

原 著

河野樹一郎¹・河野耕三²・宇田津徹朗³・藤原宏志⁴：宮崎県南部の 照葉樹林における樹種構成と表層土壌中の樹木起源珪酸体との関係

Tatsuichiro Kawano¹, Kozo Kawano², Tetsuro Udatsu³ and Hiroshi Fujiwara⁴:
Relationship between modern tree phytolith assemblages and tree composition
in lucidophyllous forests in the southern part of Miyazaki Prefecture

要 旨 宮崎県南部に成立する照葉樹林を対象として、植生調査と森林内の表層土壌中の植物珪酸体分析を行い、樹木起源珪酸体の組成と樹種構成との関係について検討した。植物珪酸体分析はアカガシ亜属型、シイ属型、イスノキ属型、クスノキ科型、マツ科型、およびアワブキ科型の6つの珪酸体を対象とした。その結果、アカガシ亜属型やシイ属型珪酸体の出現状況は、それぞれの給源となる樹種の優占度を反映しており、植物珪酸体分析を用いてカシ林やシイ林といった照葉樹林の群落型を区別できることが示唆された。クスノキ科型やアワブキ科型珪酸体の出現状況には、バリバリノキやヤマビワといった各給源樹種の分布状況との対応関係が見られた。マツ科型珪酸体は、調査地またはその近辺にアカマツなどのマツ科樹木が生育する、二次林的な照葉樹林内から検出される傾向が見られた。イスノキ属型の珪酸体は、給源となるイスノキが生育していない林分も含めて、すべてのプロットから高率に検出された。イスノキ属型珪酸体は、その他の樹木起源珪酸体と比べるとかなり多量に検出される傾向が見られたことから、イスノキ属型珪酸体を用いて過去の植生復元を行う際には定量的にかなり過大に評価される可能性が示唆された。

キーワード：群落型、樹木起源珪酸体、照葉樹林、表層土壌、南九州

Abstract Understanding the relationship between tree phytolith composition and vegetation is indispensable for the reconstruction of past forest vegetation by phytolith analysis. To examine the relationship between modern tree phytolith assemblages and the composition of lucidophyllous forests in the southern part of Miyazaki Prefecture, we studied six types of phytolith, i.e., *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* type, *Castanopsis* type, *Distylium* type, Lauraceae type, Pinaceae type, and Sabiaceae type, derived from leaves of major tree species in these forests. Concentration of *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* type and *Castanopsis* type phytoliths in modern assemblages reflected the dominance of *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* and *Castanopsis* species in the study sites. Occurrence of Lauraceae type and Sabiaceae type phytoliths in modern assemblages corresponded to the distribution of *Litsea acuminata* and *Meliosma rigida* in the study sites, respectively. Pinaceae type phytoliths tended to appear in secondary lucidophyllous forests with *Pinus* trees. *Distylium* type phytoliths in modern assemblages concentrated highly in the study plots including those without *Distylium racemosum* trees. The exceptional abundance of *Distylium* type phytoliths in modern assemblages implied an overestimate of *Distylium* trees by phytolith analysis.

Key words: community type, lucidophyllous forest, modern phytolith assemblage, southern part of Kyusyu, tree phytolith

はじめに

植物珪酸体 (opal phytolith) は様々な植物によって形成されるが、従来の研究では主にイネ科植物葉部に形成される珪酸体が注目され、過去の植生復元に利用されてきた。これはイネ科植物が豊富に珪酸体を生産することに加えて、

形態に関するいくつかの分類体系も提案されており (Twiss et al., 1969; 近藤・佐瀬, 1986; Mulholland & Rapp, 1992), 取り扱いが容易であったことが一因であろう。

一方、樹木に由来する珪酸体についても多数の報告があり (例えば Geis, 1973; Piperno, 1988; Bozarth, 1992;

¹ 〒606-8522 京都市左京区下鴨半木町 1-5 京都府立大学大学院農学研究科

Graduate school of Agriculture, Kyoto Prefectural University, 1-5 Hangi-cho, Shimogamo, Sakyo-ku, Kyoto 606-8522, Japan

² 〒880-0916 宮崎市大字恒久春日田 1016 宮崎県立宮崎農業高等学校

Miyazaki Agricultural Senior High School, 1016 Kasugada, Tsunehisa, Ohaza, Miyazaki 880-0916, Japan

³ 〒889-2192 宮崎市学園木花台西 1-1 宮崎大学農学部

Faculty of Agriculture, Miyazaki University, 1-1 Nishi, Gakuen-kibanadai, Miyazaki 889-2192, Japan

⁴ 〒880-0924 宮崎市郡司分甲 5227-34

5227-34 Koh, gujibun, Miyazaki 880-0924, Japan

Kealhofer & Piperno, 1998), 形成される珪酸体には植物の分類群ごとに形態的な相違のあることが明らかにされている。日本に分布する樹木の珪酸体については, 例えば花粉分析では検出されないクスノキ科の樹木をはじめ, マンサク科やブナ科の常緑樹など照葉樹林を構成する主要樹種のほか, 亜寒帯性針葉樹林や二次林の構成種となるマツ科針葉樹の葉身中などに, 明瞭な形態的特徴を持つ珪酸体が確認されている(近藤・隅田, 1978; 近藤・ピアスン, 1981; 杉山, 1999; 近藤ほか, 2003)。このような樹木起源の珪酸体を用いた研究として杉山(1999)は, 照葉樹を含めた植物珪酸体分析を行い, 南九州における最終氷期以降の照葉樹林の発達過程について検討した。また, 佐瀬ほか(2004)は針葉樹起源の珪酸体を用いて過去の亜寒帯性針葉樹林の成立について検討した。こうした研究により, 植物珪酸体分析が照葉樹林や針葉樹林といった森林植生の復元に際して有力な情報を提供できることが示されている。

ところが, 一般に樹木の珪酸体生産量は, 豊富に珪酸体を生産するイネ科植物と比べてかなり少ないため, 堆積物中の樹木起源珪酸体から推定される植生は, イネ科植物起源の珪酸体から推定される植生に比べて定量的に過小に評価される可能性が指摘されている(杉山, 1999; Takachi et al., 2001)。そのため, 堆積物中の樹木起源珪酸体組成から過去の森林植生を推定するためには, 現在の森林植生を反映している表層土壌中の樹木起源珪酸体の組成を調べ,

実際の植生との対応関係を把握しておく必要がある。

表層土壌中の植物珪酸体組成と植生との対応関係については, これまでにもいくつかの報告が見られる(Bozarth, 1993; Fredlund & Tieszen, 1994; 江口, 1998; Prebble et al., 2002; Bremond et al., 2004)。近藤(1988)は, 日本各地の土壌腐植層中の植物珪酸体組成を調べ, 長期間維持されてきた森林植生下において, 照葉樹林構成樹種や亜寒帯性針葉樹起源の珪酸体が検出されることを明らかにし, これらは現存する植生と対応することを指摘している。しかし, 日本の森林植生を対象として, 詳細に調査された植生と, 表層土壌中の珪酸体組成との対応について検討した研究は見られず, 森林植生との具体的な対応関係については不明な点が多い。

そこで本研究では, 宮崎県南部に成立する照葉樹林と, その代償植生としてアカマツが生育している林分を対象として, 植生調査と表層土壌の植物珪酸体分析を併せて行い, 検出される樹木起源珪酸体と樹種構成との対応関係について検討した。

調査地の概要

調査地は, 宮崎大学農学部附属自然共生フィールド科学教育研究センター田野フィールド(以後, 田野フィールドと呼ぶ)と, 宮崎県えびの市の南部に位置する甕岳の2地域である(Fig. 1)。田野フィールドには4ヶ所のプロット(Q1, Q2, C1, C2プロット), 甕岳には1ヶ所のプロット(P

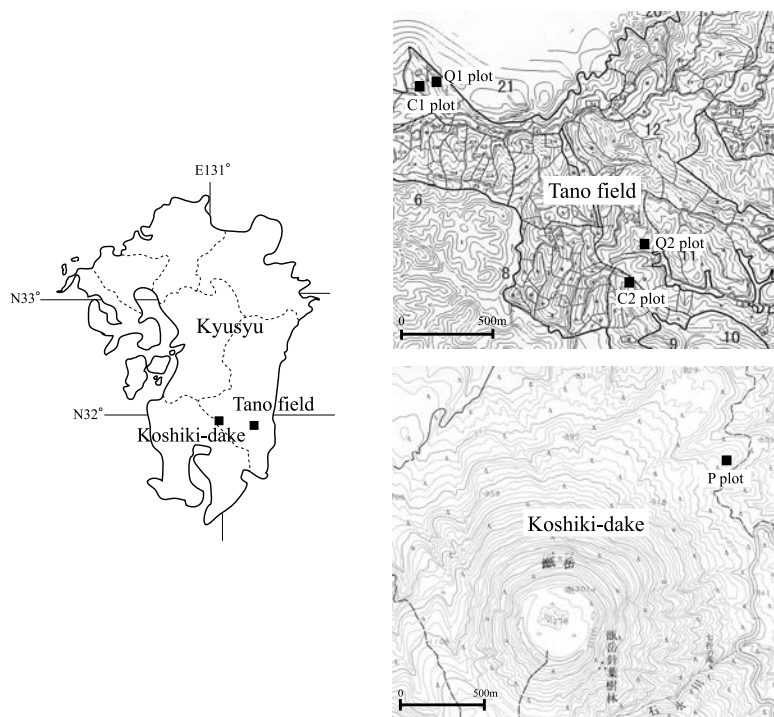


Fig. 1 Location of study sites. Map of the Tano field site is based on topographic map “Tano forest science station” published by Field Science Center, Miyazaki University, and that of Koshiki-dake site is based on 1:25,000 scale topographic map “Karakuni-dake”, Geographical Survey Institute of Japan.

プロット)を設置し、調査を行った（プロット名は各プロット内で優勢な樹種の属名の頭文字を使用）。各調査地に設置したプロットの大きさは15×20 mである。

田野フィールドは宮崎県宮崎郡田野町の北部に位置し、標高はおおよそ100～300 mである。年平均気温は16.5°C、年平均降水量は2800 mmと、温暖多雨な気候下にある。森林植生は、人工林以外はスダジイ *Castanopsis sieboldii* やツブラジイ *Castanopsis cuspidata* の優勢なシイ林と、ウラジログシ *Quercus salicina* やイチイガシ *Quercus gilva*, ハナガシ *Quercus hondae* 等からなるカシ林が主体で、そのほとんどが植物社会学的にはミミズバイースダジイ群集に相当する（宮崎大学田野演習林, 1998）。田野フィールドで調査を行った林分（Q1, Q2, C1, C2 プロット）はいずれも十分に成熟しており、長期にわたって継続してリターが供給されてきたと考えられる。Q1 プロットは斜面下部の緩傾斜地で、適湿な土壌が堆積する林分内に設置した。Q2 プロットは谷部の緩傾斜地で、土壌が肥沃で堆積しやすい場所に設置した。C1 プロットを設置したのは傾斜がゆるやかな尾根部の林分内で、周辺をスギやアカマツなどの人工林に囲まれ、プロット内および隣接する林分にはアカマツと考えられるマツ科針葉樹の古い伐採跡も残っていた。C2 プロットは尾根部のやや傾斜のある場所に成立する林分内に設置した（Table 1）。

もう1つの調査地である甕岳は、霧島山系の北部に突き出た、標高1301.4 mの火山性の山塊である。山頂付近の年平均気温は約9.6°C、年間降水量は約4000 mmで、標高1100 mを境にして上部にシラキブナ群集などが成立するブナクラス域が、下部にコガクウツギーモミ群集やイスノキーウラジログシ群集の成立するヤブツバキクラス域が広がる（河野, 2004）。ここでの調査は甕岳北東部の標高約840 m地点に位置する林分（P プロット）において行った（Table 1）。調査地付近の潜在自然植生はカシ林域のイスノキーウラジログシ群集に相当すると考えられるが、現

在はアカマツ *Pinus densiflora* やウラジログシが混生して林冠を形成する二次林となっている。

現地調査および分析方法

各林分内に設置した方形プロットごとに、樹木の組成を調べるための植生調査と、樹木サイズを調べるための毎木調査を行った。植生調査は植物社会学的調査法（鈴木ほか, 1985）に基づき、まず、プロット内の植生の階層区分を行い、続いて各階層の高さと植被率、および階層ごとに出現した植物の被度（各樹種の被覆度合い）と群度（各樹種の離散の程度）の測定を行った。毎木調査では、プロット内に出現した胸高直径（DBH）5 cm以上の全樹種を対象として胸高直径の測定を行った。

植物珪酸体分析用の表層土壌試料は、各プロット内を5 m 間隔のメッシュに区切り、そこにできた12個のサブプロットそれぞれの中央部から1個ずつ採取した。表層土壌試料は未分解のリターを除いた腐植層（A0層中のF層～H層）部分とし、高さ2.5 cmの採土管（50 cc）を用いて採取した。

表層土壌試料からの珪酸体の抽出は藤原（1976）に基づき、以下の手順で行った。まず、試料を105°Cで24時間乾燥させる。次いで乾燥試料約2 gを秤量し、電気マッフル炉での灰化（550°C, 6時間）による脱有機物処理を行う。その後、試料1 gに対して直径約40 μmのガラスビーズ30万個分を添加する。続いて超音波水中照射（80 W, 20 kHz, 15 min）による試料の分散、沈降処理による粒径選別を行い、試料を乾燥させた後オイキットを封入剤として検鏡用プレパラートを作成した。検鏡には100倍または200倍の光学顕微鏡を用い、ガラスビーズ個数が400個以上になることを目標に計数した。

計数後、藤原（1976）に従って表層土壌1 gあたりの珪酸体含有量を算出し、ダイヤグラムを作成した。また、各プロットから検出された樹木起源珪酸体の含有量について、

Table 1 Description of study plots

Plot		Q1	Q2	C1	C2	P
Slope aspect		N30E	S20E	N60E	S10W	S
Inclination (°)		5	10	5	15	2
Area (m ²)		300	300	300	300	300
Tree layer	height (m)	25	25	20	18	24
	coverage (%)	85	90	95	95	70
Subtree layer	height (m)	16	17	12	8	15
	coverage (%)	50	30	30	60	90
Shrub layer	height (m)	7	7	4	4	6
	coverage (%)	30	40	15	30	30
Herb layer	height (m)	0.5	0.4	0.3	0.4	0.6
	coverage (%)	40	40	5	2	1

プロット間での差を検討するための検定を行った。検定には、3ヶ所以上のプロットから検出された珪酸体型については Scheffe 法による多重比較検定を、2ヶ所のプロットからのみ検出された珪酸体型については t 検定を用いた。

樹木起源珪酸体の分類

本研究で用いる樹木起源珪酸体については、既往の研究報告に加えて、調査地周辺に生育する主要な樹種の葉身を対象として植物珪酸体標本作製し、それらと比較することにより分類を行った。

1. 既往研究に基づく樹木起源珪酸体の分類

杉山 (1999) は、南九州に生育する主要な照葉樹林構成樹種を対象として、科または属レベルで同定される4つの植物珪酸体形態について記載している。すなわち、照葉樹林の中でも優占種となりやすいスダジイとツブラジイを含むシイ属 *Castanopsis* に由来する珪酸体と、同じく優占種となるアカガシ亜属 *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* とイスノキ属 *Distylium*、そして照葉樹林構成樹種の中でも先駆的な性質の強いクスノキ科 *Lauraceae* に由来する珪酸体である。その他、照葉樹林帯に生育する樹木としては、二次林を構成するマツ属 *Pinus* などのマツ科 *Pinaceae* 樹木の葉部にも特徴的な形態の珪酸体が確認されている (Kondo et al., 2002; 近藤ほか, 2003)。

今回プロットを設定した林分内には、上述の珪酸体を供給する樹種が生育しており、実際に対応する樹木葉部から同様の形態をした珪酸体が検出された。ただしその中で、クスノキ科については、調査地内に生育する7種 (Table 2) のうち、バリバリノキ *Litsea acuminata* からのみ検出された。そのため、今回の調査地に限れば、この型の珪酸体はバリバリノキに特有なものと考えられる。しかし、日本に生育するクスノキ科の珪酸体については十分な検討が行われているとは言えず、杉山 (1999) による珪酸体型の変更には今後の検討が必要である。こうしたことを踏まえ本研究では、バリバリノキ由来と考えられる珪酸体を、従来どおりクスノキ科型 *Lauraceae* type とし、その他の照葉樹起源の珪酸体をシイ属型 *Castanopsis* type、アカガシ亜属型 *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* type、イスノキ属型 *Distylium* type に分類した。また、マツ科樹木に由来する珪酸体を、マツ科型 *Pinaceae* type とした。

2. アワブキ科型 *Sabiaceae* type 珪酸体

上述した樹木起源珪酸体のほか、調査プロット内に生育する樹種のうち、アワブキ科 *Sabiaceae* に属するヤマビワ *Meliosma rigida* の葉身中から、これまでに記載例のない極めて特徴的な形態を持つ珪酸体が検出された。形態は

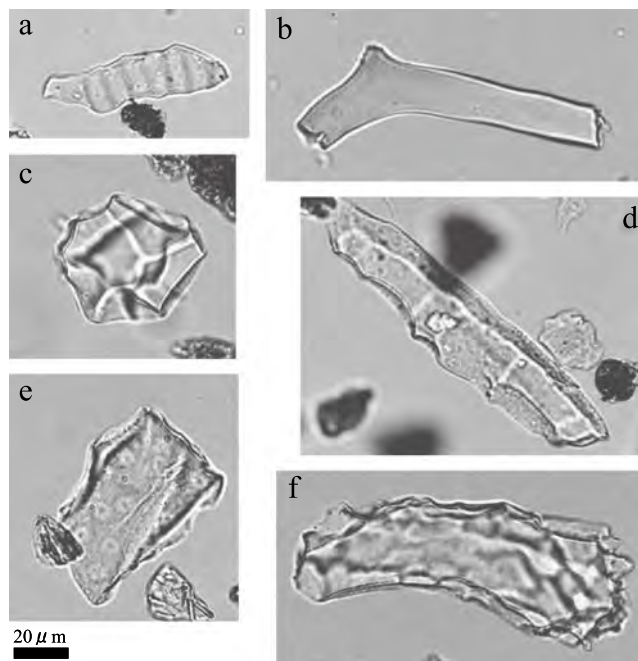


Fig. 2 Phytolith morphotypes extracted from modern assemblages. — a: *Quercus* subgen. *Cyclobalanopsis* type, b: *Distylium* type, c: *Castanopsis* type, d: *Lauraceae* type, e: *Pinaceae* type, f: *Sabiaceae* type.

こん棒状または塊状で、珪酸体表面に細かい網目状の棟が見られる (Fig. 2)。この形態は、これまでに報告されている樹木葉の珪酸体の中ではモクレン科 (近藤・ピアスン, 1981) のものに近いが、ヤマビワの葉身中に見られる珪酸体は 100 μm 前後と大きく、網目状の棟が非常に小さく細かいといった特徴からモクレン科のものとは区別することが可能である。ただし、現時点では同一科内での比較検討が不十分なため、属以下での分類は行っておらず、本研究ではアワブキ科型珪酸体とした。

その他、調査地内には多くの樹種が生育しており、既往の研究報告や今回の調査から、それらの一部にも珪酸体を生産する樹種があることが明らかになっている。しかし、それらの珪酸体は形態的特徴が不明瞭なものが多く、また特定の植物群に限らず多くの植物群に共通して含まれているなど、現時点では給源樹種を特定することが困難であることから、本研究では分析対象としていない。

結 果

1. 調査地の植生

各プロットに出現した木本植物の被度・群度を Table 2 に、また今回分析対象とした樹木起源珪酸体の給源となる分類群の胸高断面積 (basal area) および胸高断面積比

Table 2 Coverage and sociability of woody plants in each plot

Family	Species	Japanese name	Q1	Q2	C1	C2	P
Aceraceae	<i>Acer mono</i> var. <i>marmoratum</i>	イタヤカエデ	•	•	•	•	2・1
	<i>Acer rufinerve</i>	ウリハダカエデ	•	•	•	•	2・1
Apocynaceae	<i>Anodendron affine</i>	サカキカズラ	•	+	•	•	•
	<i>Trachelospermum asiaticum</i>	テイカカズラ	+	+	+	•	+
Aquifoliaceae	<i>Ilex buergeri</i>	シイモチ	+	+	+	+	•
	<i>Ilex chinensis</i>	ナナメノキ	+	•	+	•	•
	<i>Ilex goshiensis</i>	ツゲモチ	•	•	+	•	•
	<i>Ilex integra</i>	モチノキ	+	•	+	+	•
	<i>Ilex macropoda</i>	アオハダ	•	•	•	•	+
Araliaceae	<i>Dendropanax trifidus</i>	カクレミノ	•	•	•	+	+
Caprifoliaceae	<i>Lonicera hypoglauc</i>	キダチニンドウ	•	+	•	•	•
Celastraceae	<i>Celastrus orbiculatus</i>	ツルウメモドキ	•	•	•	•	+
Cornaceae	<i>Aucuba japonica</i>	アオキ	+2	1・2	1・1	+	•
	<i>Swida controversa</i>	ミズキ	•	•	•	•	1・1
	<i>Helwingia japonica</i>	ハナイカダ	+	+	+	•	•
Daphniphyllaceae	<i>Daphniphyllum macropodum</i>	ユズリハ	•	•	•	•	1・1
	<i>Daphniphyllum teijsmannii</i>	ヒメユズリハ	+	+	+	+	•
Ebenaceae	<i>Diospyros kaki</i>	カキノキ	•	•	+	•	•
	<i>Diospyros morrisiana</i>	トキワガキ	+	+	•	+	•
Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus glabra</i>	ツルグミ	+	+	•	+	+
Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus japonicus</i>	コバンモチ	+	+	+	+	•
Ericaceae	<i>Vaccinium bracteatum</i>	シャシヤンボ	•	+	•	+	•
Euphorbiaceae	<i>Antidesma japonicum</i>	ヤマヒハツ	•	•	•	+	•
Fagaceae	<i>Castanopsis sieboldii</i> *	スダジイ *	2・1	•	5・5	2・1	•
	<i>Castanopsis cuspidata</i> *	ツブラジイ *	+2	+	•	4・3	•
	<i>Lithocarpus edulis</i>	マテバシイ	+	•	+	•	•
	<i>Lithocarpus glabra</i>	シリブカガシ	•	•	•	+	•
	<i>Quercus acuta</i> *	アカガシ *	•	•	•	•	+
	<i>Quercus gilva</i> *	イチイガシ *	•	1・1	•	•	•
	<i>Quercus glauca</i> *	アラカシ *	1・1	+	+	+	•
	<i>Quercus hondae</i> *	ハナガガシ *	2・1	5・4	•	•	•
	<i>Quercus salicina</i> *	ウラジロガシ *	3・2	•	•	2・1	2・1
	<i>Distylium racemosum</i> *	イスノキ *	3・2	•	•	4・4	2・2
Hamamelidaceae	<i>Illicium anisatum</i>	シキミ	•	•	•	+	2・2
Lardizabalaceae	<i>Stauntonia hexaphylla</i>	ムベ	•	•	•	•	+
Lauraceae	<i>Cinnamomum japonicum</i>	ヤブニツケイ	+	•	+	+	1・1
	<i>Litsea acuminata</i> *	バリバリノキ *	•	•	+	•	•
	<i>Litsea coreana</i>	カゴノキ	+	+	+	•	+
	<i>Neolitsea aciculata</i>	イヌガシ	+2	+	+2	+	2・1
	<i>Neolitsea sericea</i>	シロダモ	•	+	+	•	+
	<i>Machilus japonica</i>	ホソバタブ	+	+	+	•	•
	<i>Machilus thunbergii</i>	タブノキ	3・2	+2	+	1・1	+
	<i>Magnolia obovata</i>	ホオノキ	•	•	•	•	+
Magnoliaceae	<i>Ficus erecta</i>	イヌビワ	+	+	+	•	•
Moraceae	<i>Maclura cochinchinensis</i> var. <i>gerontogea</i>	カカツガユ	•	•	+	•	•
Myricaceae	<i>Myrica rubra</i>	ヤマモモ	•	•	•	+	•
Myrsinaceae	<i>Ardisia crenata</i>	マンリョウ	•	•	+	•	•
	<i>Ardisia japonica</i>	ヤブコウジ	•	+2	+	•	•
	<i>Ardisia pusilla</i>	ツルコウジ	2・2	1・2	+2	+	•
	<i>Maesa japonica</i>	イズセンリョウ	+	+	•	+	•
	<i>Myrsine seguinii</i>	タイミンタチバナ	+	•	•	•	•
	<i>Syzygium buxifolium</i>	アデク	•	•	•	+	•
Myrtaceae	<i>Ligustrum buxifolium</i>	ネズミモチ	+	+	+	+	1・1
Oleaceae	<i>Abies firma</i> *	モミ *	•	•	•	•	+
Pinaceae	<i>Pinus densiflora</i> *	アカマツ *	•	•	•	•	4・3
	<i>Tsuga sieboldii</i> *	ツガ *	•	•	•	•	+
Podocarpaceae	<i>Podocarpus macrophyllus</i>	イヌマキ	+	•	+	•	•
Proteaceae	<i>Helicia cochinchinensis</i>	ヤマモガシ	•	•	•	1・1	•

Table 2 (continued)

Family	Species	Japanese name	Q1	Q2	C1	C2	P
Rhamnaceae	<i>Berchemia magna</i>	オオクマヤナギ	・	・	・	・	1・1
Rosaceae	<i>Prunus jamasakura</i>	ヤマザクラ	・	・	・	・	+
	<i>Prunus spinulosa</i>	リンボク	+	+	・	+	・
	<i>Rubus buergeri</i>	フユイチゴ	+	+	+	・	・
Rubiaceae	<i>Damnacanthus indicus</i> f. <i>microphyllus</i>	ヒメアリドウシ	+	1・2	・	・	・
	<i>Damnacanthus macrophyllus</i>	ジュズネノキ	・	・	・	+	・
	<i>Gardenia jasminoides</i>	クチナシ	・	・	・	+	・
	<i>Lasianthus japonicus</i>	ルリミノキ	+	・	・	+	・
	<i>Lasianthus japonicus</i> f. <i>satsumensis</i>	サツマルリミノキ	・	+	+	+	・
	<i>Uncaria rhynchophylla</i>	カギカズラ	・	+	・	・	・
Rutaceae	<i>Zanthoxylum ailanthoides</i>	カラスザンショウ	・	・	・	・	+
	<i>Skimmia japonica</i>	ミヤマシキミ	+	・	+	・	+
Sabiaceae	<i>Meliosma rigida</i> *	ヤマビワ *	1・1	2・1	+	1・1	・
Schisandraceae	<i>Kadsura japonica</i>	ビナンカズラ	+	+	・	・	・
	<i>Schisandra nigra</i>	マツブサ	・	・	・	・	+
Staphyleaceae	<i>Euscaphis japonica</i>	ゴンズイ	+	・	・	・	+
Styracaceae	<i>Styrax japonica</i>	エゴノキ		+	・	・	・
Symplocaceae	<i>Symplocos glauca</i>	ミミズバイ	+	+	+	+	・
	<i>Symplocos lucida</i>	クロキ	+	+	+	・	+
	<i>Symplocos myrtacea</i>	ハイノキ	・	・	・	・	+
	<i>Symplocos theophrastiifolia</i>	カンザブrouノキ	・	+	・	+2	・
	<i>Camellia japonica</i>	ヤブツバキ	1・1	+	・	+	2・1
Theaceae	<i>Camellia sasanqua</i>	サザンカ	1・1	+	・	1・2	・
	<i>Cleyera japonica</i>	サカキ	+	・	+	+	2・1
	<i>Eurya japonica</i>	ヒサカキ	+	+	2・2	+2	2・2
	<i>Ternstroemia gymnanthera</i>	モッコク	・	・	+	+	・
	<i>Daphne kiusiana</i>	コショウノキ	・	・	+	・	・
Thymelaeaceae	<i>Daphne kiusiana</i>	コショウノキ	・	・	+	・	・
Verbenaceae	<i>Callicarpa japonica</i>	ムラサキシキブ	・	・	+	・	・

* Species that produce identifiable phytoliths used in this study

(relative basal area) を Fig. 3 に示した。胸高断面積比は、各分類群の胸高断面積の合計値を、プロット内において胸高直径を測定した全樹種の胸高断面積の合計値に対する比で表したものである。

Q1 プロットでは、ウラジロガシやハナガシなどのアカガシ亜属と、シイ属のスダジイに加えて、クスノキ科のタブノキ *Machilus thunbergii* が優勢であった。その他、被度が 1 (1 ~ 10%) 以上であった樹種には、イスノキやツルコウジ *Ardisia pusilla*, ヤマビワ, ヤブツバキ *Camellia japonica*, サザンカ *Camellia sasanqua* が見られた。分析対象となる樹木起源珪酸体を生産する樹木は、上述したアカガシ亜属とシイ属のほか、イスノキ属のイスノキと、アワブキ科のヤマビワの 4 分類群が生育していた。中でもアカガシ亜属の胸高断面積比が 41.7% と最も高く、シイ属も 23.5% と比較的多く混生していた。一方、イスノキとヤマビワの胸高断面積比はそれぞれ 3.8%, 2.2% とアカガシ亜属やシイ属に比べて低かった。

Q2 プロットではハナガシが最も優勢で、イチイガシやアラカシも混生するなどアカガシ亜属が極めて多く、ま

た、ヤマビワも比較的多く見られた。その他被度 1 以上の樹種には、アオキ *Aucuba japonica* やツルコウジ、ヒメアリドウシ *Damnacanthus indicus* f. *microphyllus* が見られた。珪酸体の給源樹種としては上記のアカガシ亜属とヤマビワに、シイ属を加えた 3 分類群が生育していた。これらの中ではアカガシ亜属が最も優勢で、胸高断面積比は 96.8% ときわめて高い値を示した。その他ヤマビワの胸高断面積比が 3.3%, シイ属は胸高直径 5 cm 以下の個体がわずかに見られた。

C1 プロットでは、スダジイがほぼ単独で優占していた。その他、被度 1 以上の樹種にはアオキやヒサカキ *Eurya japonica* が見られた。分析対象となる樹種は、シイ属のほかにアカガシ亜属のアラカシと、クスノキ科のバリバリノキ、アワブキ科のヤマビワの 3 分類群が生育しており、胸高断面積比はシイ属で最も高く、93.3% ときわめて高率であった。シイ属以外の分類群はすべて胸高直径 5 cm 以下の階級に見られた。

C2 プロットでは、ツブラジイやスダジイといったシイ属が優勢で、イスノキも多く見られた。その他、被度 1 以上

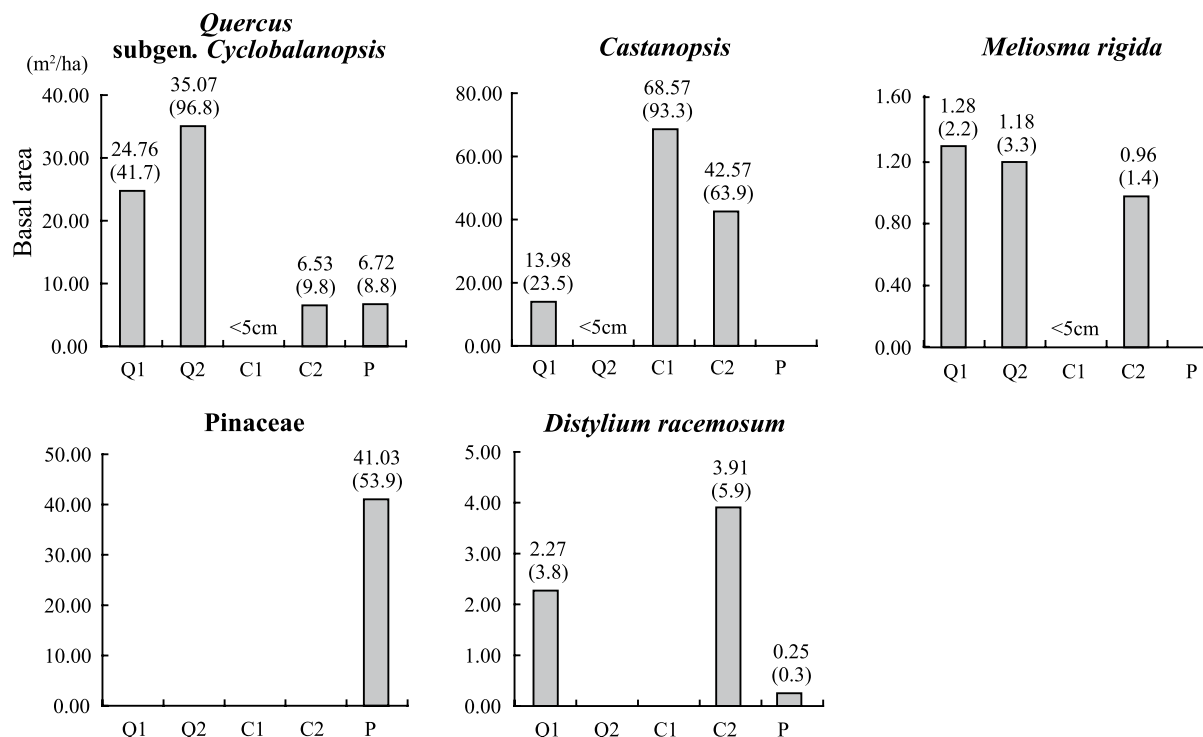


Fig. 3 Basal area (m²/ha) of selected tree taxa and species (DBH > 5 cm) that produce identifiable phytoliths in each plot. Numerals in parentheses show relative basal area (%) in each plot.

にはウラジログシやタブノキ、ヤマモガシ *Helicia cochinchinensis*, ヤマビワ, サザンカが見られた。珪酸体を供給する樹木としては、アカガシ亜属や、シイ属、ヤマビワ、イスノキの4分類群が見られ、中でもシイ属の胸高断面積比が63.9%と最も高い値を示した。その他、アカガシ亜属、イスノキ、ヤマビワの胸高断面積比がそれぞれ9.8%, 5.9%, 1.4%であった。

Pプロットではアカマツが最も優勢であったが、イスノキやウラジログシ、ウリハダカエデ *Acer rufinerve*, イタヤカエデ *Acer mono* など、被度1以上の樹種も多数見られた。分析対象となる樹木としては、アカマツを含むマツ科のほか、アカガシ亜属、イスノキ属のイスノキの3分類群が見られた。それらのうち、マツ科の胸高断面積比が53.9%と最も高く、その他アカガシ亜属、イスノキ属がそれぞれ8.8%, 0.3%であった。

2. 樹木起源珪酸体の出現状況

表層土壌から検出された樹木起源珪酸体を Fig. 2 に示した。また、各プロットにおける樹木起源珪酸体の含有量と出現率を Fig. 4 に、含有量の平均値を Fig. 5 に示した。なお、出現率は分析対象とした樹木起源珪酸体総数を基数と

して算出した。

Q1プロットからは、今回分析対象とした6つの樹木起源珪酸体型のうち、アカガシ亜属型、シイ属型、アワブキ科型、イスノキ属型の4つの珪酸体型がすべてのサブプロットから検出された。含有量ではイスノキ属型が最も多く、平均 162.5×10^3 個/g で、出現率は平均 86.1%であった。その他、アカガシ亜属型の含有量が平均で 12.4×10^3 個/g、シイ属型が平均 9.9×10^3 個/g で、それらに比べるとアワブキ科型は平均 2.1×10^3 個/g と少なかった。

Q2プロットでは、Q1プロットと同様にアカガシ亜属型、シイ属型、アワブキ科型、イスノキ属型の4つの珪酸体型が全てのサブプロットから検出された。アカガシ亜属型の含有量は平均 48.8×10^3 個/g、出現率は平均 49.3% で、含有量で見ると今回設置した全プロットの中で最も多かった。その他、シイ属型とアワブキ科型珪酸体の含有量が、それぞれ平均 8.5×10^3 個/g と 2.4×10^3 個/g であった。イスノキ属型の含有量は平均 38.2×10^3 個/g、出現率は平均 39.4% で、含有量、出現率ともにアカガシ亜属型よりも若干少ない傾向が見られた。

C1プロットでは、シイ属型とイスノキ属型の珪酸体が全サブプロットから検出されたほか、クスノキ科型珪酸体

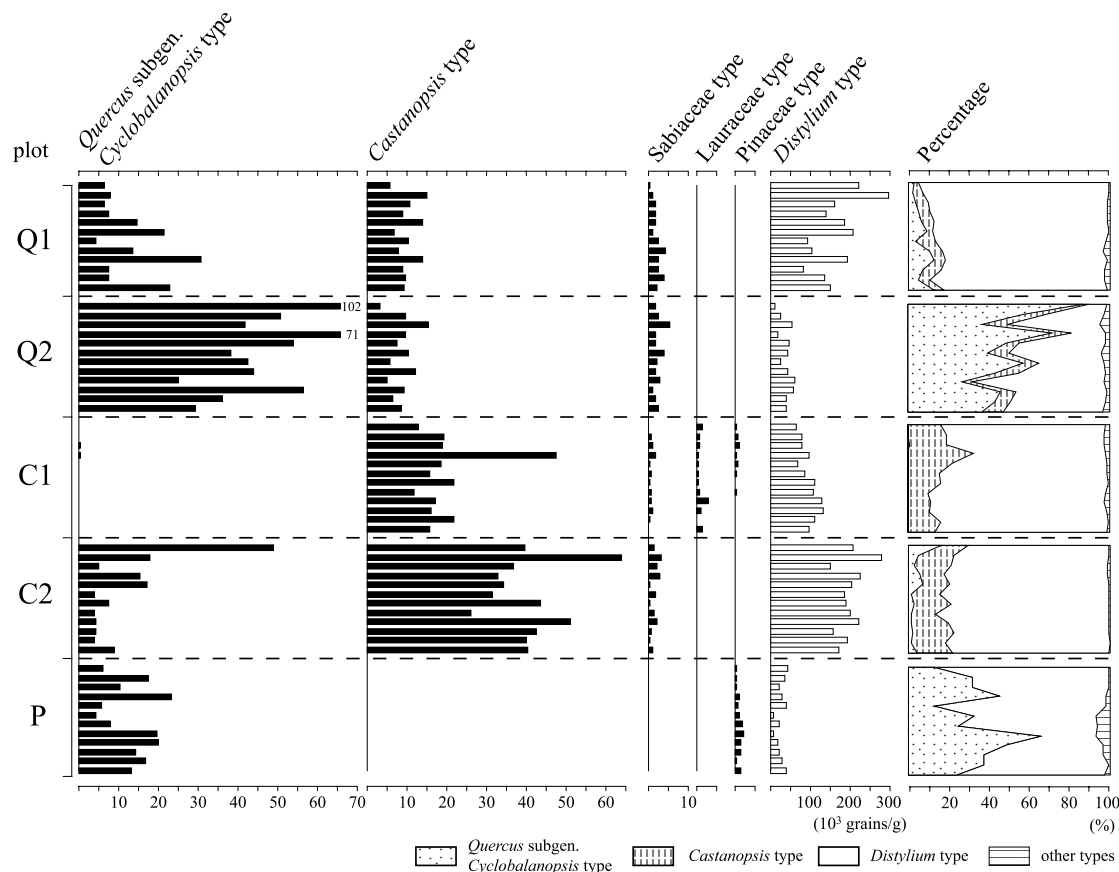


Fig. 4 Concentrations (10^3 grains/g) and percentages (%) of tree phytolith from modern assemblages. Each row shows concentrations and percentages in each subplot. Scale for the concentration of *Distylium* type is one tenth of those for other types. Percentages of phytolith are based on total tree phytolith counts.

が11ヶ所、アワブキ科型珪酸体も10ヶ所のサブプロットからそれぞれ検出された。また、アカガシ亜属型とマツ科型の珪酸体もそれぞれ2ヶ所と7ヶ所のサブプロットから検出されており、本研究で取り扱ったすべての珪酸体型が検出された。最も含有量が多かったのはイスノキ属型で、平均 95.3×10^3 個/g、出現率は平均 81.5%であった。シイ属型の含有量は平均 19.5×10^3 個/g、出現率は平均 16.8%で、イスノキ属型に次いで多かった。クスノキ科型とアワブキ科型の含有量は、それぞれ平均で 0.9×10^3 個/gと 0.7×10^3 個/gであった。その他、アカガシ亜属型の含有量は平均 0.1×10^3 個/g、マツ科型は平均 0.3×10^3 個/gと非常に少なかった。

C2プロットでは、アカガシ亜属型、シイ属型、アワブキ科型、イスノキ属型の4つの珪酸体型がすべてのサブプロットから検出された。含有量ではイスノキ属型が平均 196.6×10^3 個/gと極めて多く、出現率は平均 79.0%であった。次いでシイ属型の含有量が平均で 39.8×10^3 個/g、出現

率は平均 16.1%で、含有量については全プロット中最も多い傾向が見られた。その他、アカガシ亜属型とアワブキ科型珪酸体の含有量が、それぞれ平均で 11.6×10^3 個/gと 1.5×10^3 個/gであった。

Pプロットでは、マツ科型とアカガシ亜属型、イスノキ属型の3つの珪酸体型がすべてのサブプロットから検出された。マツ科型の含有量は平均 1.0×10^3 個/g、出現率は平均 3.0%であった。含有量が最も多かったのはイスノキ属型で、平均 26.0×10^3 個/g、出現率は平均で 63.3%を占めていた。また、アカガシ亜属型の含有量も比較的多く、平均 13.1×10^3 個/gで、出現率も平均 33.7%と高い割合を示した。

考 察

1. 樹木起源珪酸体と給源樹種との対応関係

プロットごとの樹木起源珪酸体の含有量について、有意差の検定を行った結果、アカガシ亜属が単独で優占してい

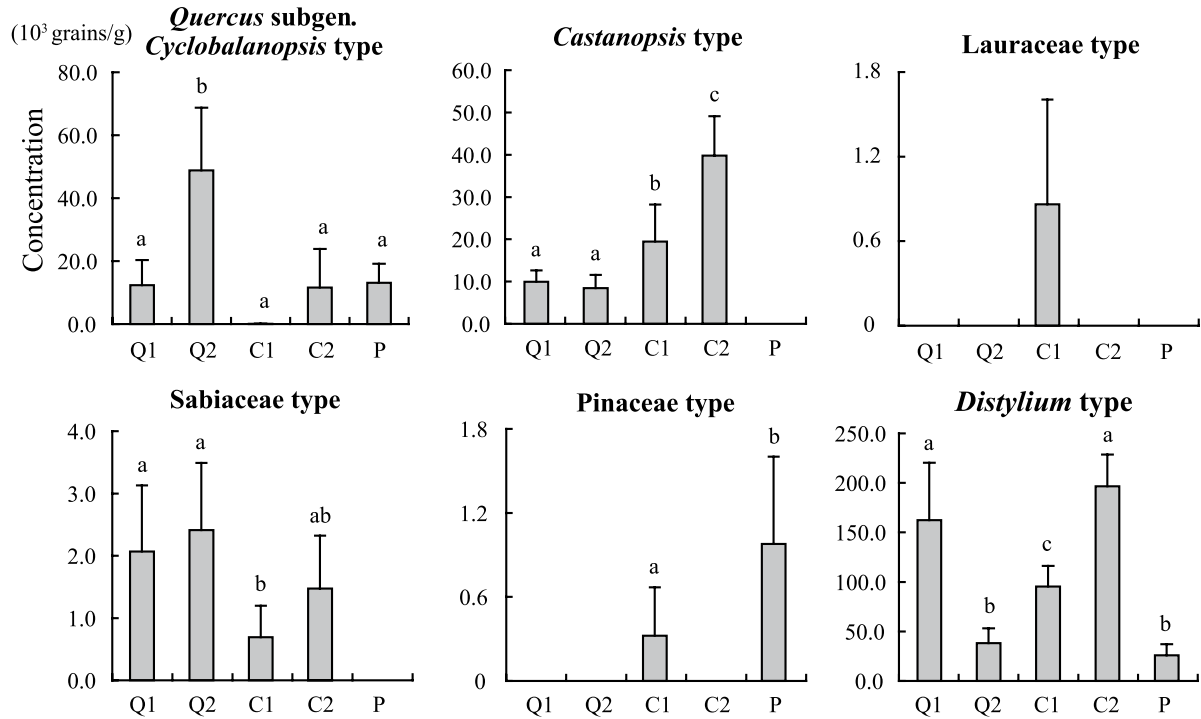


Fig. 5 Concentration of tree phytolith from modern assemblages of each plot. Mean (10^3 grains/g) and standard deviation are shown. Values with different letters are significantly different from each other (Pinaceae type: *t*-test, $P < 0.05$; other taxa: Scheffe's *F*-test, $P < 0.05$; Lauraceae type is excepted).

る Q2 プロットでは、アカガシ亜属以外の樹種が比較的多く混生しているプロット (Q1, C2, P) と比較して、アカガシ亜属型珪酸体の含有量が有意に多かった (Fig. 5)。一方、アカガシ亜属以外の樹種が比較的多く混生している Q1, C2, P プロットの間では、アカガシ亜属の胸高断面積比がそれぞれ 41.7%, 9.8%, 8.8% と大きく異なっているにも関わらず、アカガシ亜属型珪酸体の含有量に有意差は認められなかった。これらのことから、アカガシ亜属が単独で優占するような林分の場合には、アカガシ亜属型の珪酸体含有量はその他の珪酸体型に比べてかなり多くなり、出現率も高くなると考えられる。しかし、その他の樹種が多く混在し、優占種がアカガシ亜属以外にも見られるような林分の場合には、アカガシ亜属型珪酸体の含有量からアカガシ亜属樹木の優占程度を推定することは困難であると思われる。ただし、杉山 (1999) が報告しているように、同じアカガシ亜属であっても種によって珪酸体の生産量が異なる場合があるため、珪酸体含有量とアカガシ亜属の優占程度との対応を調べる際には、アカガシ亜属の種ごとに生産される珪酸体量についてさらに検討していく必要がある。また各プロットにおいて、サブプロットごとのアカガシ亜属型珪酸体の含有量には比較的大きなばらつきが見られた。

この原因の 1 つには、微地形といったリターが堆積する環境のわずかな違いが影響していると考えられる。また、植物珪酸体は飛散の程度が低く、概して移動性に乏しい (近藤・佐瀬, 1986) ことから、給源となるアカガシ亜属樹木のプロット内での分布や樹冠の偏りなどもアカガシ亜属型珪酸体の含有量に関係している可能性がある。実際に、各プロット内におけるアカガシ亜属の分布と樹冠の広がりは一様ではなく、それぞれ偏りが見られた。そのため、今後は樹木の個体ごとの分布と珪酸体の堆積状況といった細かな対応関係についても検討していく必要がある。

シイ属型珪酸体について見ると、シイ属が優占しているプロット (C1, C2) では、その他のプロットに比べ、シイ属型珪酸体の含有量が多い傾向を示した (Fig. 5)。また、出現率もシイ属が優勢なプロット (C1, C2) ではその他のプロットと比べて高くなる傾向が見られ、シイ属の生育していない P プロットからは、シイ属型珪酸体は検出されなかった (Fig. 4)。これらのことから、林分内においてシイ属が優占している場合には、その状況が表層土壌中のシイ属型珪酸体の含有量に反映されており、その他の樹木起源珪酸体に対する出現率も高くなることが明らかとなった。シイ属が優勢な 2 つのプロット (C1, C2) 間におけるシ

イ属型珪酸体の含有量の相違については、それぞれのプロットにおいて生育するシイ属樹種の相違が影響していると考えられる。C1プロットではスダジイのみが生育しているが、C2プロットではツブラジイとスダジイが混生している。杉山(1999)は、ツブラジイの葉身中に含まれるシイ属型の珪酸体密度(絶乾重量1gあたりの珪酸体個数)は 41.0×10^3 個/gであるのに対して、スダジイは 23.0×10^3 個/gと約半分であることを報告している。こうしたシイ属各種の葉身中に含まれる珪酸体密度の違いが、表層土壌中のシイ属型珪酸体の含有量に反映されている可能性がある。

クスノキ科型珪酸体は、出現率はわずかであったものの、バリバリノキが生育するC1プロットに限って検出された(Figs. 4, 5)。前述したように、今回クスノキ科型とした珪酸体は調査地に生育しているクスノキ科の中で見ると、バリバリノキの葉身中に特有な珪酸体であり、これは表層土壌の分析結果とも一致していた。バリバリノキはクスノキ科の中でも、比較的攪乱の影響を受けやすい立地に多く見られる樹種である。したがって、珪酸体の分類が進展し、今回検出されたクスノキ科型珪酸体がバリバリノキ由来であることが示されれば、過去における照葉樹林の成立環境を推定する際の有効な指標となることが期待される。なお、今回は検出されたプロットが1ヶ所だけであったことから、定量的な給源樹種との対応関係については検討することができなかった。

アワビ科型の珪酸体は、給源となるヤマビワが生育していないPプロットを除いて、その他すべてのプロットから検出された(Fig. 4)。各プロットにおける珪酸体含有量は、優占樹種に由来する樹木起源珪酸体と比べるとかなり少なく、また出現率も低かった。しかしプロットごとの含有量(Fig. 5)は、各プロットにおけるヤマビワの胸高断面積比(Fig. 3)と対応していることから、アワビ科型珪酸体の含有量は林分内におけるヤマビワの優占度を反映していると考えられる。

マツ科型の珪酸体は、アカマツが優占するPプロットと、現在マツ科樹木の見られないC1プロットの2ヶ所から検出された(Fig. 4)。Pプロットのすべてのサブプロットから検出されたマツ科型珪酸体については、生育するアカマツなどのマツ科樹木由来と考えられるが、C1プロットでは給源となる樹木は生育していない。しかし、C1プロット内およびその周辺には、アカマツと思われる古い切り株が残っていたほか、隣接するアカマツ植林地から飛来してきたと思われる落葉も見られた。したがって、今回マツ科型の珪酸体が検出されたのは、実際にアカマツなどのマツ科樹木が生育しているか、現在落葉が飛来してくるほどの近辺にアカマツ林が見られ、かつてマツ科樹木が生育していたプロットに限られる。なお、今回マツ科型珪酸体が検出され

たプロット数は限られており、含有量も非常に少ないことから、給源となるマツ科樹木との定量的な対応関係については今後さらに検討を要する。また、Pプロットに生育しているマツ科樹木のもみとツガは照葉樹林構成樹種であるが(服部・南山, 2001)、プロット内およびその周辺における生育量は極めて少なく、今回検出されたマツ科型珪酸体の大半はアカマツ由来であると考えられる。

イスノキ属型の珪酸体は、すべてのプロットおよびサブプロットから検出され、その含有量と出現率は、その他の樹木起源珪酸体と比べるとかなり多く、高率であった(Fig. 4)。このような出現傾向を示す理由として、イスノキ属型珪酸体の生産量の多さが挙げられる。イスノキの葉身中に含まれるイスノキ属型の珪酸体量は、シイ属やアカガシ亜属、クスノキ科のバリバリノキなどの葉身中に含まれる珪酸体量の3~10倍程ある(杉山, 1999)。そのため、表層土壌中に含まれるイスノキ属型の珪酸体量はその他の樹木起源珪酸体量と比べて多くなると考えられる。また、現在イスノキが生育していないプロット(Q2, C1)からもイスノキ属型珪酸体が検出されているが、これらのプロットが位置する田野フィールド内全体の植生状況から推察すると、これらの地域の自然植生には、極端な立地環境の相違がなければイスノキが含まれることが普通であり、これらのプロット内にもかつてイスノキが生育していた可能性が高い。また、前述のようにイスノキは多量の珪酸体を供給する樹種でもあるため、過去のある時期にわずかに生育していただけでも、比較的多くの珪酸体を残すと考えられる。

2. 樹木起源珪酸体を用いた照葉樹林の復元

本研究で扱った樹木起源珪酸体の表層土壌中での組成は、調査地ごとに特徴が見られた。照葉樹林において優占種となるアカガシ亜属とシイ属について見ると、アカガシ亜属が優勢な林分では、表層土壌中のアカガシ亜属型珪酸体の含有量と出現率がともにシイ属型珪酸体を上回り、一方シイ属が優勢な林分では、逆にシイ属型珪酸体の含有量と出現率がアカガシ亜属型を上回っていた。このことは、植物珪酸体分析を用いることにより、照葉樹林の主要な群落型であるシイ林やカシ林を対象として、優占種の識別が行える可能性を示している。本研究で対象とした林分について見ると、アカガシ亜属とシイ属樹木が混生するような立地において、アカガシ亜属型珪酸体の含有量が 50×10^3 個/g前後で、シイ属型珪酸体の含有量がアカガシ亜属型珪酸体の約20%以下の割合で含まれている状況はアカガシ亜属が極めて優勢な林分であると考えられる。また、シイ属型珪酸体の含有量が 20×10^3 個/g前後で、アカガシ亜属型珪酸体の含有量がシイ属型珪酸体の約30%以下であればシイ属が優勢な林分であると考えられる。ただし、

植物珪酸体は移動性に乏しく、極めて局所的な環境の違いに影響されると考えられ、実際に各プロットにおける表層土壌中の珪酸体含有量には大きなばらつきが見られた。そのため、堆積物を用いて過去の植生復元を行う際には複数地点での分析を行い、それらの結果を総合して判断する必要がある。

一方、林分内においてそれほど優勢にならないバリバリノキやヤマビワに由来するクスノキ科型とアワブキ科型の珪酸体は、優占種に由来するアカガシ亜属型やシイ属型珪酸体と比べて含有量が少なく、出現率も非常に低かった。また、アカマツなどのマツ科樹木に由来するマツ科型珪酸体については、給源となるアカマツが優勢な林分の表層土壌中であっても、珪酸体の含有量、出現率ともにわずかであった。このように、表層土壌中での含有量が極めて少なく、出現率も低い珪酸体型については、照葉樹林内における給源樹種の分布も限られていることから、定量的な植生復元に適用するよりも、定性的な評価を重視すべきであろう。クスノキ科型やアワブキ科型珪酸体の給源となったバリバリノキやヤマビワは、特定の立地環境や樹種構成を示す指標となることから、アカガシ亜属やシイ属などの優占樹種に由来する珪酸体型と組み合わせることで、植物珪酸体分析を用いたより詳細な照葉樹林の復元が期待できる。また、マツ科型珪酸体については、照葉樹起源の珪酸体に伴って検出されることにより、過去における攪乱の履歴を示す指標として利用できる可能性がある。イスノキ属型の珪酸体は、その他の樹木起源珪酸体と比較して表層土壌からの検出量が極めて多く、イスノキ属型の珪酸体を用いて過去の植生復元を行う際には、その他の樹木起源珪酸体と比べて定量的に過大に評価される可能性がある。しかし、イスノキが優勢なプロット (Q1, C2) における表層土壌中のイスノキ属型珪酸体の含有量は、その他のプロットと比べて多くなる傾向が見られたことから (Fig. 5)、今後イスノキが生育する様々な植生を対象とした研究の蓄積によって、イスノキ属型珪酸体の定量的な植生復元への利用が期待される。

以上、本稿では宮崎県南部の照葉樹林を対象として、表層土壌中の樹木起源珪酸体の組成について検討した。調査を行った林分は限られたものであるが、照葉樹林の主要な群落型を区別することができた。しかし、より詳細な植生復元を行う上では、今後も多様な林分を対象とした研究および、樹木起源珪酸体の分類や生産量に関する基礎的な研究の蓄積も欠かすことはできない。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、京都府立大学大学院の高原光教授には多くの御助言をいただいた。宮崎大学の野上寛五

郎教授をはじめ、田野フィールドの職員の方々には、調査に際して便宜を図っていただいた。宮崎大学農学部附属農業博物館及び京都府立大学大学院農学研究科森林環境学研究室の方々には、常日頃から多くの御助言、御指導をいただいた。高知大学大学院の河野円樹氏、鹿児島大学の河野菜津子氏には、現地調査に際して協力していただいた。以上の方々に心より感謝致します。

引用文献

- Bozarth, S. R. 1992. Classification of opal phytoliths formed in selected dicotyledons Native to the Great Plains. "Phytolith Systematics: Emerging Issues" (Rapp, G. Jr. & Mulholland, S. C., eds.), 193–214. Plenum Press, New York.
- Bozarth, S. R. 1993. Biosilicate assemblages of boreal forests and aspen parklands. "Current Research in Phytolith Analysis: Applications in Archaeology and Paleoecology" (Pearsall, D. M. & Piperno, D. R., eds.), 95–105. MASCA, Philadelphia.
- Bremond, L., Alexandre, A., Vela, E. & Guiot, J. 2004. Advantages and disadvantages of phytolith analysis for the reconstruction of Mediterranean vegetation: an assessment based on modern phytolith, pollen and botanical data (Luberon, France). *Review of Palaeobotany and Palynology* 129: 213–228.
- 江口誠一. 1998. 日本沿岸域における植物珪酸体とその母植物の分布. *日本生態学会誌* 48: 245–255.
- Fredlund, G. G. & Tieszen, L. T. 1994. Modern phytolith assemblages from the North American Great Plains. *Journal of Biogeography* 21: 321–335.
- Geis, J. W. 1973. Biogenic silica in selected species of deciduous angiosperms. *Soil Science* 116: 113–130.
- 服部 保・南山典子. 2001. 九州以北の照葉樹林フロア. *人と自然* No. 12: 91–104.
- 藤原宏志. 1976. プラント・オパール分析法の基礎的研究 (1) 数種イネ科植物の珪酸体標本と定量分析法. *考古学と自然科学* No. 9: 15–29.
- 河野耕三. 2004. 霧島山の植生. 「霧島山の動植物」(宮崎県総合博物館編), 171–202. 宮崎県総合博物館, 宮崎.
- Kealhofer, L. & Piperno, D. R. 1998. Opal phytoliths in Southeast Asian Flora. *Smithsonian Contributions to Botany* No. 88: 1–39.
- 近藤鍊三. 1988. 植物珪酸体 (Opal Phytolith) からみた土壌と年代. *ペドロジスト* 32: 189–203.
- 近藤鍊三・大澤聰子・筒木 潔・谷 昌幸・芝野伸策. 2003. マツ科樹木の葉部に由来する植物ケイ酸体の特徴. *ペドロジスト* 47: 90–103.
- 近藤鍊三・ピアスン友子. 1981. 樹木葉のケイ酸体に関する研究 (第2報) 双子葉被子植物樹木葉の植物ケイ酸体について. *帯広畜産大学学術研究報告* 12: 217–229.
- 近藤鍊三・佐瀬 隆. 1986. 植物珪酸体, その特性と応用. *第四紀研究* 25: 31–63.

- 近藤鍊三・隅田友子. 1978. 樹木葉のケイ酸体に関する研究(第1報) 裸子植物および単子葉被子植物樹木葉の植物ケイ酸体について. 日本土壤肥料学雑誌 49: 138-144.
- Kondo, R., Tsutsuki, K., Tani, M. & Maruyama, R. 2002. Differentiation of genera *Pinus*, *Picea*, and *Abies* by the transfusion tracheid phytoliths of Pinaceae leaves. *Pedologist* 46: 32-35.
- 宮崎大学田野演習林. 1998. 第6次森林管理計画書. 41 pp. 宮崎大学農学部附属演習林, 宮崎.
- Mulholland, S. C. & Rapp, G. Jr. 1992. A morphological classification of grass silica-bodies. "Phytolith Systematics: Emerging Issues" (Rapp, G. Jr. & Mulholland, S. C., eds.), 65-89. Plenum Press, New York.
- Piperno, D. R. 1988. *Phytolith Analysis—An Archaeological and Geological Perspective*. 280 pp. Academic Press, New York.
- Prebble, M., Schallenberg, M., Carter, J. & Shulmeister, J. 2002. An analysis of phytolith assemblages for the quantitative reconstruction of late Quaternary environments of the Lower Taieri Plain, Otago, South Island, New Zealand I. Modern assemblages and transfer functions. *Journal of Paleolimnology* 27: 393-413.
- 佐瀬 隆・山縣耕太郎・細野 衛・木村 準. 2004. 石狩低地帯南部, テフラ-土壌累積層に記録された最終間氷期以降の植物珪酸体群の変遷—特にササ類の地史的動態に注目して—. 第四紀研究 43: 389-400.
- 杉山真二. 1999. 植物珪酸体分析からみた最終氷期以降の九州南部における照葉樹林発達史. 第四紀研究 38: 109-123.
- 鈴木兵二・伊藤秀三・豊原源太郎. 1985. 生態学研究法講座 3 植生調査法Ⅱ—植物社会学的研究法—. 190 pp. 共立出版株式会社, 東京.
- Takachi, C. Y., Kondo, R. & Tsutsuki, K. 2001. Opal phytolith assemblage and its relation with plant biomass. *The Quaternary Research* 40: 337-344.
- Twiss, P. C., Suess, E. & Smith, R. M. 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Soil Science Society of America, Proceedings* 33: 109-115.

(2005年10月25日受理)