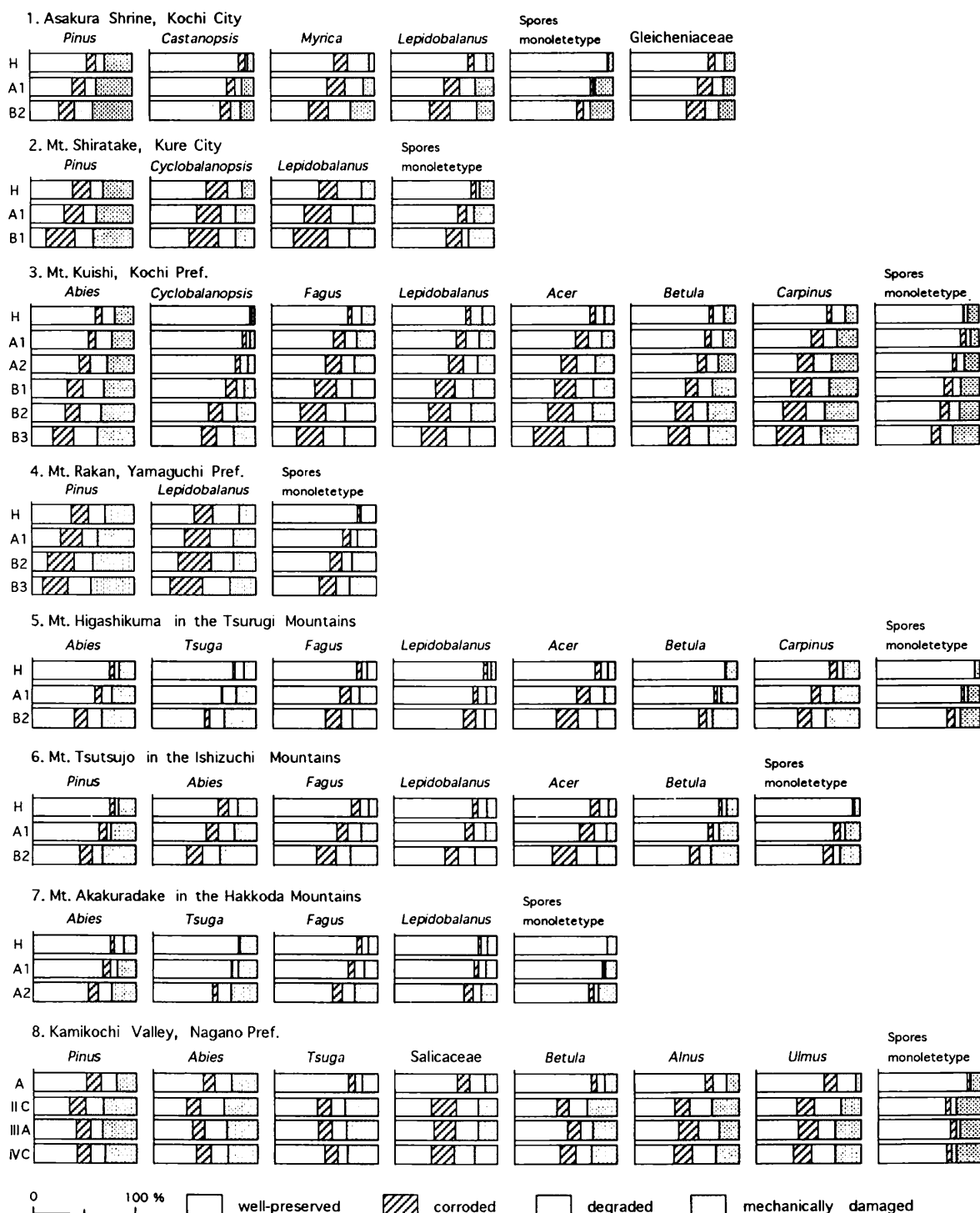


図2 土壌中の主な花粉・胞子の保存状態

Fig. 2 The preservation categories of major pollen and spores in the soil profiles from each study site. Each categories were represented as percentage of the total count for the taxon.

条件の違いから生じると仮定した上で調査結果を比較・検討できる地点は厳密には得られなかった。したがって堆積花粉の絶対数と環境条件との関係については、その詳しい調査を後日にゆずることとし、本調査結果から示唆される現象にのみ限定して述べることにした。

その一方で、土壌中の花粉の保存状態は、山腹斜面や凹地では尾根や上部斜面から流入する二次花粉を考慮する必要があるが、植生や地形より、種々の環境条件の違いに強い影響を受けるものと考えられる。ここでは各調査地の土壌花粉の保存状態をもとに、その保存と環境条件との関連性を考察する。

図2のように土壌中の主な花粉・胞子の保存状態をみると、一部例外を除き生物的分解よりも化学的分解及び機械的変形・破損を受けているものが高比率となる。これは土性、さらにアグリゲートの生成と崩壊の過程に深く関わるものとみられる。

Munaut (1967) の光学顕微鏡下の観察によれば、土壌表層に堆積した花粉・胞子は、腐植-粘土複合体もしくはアグリゲートに保持されており、Havinga (1974) と Dimbleby (1985) はそれらの生成と崩壊の過程を通して徐々に下層へ移動すると考えた。工石山の調査地では、土壌花粉の垂直分布とその散布個体の樹齢との関係から、花粉の下方移動はかなり早いことが示唆されている (Miura *et al.*, 1994)。憶測の域は出ないが、これは当調査地が特に尾根上に位置するため、土壌中の乾湿の変動が激しく、腐植-粘土複合体もしくはアグリゲートの生成と崩壊が繰り返されていると考えれば説明がつく。花粉・胞子の下方移動及びその腐植-粘土複合体もしくはアグリゲートへの結合と分離の過程は、花粉・胞子の物理的損傷の度合いに影響するとみられる。工石山の調査地で観察された花粉・胞子は機械的変形・破損を受けているものが多いが、これは上記に述べたことに起因するものと考えられる。

砂質～シルト質で粘土含有量の少ない、上高地の河内林内の沖積堆積物では、そこに堆積する花粉・胞子の年齢が他の調査地に比較して若い割には、物理的損傷を受けたり、酸化分解された花粉・胞子は顕著である。

しかしながら、羅漢山と白岳山を除き、上述の調査地を含む多くの調査地の土壌では、B層で著しく花粉数が減少するものの、定量的分析に十分な花粉・胞子が含まれている。

このように花粉・胞子の化学的酸化や物理的破壊に影響を及ぼす土性や、アグリゲートの生成と崩壊のサイクルは、花粉・胞子の保存状態の悪化にとって無視できない要因ではあっても、致命的な要因ではないように思われる。したがって花粉・胞子の保存状態により重要な影

響を与える要因は、生物的分解を引き起こす土壌微生物の生育条件と密接に関係するものとみられる。

一般に細菌及び放線菌の伸長・育成は pH が中性ないし微アルカリ性で良好であるが、酸性になるにしたがい阻害される程度が強くなり、反対に糸状菌の生育は酸性が良好で、中性ないしアルカリ性に近づくとも阻害される。このような傾向は土壌の pH 6.0 を境にして顕著に現れるとされている (河田, 1989)。Dimbleby (1957, 1985) は、亜寒帯から熱帯域にかけて様々な土壌を採取し、その中に堆積する花粉・胞子の絶対数を測定した。その結果、土壌の pH 値がその絶対数にもっとも強い影響を与えることを明らかにした。すなわち熱帯域に発達する土壌でも、土壌の pH 値が 5.0 を下回るものには大量の花粉・胞子が存在したとしている。

土壌 pH 値から分析結果をみると、年平均気温に大差がなく、尾根部のはほぼ同様の地形面に位置する、羅漢山 (pH=5.2-6.6) と工石山の土壌 (pH=3.8-4.6) を比較した場合、土壌花粉・胞子量は羅漢山では著しく少なかった。むしろ、前述のように植被の違いによる土壌への花粉流入量の差異も考えられるが、一般に花粉生産力が高いとされるマツ属 (アカマツ) が羅漢山の調査地では優占しており、羅漢山の土壌への花粉流入量が工石山に比較して著しく少ないとは思えない。羅漢山の花粉・胞子は生物的に分解されたものの割合が高く、その保存状態が著しく悪いことを考慮すると、土壌中の花粉数が相対的に少ないのは、pH 値の違いによる微生物活性に起因するものと考えられる (図2)。

上高地の沖積堆積物では、先に述べたように化学的分解及び機械的変形・破損を受けた花粉・胞子が高率となるが、その一方で生物的分解を受けた花粉・胞子は、ヤナギ科花粉を除き相対的に低率である。この調査地が酸性条件であることに加えて、粘土量が少なく微生物活性が低いために、引き続いて生じる生物的分解を受けにくいものと思われる。

また土壌の pH 値とともに、土壌の水湿状態が花粉・胞子の保存状態に強く関係していると思われた。野外で判定した土壌の乾湿は、調査日までの天候や季節によって左右されることが多いが、土壌型は土色や構造、O層などの形態的特徴を加味しているため、永年的な乾湿状態の傾向を示すものといえる。一般に土壌の水湿状態に対しては、過湿、あるいは著しい乾燥は微生物の生育と活動を阻害するが、水分量の変動の幅が小さい場合にはその影響は小さいものとされている (河田, 1989)。

白岳山の乾性赤色系褐色森林土 (rB_h型)、工石山及び羅漢山の乾性褐色森林土 (B_h型) に比較して、東熊山及び筒上山の適潤性褐色森林土 (B_h型)、ならびに森林内の

小間地に位置し、通年過湿な状態にあるとみられる赤倉岳の土壌の主な花粉・胞子は、生物的に分解されたものは低率で、明らかに保存状態がよかった。東熊山及び筒上山の土壌中の花粉・胞子の堆積年代は、少なくとも工石山の土壌に堆積するものより古くまで遡ることができると推定されるが、B₂層に堆積する花粉・胞子の保存状態は前者の方がよく、生物的及び化学的に分解されたものの比率も相対的に低いことが分かる (図2)。

一方で、土壌のpH値や水湿状態に比較すると、通年及び最暖・最寒月の平均気温は、土性と同様に土壌中の花粉・胞子数との対応関係が認められなかった (表3)。高知市の暖温帯照葉樹林内に発達する土壌のA₁層には、乾土壌1gあたり70万粒と、湿原の泥炭中のそれに匹敵する量が含まれていた。このことは、土壌中の花粉・胞子数が少なくとも気候条件以外の要因に強く依存していることを示唆する。また、羅漢山頂上部の調査地は冷温帯に属しているが、土壌中に含まれる花粉・胞子の生物的分解は極めて激しかった (図2)。

以上のように土壌中の花粉・胞子の絶対数とその保存状態により強い影響を及ぼす要因は、調査地の土性や気温よりも土壌のpH値や土壌の水湿状態であると考えられる。工石山に比べ羅漢山では土壌花粉・胞子の保存状態は極めて悪く、生物的に分解されているものが多かった。したがって、pH値が5.0を超える土壌では、堆積花粉・胞子の保存が悪く、後述するように、分類群によって保存状態の差異が著しくなっている可能性があり、花粉分析の対象としては問題があると思われる。これは細菌と放線菌の伸長がpH 6.0を境にしてより酸性の土壌では阻害されることと関係があると考えられる。高知市の照葉樹林の土壌でも、湿原の泥炭に匹敵する多量の花粉・胞子が含まれており、しかも生物的に分解された花粉・胞子の割合が、白岳山や羅漢山の土壌に比較して小さかった。このことは強い酸性を示す土壌であれば、暖温帯域に発達するものであっても定量的な分析の対象となりうることを示している。さらに土壌の水湿状態を土壌型をベースにして考慮した場合、それが適潤から湿性の範囲にある方が花粉・胞子の保存状態にはより有利であると考えられる。

2) 主な花粉・胞子の保存状態

森林土壌を花粉分析の対象として考えたとき、もう一つ問題となるのは、花粉・胞子が土壌層位からいずれ完全に消失すると考えた場合でも、その過程がどの分類群の花粉・胞子でもほぼ同じであるのか、ということである。結論からいえば本研究の結果からも示唆されるように、分類群によって保存状態の差異はやはり生じているものとみなければならない。特に土壌中の単条溝型胞子

は他の花粉に比較して保存状態が著しく良好で、H層やA層中では化学的、生物的分解を受けているものが少なかった (図2)。酸化作用に対する抵抗力は、各花粉・胞子の外壁中に含まれているスポロポレニンの量にはほぼ一致するとされている (Havinga, 1964)。一般にシダ胞子は花粉に比較してスポロポレニンの量が多い (Brooks & Shaw, 1971) が、このことは土壌断面中で単条溝型胞子の保存がよいことと関係すると思われる。したがって胞子の比率が土壌下層部に向かいしだいに増加する現象は、シダ群落の発達を意味するというよりも、花粉に比べて保存がよいことを示すと考えるべきであろう。筒上山のH層で胞子の比率が高いのは、1965~1967年にわたってこの調査地で生じた、イシヅチザサの一斉枯死 (山中, 1979) の後に、ミヤマワラビなどのシダ植物が侵入したことを反映するとみられる。

主要樹種花粉の変形・変質の状態をみると、基本的に各花粉の物理的損傷の度合いは粒径サイズに比例していた。モミ属、ツガ属 *Tsuga*、ブナ属などの大型花粉は機械的に変形・破損したものが最も高率で、次いでカバノキ属、コナラ亜属、カエデ属などで高く、本研究で取り扱った中で最も小型のシイノキ属花粉は、高知市朝倉神社のみの結果ながら損傷したものの比率は低かった。これは鉱物粒子と接触して損傷する確率を反映したものと考えられるが、単純に大型花粉の保存状態が相対的に悪いとは限らず、その外部形態と外壁の厚さに依存しているものも認められた。マツ属やモミ属花粉などの気嚢をもつ花粉はどの調査地でも破損しているもの (特に気嚢) が圧倒的に多く、B層のプレパラート中ではそれらの断片が残っているにすぎなかった。カバノキ属やクマシデ属花粉などは、それらの赤道観が球形よりむしろ円形に近く構造的に弱いものとみられるが、土壌中では機械的に変形したものが著しかった。外壁の薄い針葉樹花粉、ブナ属及びクマシデ属花粉は相対的に機械的変形・破損したものが多く、反対にアカガシ亜属花粉のように、比較的外壁の厚い花粉は変形しているものが著しく少なかった。

さらに機械的に変形・破損した花粉を観察すると、その花粉は同時に化学的分解や生物的分解を受けていることが多かった。このように花粉の機械的な破損と変形は、その後に続く化学的酸化と土壌微生物による分解を促すように思われる。しかしマツ属花粉は例外的で、たとえ破損した場合でも (特に花粉体が完全な状態で残っている場合)、その花粉が同時に酸化作用を受けていることは少なかった。これは外壁中のスポロポレニン量が他の花粉より多いことに関係するとみられる (Havinga, 1964; Brooks & Shaw, 1971)。コナラ亜属花粉は、酸性

の条件下で酸化されやすいとされているが (Havinga, 1963)、本研究では化学的分解を受けたものの比率が、他の花粉に比べて著しく高くなることはなかった。

一方で、生物的に分解された花粉・胞子を詳細に観察したところ、それらの分解の程度や外壁上の傷跡の形態及びその出現頻度も、花粉・胞子によってやや異なっていた。外壁中にみられる分枝状、ないし糸状の傷跡は、その形状自体が放線菌や糸状菌などのコロニーが伸ばす仮根の伸長過程を反映しているとされる (Elsik, 1966, 1971)。また細菌類は、より細かい不規則な穿孔状の傷跡の形成と関係があるとみられている (Elsik, 1966, 1971)。さらに外壁上にみられる穿孔の大きさやその配列、及び穿孔が外壁を完全に貫通しているか否か (外壁を貫通していない場合、穿孔が外壁の外層で止まるのか内層まで達するのか) といった形態的特徴は、外壁の分解に携わった微生物の種類やその微生物が好んで攻撃する部位などと深いつながりがあると考えられている (Elsik, 1966, 1971)。胞子の外壁には、どの調査地でも分枝状ないし糸状の傷跡がかなり高い頻度で認められた。特に高知市朝倉神社の土壌中のウラジロ科胞子はその傾向が強く、胞子の種属によっても分解の程度は異なることが示唆される。花粉外壁では、ふつう様々なサイズの穿孔が多くみられた (ただし外壁の厚いツツジ科 Ericaceae 花粉には、分枝状ないし糸状の傷跡が生じていた)。特に穿孔は花粉・胞子溝の周辺に多く、微生物のコロニーの成長にはこのような部位が適しているように思われた。生物的分解による傷跡の種類やその頻度を定量的に示すことはできなかったものの、花粉・胞子の種類や外壁の部位によって、生物的分解に関わる微生物の種類やその分解の頻度が異なり、それらの保存状態の差異を生む要因となることが示唆される。

全般に、草本花粉は土壌中で極端に少なく、綿密な調査ができなかったが、その保存状態も悪いものが多かった。筒上山の土壌の A₁ 層ではイシヅチザサの一回開花に由来するイネ科 Gramineae 花粉が多量に出現したが、他の樹木花粉に比較すると変形したり、外壁の薄いものが多かった。

Havinga (1971, 1984) は、タイプの異なる種々の土壌に温帯の主要植物の花粉・胞子を実験的に埋め込んで、その後の時間の経過と花粉・胞子の変質・変形の過程との関係を調べている。その結果から湿性ポドソル上では生物的分解よりむしろ化学的分解による花粉の変質・劣化が強調されている。本研究で扱った強い酸性を示す褐色森林土でも、生物的分解が無視できないものの、同様な結果となった。しかし、埋め込みから 20 年後の、湿性ポドソル土で観察された花粉・胞子の腐食に対する耐性

の順序を、本研究と関係の深い分類群の花粉を例にしてより耐性のある方から順に並べてみると、それはマツ属、クマシデ属、ハンノキ属、ヤマモモ属、ブナ属、カエデ属、カバノキ属、コナラ亜属となっている。これは明らかに本研究の結果と異なっている。少なくともカバノキ属とコナラ亜属花粉より、ブナ属、カエデ属とクマシデ属花粉の方が保存状態はやや悪かった。わが国の湿性ポドソル上、欧州の褐色森林土を加え総合的に花粉の保存状態を比較したわけではなく、また花粉の散布樹種も本研究とは異なっているが、土壌型により花粉の保存状態が異なる可能性が示唆される。

土壌中での花粉・胞子の保存状態の悪化は、土壌下層部に向かって進行している (図 2)。これは同時に、分類群の違いによる保存状態の差が土壌下層でしだいに顕著となることを示す。このような保存状態の差異は各花粉・胞子の出現率を歪め、植生の量的な変動やそのパターンの復元、及びそれらの信頼度に深刻な影響を及ぼすとみられる。

しかし結果として、東熊山、筒上山及び赤倉岳の土壌のように、強い酸性を示し、水湿状態が適潤～湿性である土壌では、花粉・胞子による保存状態の違いは比較的小さかった (図 2)。これらの土壌は、花粉・胞子の保存という観点のみから判断すれば、花粉分析の対象として有効であるとみなすことができる。一方で、王石山の乾性褐色森林土と上高地の砂質の沖積堆積物では、機械的に変形・破損した花粉・胞子の比率は高いものの、その同定は困難でないことが多かった。したがって各花粉・胞子による保存の違いから生じる歪みを補正することによって、これらの花粉・胞子の統計学的な処理は充分可能だと考えられる。

引用文献

- 荒金正憲. 1972. くじゅう火山の成層草原土壌および崩積森林土壌の花粉分析. 日生態会誌, 22: 205-212.
- Bradshaw, R. H. W. 1981a. Modern pollen-representation factors for woods in south-east England. J. Ecol., 69: 45-70.
- Bradshaw, R. H. W. 1981b. Quantitative reconstruction of local woodland vegetation using pollen analysis from a small basin in Norfolk, England. J. Ecol., 69: 941-955.
- Bradshaw, R. H. W., & Miller, N. G. 1988. Recent successional processes investigated by pollen analysis of closed-canopy forest sites. Vegetatio, 76: 45-54.
- Brooks, J. & Shaw, G. 1971. Recent developments in

- the chemistry, biochemistry, geochemistry and post-tetrad ontogeny of sporopollenins derived from pollen and spore exines. "Pollen : Development and Physiology" (ed. Heslop-Harrison, J.), 99-114. Butterworths, London.
- Calcote, R. 1995. Pollen source area and pollen productivity : evidence from forest hollows. *J. Ecol.*, 83 : 591-602.
- Cushing, E. J. 1967. Evidence for differential pollen preservation in late Quaternary sediments in Minnesota. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 4 : 87-101.
- Delcourt, P. A. & Delcourt, H. R. 1980. Pollen preservation and Quaternary environmental history in the southeastern United States. *Palynology*, 4 : 215-231.
- Dimbleby, G. W. 1957. Pollen analysis of terrestrial soil. *New Phytol.*, 56 : 12-28.
- Dimbleby, G. W. 1961. Soil pollen analysis. *J. Soil Sci.*, 12 : 1-11.
- Dimbleby, G. W. 1985. Soil pollen : Principles and techniques. "The Palynology of Archaeological Sites" (ed. Dimbleby, G. W.), 1-29. Academic Press, London.
- Elsik, W. C. 1966. Biologic degradation of fossil pollen grains and spores. *Micropaleont.*, 12 : 515-518.
- Elsik, W. C. 1971. Microbiological degradation of sporopollenin. "Sporopollenin" (eds. Brooks, J., Grant, P. R., Muir, M. D., Gijzel, P. van & Shaw, G.), 480-511. Academic Press, London.
- 濱田三賀・三宅 尚・石川慎吾. 1996. 土壌花粉分析による上高地梓川河辺林の動態の解析. 「上高地梓川の河床地形変化と河辺林の動態に関する研究 図表報告書」(上高地自然史研究会編), 38-49.
- Havinga, A. J. 1963. A palynological investigation of soil profiles developed in cover sand. *Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen*, 63 : 1-93.
- Havinga, A. J. 1964. Investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores. *Pollen et Spores*, 6 : 621-635.
- Havinga, A. J. 1971. An experimental investigation into the decay of pollen and spores in various soil types. "Sporopollenin" (eds. Brooks, J., Grant, P. R., Muir, M., van Gijzel, P. & Shaw, G.), 446-478. Academic Press, London.
- Havinga, A. J. 1974. Problems in the interpretation of pollen diagrams of mineral soils. *Geol. Mij.*, 53 : 449-453.
- Havinga, A. J. 1984. A 20-year experimental investigation into the differential corrosion susceptibility of pollen and spores in various soil types. *Pollen et Spores*, 26 : 541-558.
- Heide, K. M. & Bradshaw, R. H. W. 1982. The pollen- tree relationship within forests of Wisconsin and Upper Michigan, U. S. A. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 36 : 1-23.
- Ishikawa, S., Matsuura, K. & Yamanaka, M. 1991. The *Abies homolepis* forest in the Ishizuchi Mountains, Shikoku, Japan. I. Forest types and their distribution patterns in relation to topography. *Mem. Fac. Sci. Kochi Univ. Ser. D (Biol.)*, 12 : 31-39.
- 河田 弘. 1989. 森林土壌学概論. 399 pp. 博友社, 東京.
- Keatinge, T. H. 1983. Development of pollen assemblage zones in soil profiles in southeastern England. *Boreas*, 12 : 1-12.
- 経済企画庁. 1966. 土地分類基本調査-地形・表層地質・土じょう (高知). 60 pp.
- Kimura, K., Ooi, N. & Suzuki, S. 1996. Evidence of vegetation recovery on Yakushima Island after the major Holocene eruption at the Kikai caldera, as revealed by the pollen record of buried soils under the old-growth *Cryptomeria japonica* forest. *Jpn. J. Histor. Bot.*, 4 : 13-23.
- 気象庁. 1993. 地域気象観測 (アメダス) 準平年値表・月別値 (降水量・気温・風速)・1979-1990. 「気象庁観測技術資料 第58号」. 243 pp.
- Mitchell, F. J. G. 1988. The vegetational history of the Killarney oakwoods, SW Ireland : Evidence from fine spatial resolution pollen analysis. *J. Ecol.*, 76 : 415-436.
- Miura, O. 1985. A preliminary investigation into the pollen preservation in peat and soil. *Ecol. Rev.*, 20 : 309-319.
- 三浦 修. 1990a. 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. 植生史研究, No. 5 : 3-17.
- Miura, O. 1990b. Pollen analysis of soils from two locations in the subalpine zone in the Hakkoda Mountains. *Ecol. Rev.*, 22 : 49-60.
- Miura, O., Miyake, N., Yamanaka, M. & Ishikawa, S. 1994. Pollen analysis of forest soils from Mt.

- Kuishi and distribution pattern of pollen grains in soil profiles. *Ecol. Rev.*, 23: 57-65.
- Munaut, A. V. 1967. Recherches paleo-écologiques en Basse et Moyenne Belgique. Diss. Louvain. Acta Geogr. Lovan., 6: 1-191.
- ペドロジスト懇談会編. 1984. 土壌調査ハンドブック. 156 pp. 博友社, 東京.
- 林業試験場. 1976. 林野土壌の分類(1975). 林試研報: 1-28.
- 佐々木好之・安藤久次. 1963. 広島県黒打峽・羅漢山の植物相と植物群落. ヒコピア, 3: 217-236.
- 進 望・石川愼吾・岩田修二. 1996. 上高地における河畔林のモザイク構造. 森林航測, 179: 14-17.
- Sugita, S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: Theory and method in patchy vegetation. *J. Ecol.*, 82: 881-897.
- 鈴木兵二・安藤久次・山中二男. 1968. 石鎚山地の植生予報. JIBP-CT (P) 1967, 29-40.
- Walch, K. M., Rowley, J. R. & Norton, N. J. 1970. Displacement of pollen grains by earthworms. *Pollen et Spores*, 12: 39-44.
- 山中三男. 1979. 石鎚山地にみられたササの枯死後の植生変化. 「石鎚国定公園 石鎚山・面河地区自然環境保全調査報告書」(日本自然保護協会調査報告書 No. 58), 65-73. 東京.
- 山中三男・柳川佳史子・石川愼吾. 1996. 工石山の温帯混交林における森林土壌の花粉分析学的研究. 高知大学理学部紀要 (生物学), 16/17: 45-56.
- Yamanaka, T. 1953. Studies on the vegetation of Mt. Ishizuchi, Shikoku. *Res. Rep. Kochi Univ.*, 2: 1-11.
- Yamanaka, T. 1961. *Abies firma* and *Tsuga sieboldii* forests in Shikoku (Forest climaxes in Shikoku, Japan I). *Res. Rep. Kochi Univ.*, 10: 1-14.
- 山中二男. 1963. 高知県工石山の森林. 高知大学学術研報 (自然科学 I), 12: 1-4.
- 山中二男. 1975. ヤマザクラとその群落—西熊山国有林の植生—. 高知林友, 579: 2-11.

(1998年7月27日受理)

書評(新刊紹介): 小泉武栄著. 1998. 山の自然学. 232pp. 岩波書店(岩波新書新赤版 541), 東京. 本体 660 円, 山歩きの自然学 日本の山 50 座の謎を解く. 142pp. 山と溪谷社, 東京. 本体 1800 円.

山の風景や植物の分布には不思議なものがたくさんあり, それらがなぜ生じたのかを考え出すと次々に疑問が浮かんでくる。自然を分析する学問には地質学, 地形学, 植物学, 生態学などさまざまな分野があり, それぞれが成果をあげてきた。しかし著者は, 個々の分野だけではなく, 地形・地質から動植物・昆虫まで全部ひっくるめて山の自然全体をとらえようとする視点も必要であることを強調し, その流儀を「山の自然学」と呼んでいる。

著者は「日本の山はなぜ美しい—山の自然学への招待—」(古今書院, 1993)のなかで, 日本の自然の独自性を世界各地の高山と比較して論じ, いかに多様性に富み, 個性的であるかを強調した。その本が山の自然学の総論篇ならば, ここで紹介する2冊の本は各論篇である。山と溪谷社の「新版空撮登山ガイド」全13巻にコラムとして連載された「山の風景ウォッチング」をもとに, 加筆修正して刊行されたものである。

紹介している山は, 北は礼文島から南は屋久島宮之浦岳まで日本全国にわたっている。それぞれの山において

最もふさわしい話題をトピック的にとりあげ, 自然の歴史を縦糸に, 地形・地質・植生などの関わりを横糸として説明している。その内容は氷河地形から高山蝶にいたるまで多岐にわたり, 特に植生の分布に関する話題は多くの紙面を占めている。現在の植生分布がどのような変遷を経てできたのか, 分布を規定している環境要因がいつどのように成立したのかという地史的観点からの説明が随所に示されている。そのなかには, 研究によって明らかにされた成果とともに, まだ検証されていない著者の仮説も含まれている。

山好きの人にとっては山歩きがいつそう楽しくなる本であり, 植生研究者にとっては土地条件や地史的観点の重要性を再確認させてくれる本である。さらに植生史研究者にとっては, 今後検証すべき仮説がちりばめられている。多くの方に一読をお勧めする。特に「山歩きの自然学」は見事な写真も多く, 楽しめる。

(杉田久志)